

# Interacciones entre las comunidades de hongos formadores de micorrizas arbusculares y de plantas. Algunos ejemplos en los ecosistemas semiáridos

L.B. Martínez<sup>1</sup>, F.I. Pugnaire<sup>1</sup>

(1) Departamento de Ecología funcional y evolutiva. Estación experimental de zonas áridas. CSIC. General segura 1, 04001 Almería. España

➤ Recibido el 30 de marzo de 2009, aceptado el 15 de abril de 2009.

**Martinez, L.B., Pugnaire, F.I. (2009). Interacciones entre las comunidades de hongos formadores de micorrizas arbusculares y de plantas. Algunos ejemplos en los ecosistemas semiáridos. *Ecosistemas* 18(2):44-54.**

Interacciones entre las comunidades de hongos formadores de micorrizas arbusculares y de plantas. Algunos ejemplos en los ecosistemas semiáridos. Muchos de los estudios realizados sobre los ecosistemas terrestres se han basado en las relaciones de facilitación y competencia entre plantas como moldeadoras del ecosistema terrestre. Sin embargo, en los últimos años se ha reconocido el importante papel que juegan los organismos que viven en el suelo y que interactúan directa o indirectamente con la comunidad vegetal. Entre ellos destacan por su abundancia e importancia los hongos formadores de micorrizas arbusculares (HMA). Una micorriza es la relación simbiótica entre un hongo formador de micorrizas y las raíces de una planta. Generalmente, la relación que se establece entre el HMA y la planta es mutualista, de manera que se favorece un intercambio bidireccional de nutrientes y de carbono. Sin embargo, variaciones en los factores ambientales externos pueden modular esta interacción pasando a ser comensalista o incluso parásita. Los HMA generan un micelio externo que comunica entre sí algunas de las plantas que componen la comunidad vegetal, creando una red de relaciones complejas que influyen de manera decisiva en la diversidad y composición de las comunidades vegetales e incluso en algunos casos, pueden determinar el éxito o fracaso de la invasión por plantas exóticas. En ecosistemas con condiciones climáticas adversas, como es el caso de los ecosistemas áridos y semiáridos, estos hongos cobran especial importancia ya que mejoran el establecimiento de algunas plántulas y las ayudan a superar las condiciones de estrés, aumentando la captación de nutrientes y agua. Gracias a la aplicación de herramientas de análisis molecular, se está profundizando en el estudio de la ecología de los HMA, desvelando la gran diversidad de especies existentes y los factores que influyen en su distribución espacial. La diversidad de especies de HMA está relacionada con una alta diversidad funcional que regula en gran medida las interacciones entre las comunidades de HMA y de plantas.

**Palabras clave:** Hongos formadores de micorrizas arbusculares, comunidad vegetal, interacciones, ecosistemas semiáridos.

**Martinez, L.B., Pugnaire, F.I. (2009). Interactions between Arbuscular Mycorrhizal Fungi and plants communities. Some examples from arid ecosystems. *Ecosistemas* 18(2):44-54.**

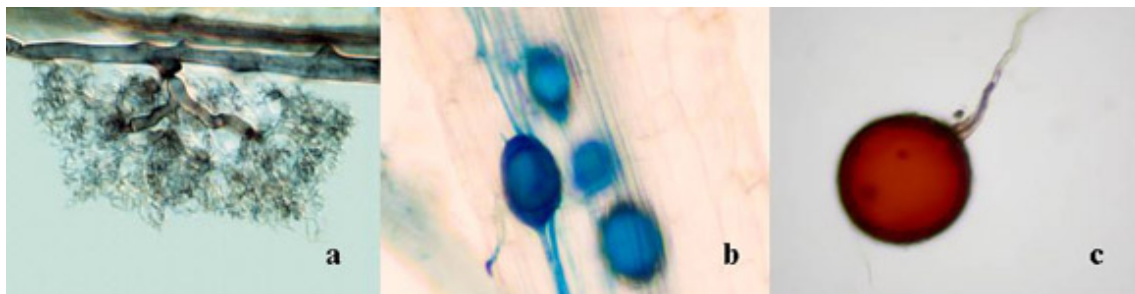
Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and plants communities. Some examples from arid ecosystems. Most studies of terrestrial ecosystems have been focused on processes of facilitation and competition between plants as determinants of the structure of terrestrial ecosystems. Nevertheless, belowground organisms and their interactions with plant communities have been highlighted in the last years as essential players in the interactions between plant species in terrestrial ecosystems. Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) stand out among soil organisms because of their abundance and relevance. Mycorrhizae are symbiotic associations between mycorrhizal fungi and plant roots, establishing a bidirectional exchange of nutrients and carbon. However, changes in environmental factors may modulate this interaction becoming a commensalism or even a parasitism. AMF have an external mycelium which inter-communicates some of the plants from the plant community, creating a complex net of relationships that has a decisive influence on the diversity and composition of plant communities. In some cases, AMF might even determine the success or failure of invasion by exotic plants. In harsh environments, such as arid and semiarid ecosystems, these fungi are particularly important because they improve the establishment of some seedlings and help them to overcome adverse conditions by increasing the uptake of nutrients and water. With to the application of molecular analysis tools, our understanding of AMF ecology has improved considerably, revealing the great diversity of species and the factors influencing their spatial distribution. The specific diversity of AMF is associated with a high functional diversity that largely determines the interactions between communities of AMF and plants.

**Key words:** Arbuscular mycorrhizal fungi, arid ecosystems, interactions and plant communities.

## Introducción

La microbiota del suelo juega un papel fundamental en la regulación de los ecosistemas terrestres, influyendo en la productividad, diversidad y estructura de las comunidades vegetales (van der Heijden et al. 2008). La materia orgánica es descompuesta por la actividad de diferentes especies de bacterias y hongos que liberan los nutrientes al suelo, dejándolos disponibles para que sean nuevamente absorbidos por las plantas. La absorción puede ser directa a través de las raíces o indirecta a través de los microorganismos que forman simbiosis con las raíces (hongos formadores de micorrizas HM). Estos organismos cohabitan con microorganismos patógenos que atacan a las plantas reduciendo su productividad. En consecuencia, la comunidad vegetal se ve sometida a una serie de costes y beneficios que da dinamismo y estructura a los ecosistemas terrestres (ver Rodríguez-Echeverría 2009).

Entre los organismos que habitan en el suelo cabe destacar por su función ecológica los HM. Una micorriza es la simbiosis entre un HM y las raíces de una planta. Los HM se encuentran ampliamente extendidos por toda la superficie terrestre y establecen simbiosis con, al menos, el 80% de las plantas vasculares (Trappe 1987). Existen varios tipos de HM, ectomicorrícicos, endomicorrícicos, ecto-endomicorrícicos, orquidoides y ericoides. Entre ellos, los más abundantes son los hongos endomicorrícicos formadores de micorrizas arbusculares (HMA), que se caracterizan porque sus hifas penetran en las células de las raíces formando estructuras de almacenamiento (vesículas) y de intercambio bidireccional de nutrientes y carbono (C) (arbuscúlos) (**Fig. 1**). Estudios moleculares y del registro fósil datan el origen de los HMA (Glomeromycota) en el Ordovícico (hace 480 millones de años aproximadamente) e indican que los HMA participaron en la colonización de las primeras plantas de los hábitats terrestres (Simon et al. 1993; Brundrett 2002, Pawlowska y Taylor 2004). Son predominantes en los ecosistemas palustres y en suelos de bajas y medias latitudes con altas tasas de mineralización de materia orgánica, donde colonizan las raíces de muchas herbáceas y plantas leñosas (Read 1991). Generalmente, las plantas se ven beneficiadas por la interacción con el HMA ya que aumenta su capacidad de absorción de nutrientes, especialmente de fósforo (P), además de N y de otros micronutrientes (Smith y Read 1997). A su vez, los HMA son heterótrofos y dependen totalmente de las plantas que colonizan para obtener los compuestos orgánicos necesarios para su crecimiento.



**Figura 1.** Hongos formadores de micorrizas arbusculares. a) Arbusculo (Peterson, R.L et al. 2006)  
b) Vesículas. c) Espora

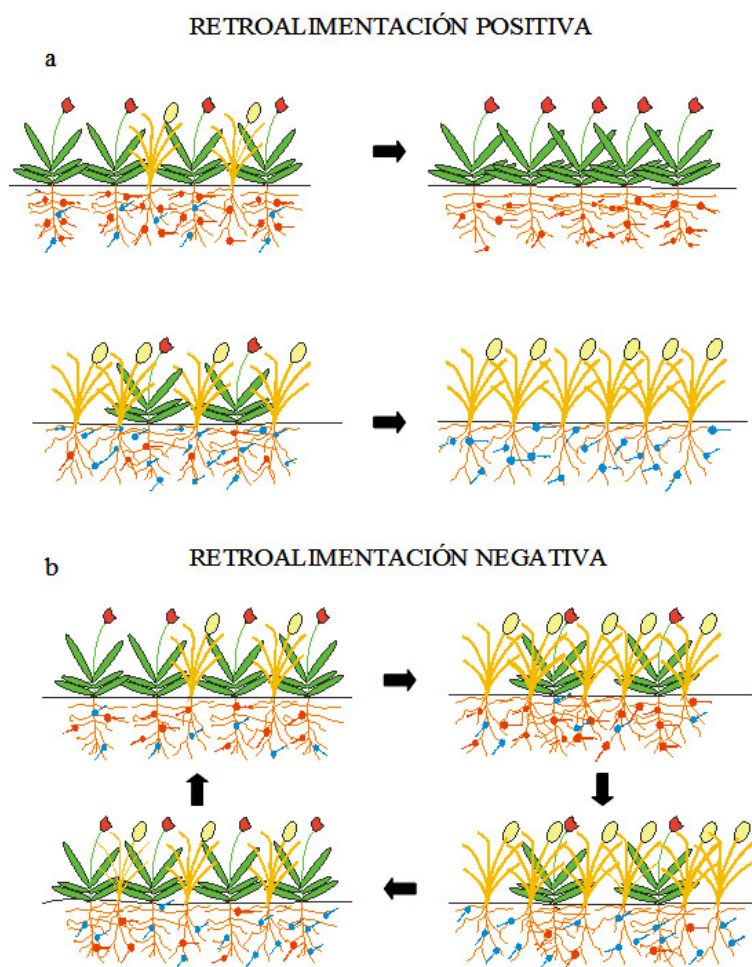
Cada vez son más los esfuerzos invertidos en investigar las interacciones que se establecen entre HMA y plantas y sus consecuencias. Esta revisión tiene como objetivo resumir los conocimientos que se tienen hasta el momento en este campo, con el fin de esclarecer conceptos e incentivar nuevas direcciones de investigación. Para ello empezaremos describiendo los estudios sobre la simbiosis entre las plantas y HMA y su efecto sobre la estructura y desarrollo de las comunidades vegetales. A continuación hablaremos de las comunidades de HMA, su diversidad y su función ecológica. Se incidirá en cómo el balance de esta interacción puede ser modulado por causas externas y pasar del mutualismo al parasitismo en función de los costes o beneficios que reporte a la planta. El estudio de cómo una comunidad vegetal y su comunidad de HMA asociada se ve afectada por la introducción de una planta exótica nos servirá para mostrar cómo las micorrizas afectan a los procesos ecológicos terrestres. Veremos cómo diferentes factores ambientales pueden determinar la distribución espacial de los HMA, lo cual está estrechamente ligado con la estructura y arquitectura de las comunidades vegetales. Finalmente destacaremos el papel que juegan los HMA en los ecosistemas semiáridos.

## Interacciones entre la comunidad vegetal y la comunidad de hongos formadores de micorrizas arbusculares

Diversos trabajos han puesto de manifiesto que los HMA juegan un papel fundamental en la estructura, diversidad y funcionamiento de las comunidades vegetales, (Allen y Allen 1984; van der Heijden et al. 1998a; Hartnett y Wilson 1999; Hart et al. 2003), mostrando experimentalmente que la presencia y abundancia de HMA puede en algunos casos aumentar la riqueza de especies vegetales (Grime et al. 1987; Gange et al. 1993; van der Heijden et al. 1998b) mientras que en otros puede disminuirla (Hartnett y Wilson 1999; Klironomos et al. 2000; O'Connor et al. 2002). En este sentido, Bever (1999)

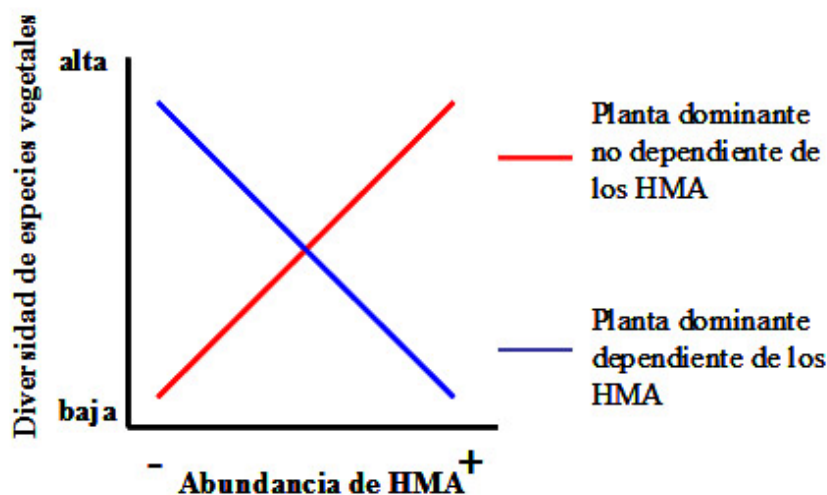
estableció un modelo basado en la dinámica generada entre la comunidad vegetal y la de HMA. Partiendo del supuesto de que las plantas que componen la comunidad vegetal son dependientes de las micorrizas y de que la respuesta tanto de la plantas como de los hongos a la simbiosis varía en función de las especies que interaccionen, se establecen retroalimentaciones positivas o negativas entre las comunidades de HMA y de plantas. En la retroalimentación positiva existe una relación simétrica en el beneficio que reciben tanto la planta como el hongo. Cuando el beneficio es máximo entre una determinada combinación de planta y HMA, la abundancia de ambos aumenta y desplazan al resto de las especies vegetales y de HMA. Se producirá, por tanto, una pérdida de diversidad en el ecosistema (**Figura 2a**).

Por el contrario, en la retroalimentación negativa la relación de beneficio entre el hongo y la planta es asimétrica. Puede haber un HMA que aporte el máximo beneficio a una especie vegetal A pero que se desarrolle mejor cuando establece simbiosis con otra especie distinta B. Tan pronto como aumenta la abundancia de la especie A debido a la interacción con un HMA que le aporta el máximo beneficio, empieza a aumentar la abundancia de una segunda especie de HMA que, a su vez, se ve favorecido por la especie vegetal B. Este segundo HMA aportará el máximo beneficio a una segunda especie vegetal A, incentivando su crecimiento y así se producirá un ciclo que mantendrá la diversidad del ecosistema. En esta situación, la riqueza de especies tanto de la comunidad de HMA como de la comunidad vegetal se mantiene constante (**Figura 2b**).



**Figura2.** Retroalimentación positiva y negativa. **A)** Retroalimentación positiva; Cuando la especie de hojas verdes se asocia a los HMA de esporas rojas, ambas especies obtienen el máximo beneficio y desplazan a las otras especies vegetales y de HMA. Lo mismo sucede cuando la especie de hojas naranjas se asocia a los HMA de esporas azules. **B)** Retroalimentación negativa; La abundancia inicial de especies de hoja verde provoca un incremento de los HMA de esporas rojas. Sin embargo, en este caso, las especies de hojas naranjas se desarrollan mucho mejor cuando se asocian a los HMA de esporas rojas, por lo que aumenta su presencia en la comunidad. A su vez, la especie de hojas naranjas incentiva el crecimiento de los HMA de esporas azules por lo que varía la comunidad de hongos, aumentando la abundancia de HMA de esporas azules que a su vez, provocan que vuelva a incrementar la presencia de las plantas verdes. En esta situación la diversidad de especies se mantiene constante (modificado de Bever et al. 2002).

Sin embargo, no todas las plantas que componen la comunidad vegetal dependen en igual medida de los HMA para su crecimiento. Urcelay y Diaz (2003), proponen un modelo en el que en función del grado de dependencia micorrícica de la planta dominante y de la abundancia de HMA, la diversidad de la comunidad vegetal tenderá a aumentar o a disminuir. Por ejemplo, si la planta dominante es muy dependiente de la micorrización, una disminución en el potencial de inoculación micorrícica del suelo perjudicará su desarrollo y favorecerá el crecimiento de las especies de plantas subordinadas, aumentando así la diversidad vegetal. Por el contrario, si la especie dominante no tiene gran dependencia de los HMA, una disminución de la abundancia de HMA afectará negativamente el crecimiento de las plantas subordinadas reforzando la abundancia de la especie dominante o facilitando el establecimiento de la especie dominante (**Figura 3**).



**Figura 3.** Relación hipotética entre la abundancia de HMA y la diversidad de especies vegetales en función de la dependencia de la planta dominante de la comunidad vegetal a los HMA

Podemos concluir que las plantas responden de manera diferente a la micorrización y que en función de su grado de dependencia se puede estimar cómo las especies de HMA y su abundancia influirán en la estructura de las poblaciones de plantas, en la diversidad de las comunidades vegetales y en el funcionamiento de los ecosistemas.

### La comunidad de hongos formadores de micorrizas arbusculares; diversidad y función ecológica.

El estudio de la comunidad de HMA se ha basado tradicionalmente en métodos de visualización al microscopio. La diversidad de HMA se medía principalmente mediante conteos e identificación taxonómica de las esporas fúngicas presentes en el suelo, mientras que en raíces se usaban métodos de tinción y cálculo relativo del nivel de colonización fúngica. Sin embargo, estos métodos no reflejan la situación real de la interacción entre planta y HMA, ya que es imposible identificar visualmente la especie de hongo a través de las raíces micorrícicas teñidas y en muchos casos la esporulación depende tanto de la especie de HMA como de las condiciones ambientales (Clapp et al., 1995). Actualmente, la aplicación de técnicas moleculares, el diseño de cebadores específicos de HMA y el uso de técnicas basadas en la reacción en cadena de la polimerasa (PCR), está impulsando el conocimiento de la ecología de las comunidades de HMA, su riqueza y diversidad taxonómica así como su función en los ecosistemas terrestres.

El hecho de que se hayan descrito menos de 200 especies de HMA y que éstas sean capaces de colonizar las raíces de la mayoría de familias de especies vegetales hizo pensar que no existía una relación de especificidad entre el hongo y la planta (Smith y Read 1997). Sin embargo, los resultados de análisis moleculares revelan que la diversidad de HMA es mucho mayor que la esperada y que las interacciones entre planta y hongo no se dan al azar sino que en muchos casos son específicas (Vandenkoornhuyse et al. 2002; Johnson et al. 2003). Recientes análisis moleculares sitúan a los HMA en un filo independiente, los Glomeromycetes, que se compone de cuatro órdenes (Glomerales, Diversisporales, Paraglomerales y Archaesporales) y siete familias (Glomeraceae, Archaesporaceae, Paraglomaceae, Acaulosporaceae, Diversisporaceae, Pacisporaceae y Gigasporaceae) (Morton y Redecker 2001; Schussler et al. 2001).

La gran diversidad genética de HMA está asociada a una elevada diversidad funcional provocando efectos en el crecimiento y desarrollo de las plantas. Diversos estudios (Helgason et al. 2002; van der Heijden et al. 2003; Moora et al. 2004) muestran que la micorrización, la captación de nutrientes y la productividad vegetal varían en función de las especies de plantas y hongos que interaccionen. Helgason et al. (2002), demostraron que la absorción de P por una misma especie de planta varía

en función del HMA que colonice las raíces. A su vez, van der Heijden y colaboradores (2003) observaron que tanto la productividad vegetal como la distribución de N y P en plantas coexistentes están determinadas por el HMA con que interactúan. También Moora y colaboradores (2004), observaron que el nivel de micorrización, la captación de nutrientes y la productividad de la planta variaban en función de la procedencia del inóculo.

Sin embargo, la diversidad genética no sólo existe entre especies de HMA; también se ha detectado una gran diversidad dentro de la misma especie de HMA (Sanders et al. 1996; Koch et al. 2006). En algunos casos, la diversidad intraespecífica puede tener efectos más evidentes en el crecimiento de las plantas que la diversidad entre especies. Así lo demostraron Munkvold y colaboradores (2004), cuando observaron mayor variación en los patrones de crecimiento de las hifas de HMA, en el P absorbido y en la productividad vegetal si la planta era inoculada con cepas diferentes de una misma especie de HMA que si era inoculada con especies diferentes de HMA.

Por otro lado, Maherali y Klironomos (2007) sugieren que las familias de HMA han evolucionado de tal manera que sus funciones ecológicas son complementarias entre sí. Así, mientras una familia de HMA (como las Glomeraceae) suele ser particularmente efectiva en proteger a la planta de patógenos, otra familia (las Gigasporaceae) es particularmente efectiva en aumentar la absorción del P por parte de la planta. De esta forma, si la comunidad vegetal interactúa simultáneamente con dos familias diferentes de HMA, la productividad vegetal será mayor que en el caso de que sólo interactúe con hongos de una única familia de HMA.

Todavía queda mucho por conocer sobre la diversidad de HMA, su variación inter e intra específica y su efecto en las comunidades vegetales. Se abre una nueva área de estudio en la que son necesarios experimentos y muestreos de campo que utilicen conjuntamente las herramientas de ecología molecular y las técnicas de muestreo tradicional.

## **Consecuencias de las plantas invasoras en las relaciones entre la comunidad vegetal y de hongos formadores de micorrizas arbusculares.**

La capacidad de invasión de una planta exótica viene determinada en gran medida por las características ambientales del ecosistema receptor. Los factores edáficos y climáticos influyen notablemente en el éxito de la invasión, al igual que las interacciones que se establecen con organismos nativos del ecosistema. Se ha demostrado que la microbiota del suelo juega un papel clave en el éxito de la invasión (Wolfe y Klironomos 2005) y que los HMA pueden facilitar el desarrollo de la planta invasora aumentando su ventaja competitiva frente a las especies nativas.

Como hemos visto anteriormente, la presencia de HMA y el grado de dependencia micorrícica de las plantas juegan un papel clave en la estructura de la comunidad vegetal. Así pues, si la planta invasora es poco o nada dependiente de las micorrizas, la población de HMA disminuirá, afectando negativamente al desarrollo de las plantas nativas que se benefician de esta simbiosis. Esto puede provocar una disminución de la capacidad competitiva de las plantas nativas, aumentando así el éxito de la invasión (Goodwin 1992). Si, por el contrario, la planta invasora es dependiente de las micorrizas y establece una interacción muy positiva con una especie de hongo nativo, se establecerá una retroalimentación positiva (Bever 1999) entre la planta y el hongo que favorecerá el desarrollo de ambas especies. (**Figura 2.a**). En este caso, las especies de plantas autóctonas del ecosistema se verán perjudicadas por la variación en la comunidad de microorganismos del suelo al igual que por la disminución de los recursos disponibles (Stampe y Daehler, 2003). Así, Mummey y Rillig (2006) observaron que la presencia de HMA facilita el crecimiento de *Centaurea maculosa* (especie muy invasora en el oeste de Estados Unidos) al mismo tiempo que se da una notable pérdida en la diversidad de especies de HMA.

Pero cabe preguntarse por qué una especie exótica puede ser más competitiva que las especies nativas. En el caso de *Centaurea sp.* se ha demostrado que esta especie obtiene un beneficio mayor de la simbiosis micorrícica que las especies nativas (Zabinski et al. 2002) e incluso se piensa que puede darse una transferencia de compuestos de C y otros nutrientes de las plantas nativas a las exóticas a través de micelio de HMA (Callaway et al. 2003; Callaway et al. 2004). En este caso las especies de HMA estarían facilitando a *Centaurea* a la vez que parasitando a las especies nativas.

Profundizar en el conocimiento de los cambios que se producen en la comunidad micorrícica del ecosistema con la llegada de una planta exótica podría ser de gran utilidad para poder controlar las invasiones que generalmente suponen graves problemas y provocan una gran pérdida de la diversidad autóctona (ver Rodríguez-Echeverría 2009)

## **Distribución espacial de los hongos formadores de micorrizas arbusculares**

Conocer la distribución espacial de las especies es necesario para entender el funcionamiento de los ecosistemas. Se puede estudiar a gran escala, distinguiendo entre diferentes biomas (taiga, tundra, tropical, mediterráneo, etc) o disminuyendo el punto de enfoque hasta hablar de hábitat o de nicho.

A gran escala sabemos que las diferentes condiciones climáticas y edáficas dan lugar a dominancia de diferentes tipos de HM en cada bioma. Así, en suelos húmicos de altas latitudes y altitudes predominan los HM ericoides, en bosque de latitud media con acumulación de hojarasca predominan las ectomicorrizas y en suelos de bajas latitudes con altas tasas de mineralización y presencia de herbáceas y plantas leñosas predominan los HMA (Read, 1991).

Opik y colaboradores (2006) se observaron que las comunidades de HMA difieren entre ecosistemas y que la diversidad de taxones disminuye del bosque tropical al pastizal, al bosque templado y a los ecosistemas degradados. Estos datos a gran escala sirven para conocer su distribución a nivel global; sin embargo, si el objetivo es estudiar como afecta la distribución a las interacciones entre las comunidades de HMA y plantas es necesario reducir la escala de estudio.

En los últimos años han aumentado las investigaciones que buscan definir los factores abióticos y bióticos que condicionan la estructura espacial de las comunidades de HMA. Se ha demostrado que factores abióticos como la humedad (Wolfe et al. 2006), la estructura (Lekberg et al. 2007) y composición química del suelo (Fitzsimons et al. 2008) se correlacionan con la distribución espacial de las comunidades de HMA. Sorprendentemente, los últimos estudios parecen indicar que es el nivel de N y no el de P el que más influye en la distribución de las HMA (Fitzsimons et al. 2008), mientras que cabría pensar que al ser el P la principal contribución a la planta por parte de las micorrizas, fuese este el que más afectase. Se ha demostrado que existe una correlación negativa entre el N en el suelo y la presencia de HMA (Johnson 1993; Santos et al. 2006), mientras que existe una falta de respuesta de las HMA a la disponibilidad de P (Landis et al. 2004; Fitzsimons et al. 2008).

Por otro lado Mummey y Rillig (2008) detectaron diferencias significativas en la diversidad y abundancia de HMA entre parches de suelo situados a distancias menores de 1 metro. Estas diferencias pueden condicionar la estructura de la vegetación ya que los HMA facilitan el establecimiento y supervivencia de las plántulas (van der Heijden 2004).

Conocer en profundidad la composición y distribución de las comunidades de HM es el primer paso para entender su ecología. Con los últimos estudios se están desvelando patrones de interacción complejos entre las comunidades de HMA y de plantas, por lo que es necesario realizar más muestreos en zonas estratégicas y desarrollar metodologías más sensibles para la detección de todas las especies de HMA (PCR a tiempo real, cebadores más específicos, etc).

## El caso de los ecosistemas semiáridos

Los ecosistemas semiáridos se caracterizan por una precipitación baja e irregular a lo largo del año con periodos de sequía recurrentes durante los que las comunidades vegetales se ven sometidas a situaciones de elevado estrés hídrico. Los organismos que habitan en estos ecosistemas han desarrollado estrategias para superar estas condiciones adversas. En muchos casos establecen interacciones entre plantas y especies de HMA de manera que consiguen un mayor aprovechamiento del agua disponible. Por ejemplo, las especies de HMA adaptados a suelos áridos captan de manera más eficaz los nutrientes y el agua en condiciones de sequía ayudando a las plantas a superar las condiciones adversas (Allen 2007).

Querejeta y colaboradores (2006) observaron que el crecimiento a largo plazo de acebuches (*Olea europae*) y de espinos negros (*Rhamnus lycioides*), así como su estatus hídrico y nutricional mejoraba en plantas inoculadas con especies de *Glomus* procedente de zonas semiáridas en relación a las plantas inoculadas con *Glomus* que no estaban adaptados a la sequía. A su vez, Marulanda et al. (2007) observaron que las plantas de lavanda (*Lavandula spica*) inoculadas con dos especies diferentes de *Glomus* sp. (*G. intraradices* y *G. mosseae*) procedentes de ecosistemas áridos, producían mayor biomasa de raíces y eran más eficientes en la absorción de N y K que en las plantas inoculadas con la misma especie de *Glomus* procedente de zonas de ecosistemas más xéricos.

Dos fenómenos característicos de los ecosistemas semiáridos que mantienen la humedad del suelo son la formación de islas de recursos y la redistribución hídrica. En este tipo de ecosistemas la vegetación se distribuye de manera parcheada creando islas de acumulación de recursos (Pugnaire et al. 1996) donde la red de micelio externo de HMA es muy abundante (Azcón-Aguilar et al. 2003) y juega un papel decisivo en la facilitación entre plantas (Moor y Zobel 2009). Se ha demostrado que esta red es el principal recurso de inoculación micorrícica de las plántulas en zonas áridas (Requena et al. 1996; Bashan et al. 2000) lo que facilita su establecimiento y favorece la captación de agua y nutrientes del suelo (Allen et al. 1990; Carrillo-García et al. 1999).

La redistribución hídrica es el mecanismo mediante el cual algunas especies vegetales desarrollan raíces pivotantes que absorben el agua de zonas profundas del suelo y lo transfieren a las capas superficiales durante la noche (Cadwell et al. 1998.) Se ha observado que puede existir un movimiento bidireccional del agua entre las raíces de las plantas y las hifas de los HM. Las plantas que llevan a cabo el proceso de redistribución hídrica son capaces de transferir agua a sus HM, manteniendo la integridad y funcionalidad de estos en el suelo superficial seco. El agua se mueve desde las capas profundas hasta las superficiales a través de las raíces e hifas de las micorrizas ayudando a mantener la humedad en las capas superficiales (Querejeta et al. 2007).

Los modelos regionales de cambio climático prevén un aumento de la temperatura, una disminución de la precipitación y un mayor número de eventos torrenciales en los ecosistemas áridos (IPCC 2007). En general, se intensificarán las condiciones de aridez lo que puede incrementar la erosión y degradación del suelo provocando una pérdida de propágulos de micorrizas y disminuyendo así el potencial de inoculación del suelo (Requena et al. 1996). Además un cambio en las condiciones climáticas puede generar modificaciones en el balance de la interacción entre los HM y las plantas. En los ecosistemas semiáridos existen plantas que tienen la capacidad de formar tanto ectomicorrizas como endomicorrizas. Muy recientemente se ha observado que cambios en la disponibilidad hídrica, puede provocar grandes variaciones en el estado micorrícico de las plantas. Las raíces de ciertas especies (de los géneros *Quercus*, *Eucalyptus*, *Populus*, etc) pueden pasar de estar predominantemente colonizadas por ectomicorrizas durante periodos húmedos a estar predominantemente colonizadas por HMA durante periodos de sequía severa (Querejeta et al. 2009),

Para evitar la degradación de este tipo de ecosistemas que por sus condiciones extremas son más sensibles, es necesario realizar más estudios que desvelen las complejas interacciones que se establecen en ellos.

## Conclusiones y perspectivas

En los ecosistemas terrestres existe una estrecha relación entre la comunidad de plantas y la de HMA. Un cambio en una de ellas repercutirá directamente en la otra. La abundancia y diversidad de HMA determina la estructura de la comunidad vegetal, y a su vez, el grado de dependencia de las plantas a los HMA determina la dirección de las interacciones que se establecen entre ambas comunidades. Además, numerosos factores, bióticos y abióticos regulan esta convivencia influyendo en la distribución de las comunidades de HMA tanto espacial como temporalmente. Cualquier variación del medio en el que se establecen las comunidades de HMA y de plantas provocará, en mayor o menor medida, una variación en el equilibrio de sus interacciones. Para entender el funcionamiento del ecosistema, es necesario conocer los patrones de interacción entre estas dos comunidades. Los experimentos en ambientes controlados (en condiciones de invernadero) permiten aislar y manipular variables, generando una información muy valiosa sobre los mecanismos de interacción. Pero al mismo tiempo es necesario realizar experimentos multifactoriales en campo y muestreos que revelen la realidad ecológica.

Se hace especialmente necesario el estudio de estas interacciones en ecosistemas semiáridos donde, pese a que la disponibilidad hídrica y de nutrientes es limitante, lo que hace que la función de los HMA cobre especial importancia, el número de estudios es menor.

En los últimos años se han realizado experimentos muy novedosos que han permitido grandes avances en el campo de la ecología microbiana. Sin embargo todavía quedan muchas lagunas en el conocimiento de las interacciones de la microbiota con el medio que les rodea y su función ecológica. El uso combinado de las técnicas de análisis tradicional con las nuevas herramientas de análisis molecular abre nuevas áreas de estudio que hasta el momento permanecían inaccesibles.

Conocer cómo las comunidades de HMA se distribuyen e interaccionan con el medio que les rodea y su función ecológica impulsará mejoras en la aplicación de procesos de restauración de ecosistemas degradados, y puede promover una forma de agricultura más acorde con el medio e incluso ayudar a prever las respuestas de los ecosistemas terrestres frente al cambio global.

## Agradecimientos

Agradecemos a Susana Rodríguez-Echeverría, al grupo de Ecología Funcional de la EEZA y, especialmente, a Nacho Querejeta, la revisión crítica del manuscrito original. Este trabajo ha sido realizado bajo la financiación de una beca predoctoral FPI del Ministerio de Ciencia e Innovación, en el proyecto CGL2007-63718/BOS financiado por el MICINN.

## Referencias

Allen, E.B., Allen, M.F., 1984. Competition between plants of different successional stages - mycorrhizae as regulators. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne de Botanique* 62:2625-2629.

Allen, E.B., Allen, M.F., 1990. The mediation of competition by mycorrhizae in successional and patchy environments. En: Grace, J.B., Tilman, G.D. (Eds.), *Perspectives on Plant Competition*, pp. 367-388. Academic Press, London, UK.

Allen, M.F., 2007. Mycorrhizal fungi: Highways for water and nutrients in arid soils. *Vadose Zone Journal* 6:291-297.

Azcón-Aguilar, C., Palenzuela, J., Roldán, A., Bautista, S., Vallejo, R., Barea, J.M., 2003. Analysis of the mycorrhizal potential in the rhizosphere of representative plant species from desertification-threatened Mediterranean shrublands. *Applied Soil Ecology* 22:29-37.

- Bashan, Y., Davis, E.A., Carrillo-Garcia, A., Linderman, R.G., 2000. Assessment of VA mycorrhizal inoculum potential in relation to the establishment of cactus seedlings under mesquite nurse-trees in the Sonoran Desert. *Applied Soil Ecology* 14:165-175.
- Bever, J.D., 1999. Dynamics within mutualism and the maintenance of diversity: Inference from a model of interguild frequency dependence. *Ecology Letters* 2:52-62.
- Bever, J.D., Pringle, A., Schultz, P.A., 2002. Dynamics within the plant - Arbuscular mycorrhizal fungal mutualism: Testing the nature of community feedback. *Mycorrhizal Ecology* 157:267-292.
- Brundrett, M.C., 2002. Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytologist* 154:275-304.
- Cadwell, M. M., Dawson, T. E., Richards, J. H. 1998 Hydraulic lift: Consequences of water efflux from the roots of plants. *Oecologia* 113(2):151-161.
- Callaway, R.M., Mahall, B.E., Wicks, C., Pankey, J., Zabinski, C., 2003. Soil fungi and the effects of an invasive forb on grasses: Neighbour identity matters. *Ecology* 84:129-135.
- Callaway, R.M., Thelen, G.C., Barth, S., Ramsey, P.W., Gannon, J.E., 2004. Soil fungi alter interactions between the invader *Centaurea maculosa* and North American natives. *Ecology* 85:1062-1071.
- Carrillo-Garcia, A., Leon de la Luz, J.L., Bashan, Y., Bethlenfalvay, G.J., 1999. Nurse plants, mycorrhizae, and plant establishment in a disturbed area of Sonoran Desert. *Restoration Ecology* 7:321-335.
- Clapp, J.P., Young, J.P.W., Merryweather, J.W., Fitter, A.H., 1995. Diversity of fungal symbionts in arbuscular mycorrhizas from a natural community. *New Phytologist* 130:259-265.
- Fitzsimons, M.S., Miller, R.M., Jastrow, J.D., 2008. Scale-dependent niche axes of arbuscular mycorrhizal fungi. *Oecologia* 158:117-127.
- Gange, A.C., Brown, V.K., Sinclair, G.S., 1993. Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi - a determinant of plant community structure in early succession. *Functional Ecology* 7:616-622.
- Goodwin, J., 1992. The role of mycorrhizal fungi in competitive interactions among native bunchgrasses and alien weeds- a review and synthesis. *Northwest Science* 66:251-260.
- Grime, J.P., Mackey, J.M.L., Hillier, S.H., Read, D.J., 1987. Floristic diversity in a model system using experimental microcosms. *Nature* 328:420-422.
- Hart, M.M., Reader, R.J., Klironomos, J.N., 2003. Plant coexistence mediated by arbuscular mycorrhizal fungi. *Trends in Ecology and Evolution* 18:418-423.
- Hartnett, D.C., Wilson, G.W.T., 1999. Mycorrhizae influence plant community structure and diversity in tallgrass prairie. *Ecology* 80:1187-1195.
- Helgason, T., Merryweather, J.W., Denison, J., Wilson, P., Young, J.P.W., Fitter, A.H., 2002. Selectivity and functional diversity in arbuscular mycorrhizas of co-occurring fungi and plants from a temperate deciduous woodland. *Journal of Ecology* 90:371-384.
- IPCC, 2007. Intergovernmental Panel on Climate Change., Synthesis Report, Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change IPCC, Geneva.
- Johnson, D., Vandenkoornhuyse, P.J., Leake, J.R., Gilbert, L., Booth, R.E., Grime, J.P., Young, J.P.W., Read, D.J., 2003. Plant communities affect arbuscular mycorrhizal fungal diversity and community composition in grassland microcosms. *New Phytologist* 161:503-515.
- Johnson, N.C., 1993. Can fertilization of soil select less mutualistic mycorrhizae. *Ecological Applications* 3:749-757.



- Klironomos, J.N., McCune, J., Hart, M., Neville, J., 2000. The influence of arbuscular mycorrhizae on the relationship between plant diversity and productivity. *Ecology Letters* 3:137-141.
- Koch, A.M., Croll, D., Sanders, I.R., 2006. Genetic variability in a population of arbuscular mycorrhizal fungi causes variation in plant growth. *Ecology Letters* 9:103-110.
- Landis, F.C., Gargas, A., Givnish, T.J., 2004. Relationships among arbuscular mycorrhizal fungi, vascular plants and environmental conditions in oak savannas. *New Phytologist* 164:493-504.
- Lekberg, Y.L.V.A., Koide, R.T., Rohr, J.R., Aldrich-Wolfe, L.A.U.R., Morton, J.B., 2007. Role of niche restrictions and dispersal in the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Journal of Ecology* 95:95-105.
- Maherali, H., Klironomos, J.N., 2007. Influence of phylogeny on fungal community assembly and ecosystem functioning. *Science* 316:1746-1748.
- Marulanda, A., Porcel, R., Barea, J., Azcón, R., 2007. Drought tolerance and antioxidant activities in lavender plants colonized by native drought-tolerant or drought-sensitive Glomus species. *Microbial Ecology* 54:543-552.
- Moora M., Zobel, M. 2009. Arbuscular mycorrhiza and plant-plant interactions – impact of invisible world on visible patterns. En: Pugnaire, F.I. (Ed.), *Positive plant interactions and community dynamics*. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA (en prensa).
- Moora, M., Opik, M., Sen, R., Zobel, M., 2004. Native arbuscular mycorrhizal fungal communities differentially influence the seedling performance of rare and common Pulsatilla species. *Functional Ecology* 18:554-562.
- Morton, J.B., Redecker, D., 2001. Two new families of Glomales, Archaeosporaceae and Paraglomaceae, with two new genera Archaeospora and Paraglomus, based on concordant molecular and morphological characters. *Mycologia* 93:181-195.
- Mummey, D.L., Rillig, M.C., 2006. The invasive plant species Centaurea maculosa alters arbuscular mycorrhizal fungal communities in the field. *Plant and Soil* 288:81-90.
- Mummey, D.L., Rillig, M.C., 2008. Spatial characterization of arbuscular mycorrhizal fungal molecular diversity at the submetre scale in a temperate grassland. *FEMS microbiology ecology* 64:260-270.
- Munkvold, L., Kjoller, R., Vestberg, M., Rosendahl, S., Jakobsen, I., 2004. High functional diversity within species of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 164:357-364.
- O'Connor, P.J., Smith, S.E., Smith, F.A., 2002. Arbuscular mycorrhizas influence plant diversity and community structure in a semiarid herbland. *New Phytologist* 154:209-218.
- Opik, M.A.A.R., Moora, M.A.R.I., Liira, J.A.A.N., Zobel, M.A.R.T., 2006. Composition of root-colonizing arbuscular mycorrhizal fungal communities in different ecosystems around the globe. *Journal of Ecology* 94:778-790.
- Pawlowska, T.E., Taylor, J.W., 2004. Organization of genetic variation in individuals of arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature* 427:733-737.
- Peterson, R.L., Massicotte H.B., Melville, L.H., Phillips, F. 2006. Mycorrhiza: anatomy and cell biology (electronic resource). *NRC Research Press*.
- Pugnaire, F.I., Haase, P., Puigdefregas, J., 1996. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology* 17:1420-1426.
- Querejeta, J.I., Allen, M.F., Caravaca, F., Roldan, A., 2006. Differential modulation of host plant  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{18}\text{O}$  by native and nonnative arbuscular mycorrhizal fungi in a semiarid environment. *New Phytologist* 169:379-387.
- Querejeta, J.I., Egerton-Warburton, L.M., Allen, M.F., 2007. Hydraulic lift may buffer rhizosphere hyphae against the negative effects of severe soil drying in a California Oak savanna. *Soil Biology and Biochemistry* 39:409-417.

- Querejeta, J.I., Egerton-Warburton, L.M., Allen, M.F., 2009. Topographic position modulates the mycorrhizal response of oak trees to interannual rainfall variability. *Ecology* 90:649-662.
- Read, D.J., 1991. Mycorrhizas in ecosystems. *Experientia* 47:376-391.
- Requena, N., Jeffries, P., Barea, J.M., 1996. Assessment of natural mycorrhizal potential in a desertified semiarid ecosystem. *Applied and Environmental Microbiology* 62:842-847.
- Rodríguez-Echeverría, S. 2009. Organismos del suelo: la dimensión invisible de las invasiones por plantas no nativas. *Ecosistemas* 18(2):32-43.
- Sanders, I.R., Clapp, J.P., Wiemken, A., 1996. The genetic diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in natural ecosystems - a key to understanding the ecology and functioning of the mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist* 133:123-134.
- Santos, J.C., Finlay, R.D., Tehler, A., 2006. Molecular analysis of arbuscular mycorrhizal fungi colonising a semi-natural grassland along a fertilisation gradient. *New Phytologist* 172:159-168.
- Schussler, A., Schwarzott, D., Walker, C., 2001. A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycological Research* 105:1413-1421
- Simon, L., Bousquet, J., Levesque, R.C., Lalonde, M., 1993. Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular land plants. *Nature* 363:67-69.
- Smith, S.E., Read, D.J., 1997. *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press, London. UK.
- Stampe, E.D., Daehler, C.C., 2003. Mycorrhizal species identity affects plant community structure and invasion: a microcosm study. *Oikos* 100:362-372.
- Trappe, J.M., 1987. Phylogenetic and ecologic aspects of mycotrophy in the angiosperms from an evolutionary standpoint. En: Safir, J.R. (Ed.), *Ecophysiology of VA Mycorrhizal Plants*, pp. 5-25.C, CRC Press, Boca Raton, USA.
- Urcelay, C., Díaz, S., 2003. The mycorrhizal dependence of subordinates determines the effect of arbuscular mycorrhizal fungi on plant diversity. *Ecology Letters* 6:388-391.
- van der Heijden, M.G.A., 2004. Arbuscular mycorrhizal fungi as support systems for seedling establishment in grassland. *Ecology Letters* 7:293-303.
- van der Heijden, M.G.A., Bardgett, R.D., van Straalen, N.M., 2008. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11:296-310.
- van der Heijden, M.G.A., Wiemken, A., Sanders, I.R., 2003. Different arbuscular mycorrhizal fungi alter coexistence and resource distribution between co-occurring plant. *New Phytologist* 157:569-578.
- van der Heijden, M.G.A., Boller, T., Wiemken, A., Sanders, I.R., 1998a. Different arbuscular mycorrhizal fungal species are potential determinants of plant community structure. *Ecology* 79:2082-2091.
- van der Heijden, M.G.A., Klironomos, J.N., Ursic, M., Moutoglis, P., Streitwolf-Engel, R., Boller, T., Wiemken, A., Sanders, I.R., 1998b. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 396:69-72.
- Vandenkoornhuyse, P., Husband, R., Daniell, T.J., Watson, I.J., Duck, J.M., Fitter, A.H., Young, J.P.W., 2002. Arbuscular mycorrhizal community composition associated with two plant species in a grassland ecosystem. *Molecular Ecology* 11:1555-1564.
- Wolfe, B.E., Klironomos, J.N., 2005. Breaking new ground: Soil communities and exotic plant invasion. *Bioscience* 55:477-487.
- Wolfe, B.E., Weishample, P.A., Klironomos, J.N., 2006. Arbuscular mycorrhizal fungi and water table affect wetland plant community composition. *Journal of Ecology* 94:905-914.

Zabinski, C.A., Quinn, L., Callaway, R.M., 2002. Phosphorus uptake, not carbon transfer, explains arbuscular mycorrhizal enhancement of *Centaurea maculosa* in the presence of native grassland species. *Functional Ecology* 16:758-765.