

El suelo como reactor de los procesos de regulación funcional de los agroecosistemas



El suelo como reactor de los procesos de regulación funcional de los agroecosistemas

Editores

Jorge ULLÉ & Beatriz M.DIAZ



Secretaría
de Agroindustria



Ministerio de Producción y Trabajo
Presidencia de la Nación

2018

El suelo como reactor de los procesos de regulación funcional de los agroecosistemas

Editores: Jorge ULLÉ & Beatriz M.DIAZ



EDICIÓN ESPECIAL para el
VII CONGRESO LATINOAMERICANO DE AGROECOLOGÍA
2 al 5 de Octubre
Guayaquil ECUADOR
SOCLA 2018

© 2018, Ediciones INTA

Libro de edición argentina

Todos los derechos reservados. No se permite la reproducción total o parcial, la distribución o la transformación de este libro, en ninguna forma o medio. Ni el ejercicio de otras facultades reservadas sin el permiso previo y escrito del editor. Su infracción está penada por las leyes vigentes.

CAPÍTULO 3

SERVICIOS ECO-SISTÉMICOS PROVISTOS POR HONGOS FORMADORES DE MICORRIZAS Y EFECTO DE LAS PRÁCTICAS DE MANEJO EN CULTIVOS DE BASE AGROECOLÓGICA



Valeria S.
Faggioli¹



Sarah Symanczik²

1. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Estación Experimental Marcos Juárez,
Ruta Provincial N° 12 km 36 (2580). Provincia de Córdoba, Argentina.

2. Department of Soil Sciences, Research Institute of Organic Agriculture, Frick, Switzerland

Correo electrónico: faggioli.valeria@inta.gob.ar

Resumen

Los hongos formadores de micorrizas están ampliamente distribuidos tanto en ambientes naturales como antrópicos. Son un conjunto de especies que establecen simbiosis con la mayoría de los cultivos de importancia económica y se mantienen vivos en el suelo sólo si hay una cubierta vegetal en activo crecimiento. A cambio de fotoasimilados, las micorrizas proveen innumerables beneficios para la planta y para el funcionamiento del ecosistema. Está demostrado que contribuyen en la nutrición, sanidad y balance hídrico vegetal, y que generan una red de micelio en el suelo a través del cual las raíces se comunican entre sí y comparten información, agua y nutrientes. Esta red es una valiosa forma de conservar el carbono y nutrientes del suelo. Además, las micorrizas están implicadas en la producción de una sustancia aglutinante de las partículas del suelo que favorece la formación de agregados y disminuye el riesgo de erosión. Sin embargo, de modo desapercibido, el hombre puede atentar contra los hongos micorrícicos. En este capítulo se presenta información sobre el impacto de prácticas de manejo sobre parámetros relacionados a los hongos formadores de micorrizas. En algunos casos, con resultados obtenidos de experimentación en sistemas de producción agroecológicos de Argentina y una breve reseña basada en experiencias europeas. En la producción agroecológica, las relaciones entre sus componentes deben priorizar los beneficios que la naturaleza brinda. Entonces, esperamos acercarnos información concreta y práctica para ser tenida en cuenta al momento de diseñar estrategias que contemplen la biodiversidad.

Palabras clave: Manejo de suelo, Nutrición fosforada, Biodiversidad

Abstract

Mycorrhizal fungi are widely spread in both natural and anthropogenic environments. They consist of a group of species that establishes symbiosis with key commercial crops, and that only can survive in soil if there is a vegetative cover in active growth. In exchange for photo assimilates, mycorrhizae provide vital benefits for the plant and for the functioning of the ecosystem. It is recognised that they contribute to nutrition, health and vegetable water balance, and that they generate a network of mycelium in the soil which allows the roots communicate with each other and share information, water and nutrients. This network is a valuable way to conserve soil carbon and nutrients. In addition, mycorrhizae are involved in the production of a substance that binds soil particles favouring the formation of aggregates and diminishing risks of erosion. However, unnoticed, humans can damage mycorrhizal fungi. Here, we present information about the impact of management practices on this component of soil biota from experimentation in organic production systems located in Argentina as well as a brief review based on European experiences. In organic production, the relationships between constituents of the system should prioritize the benefits that nature provides. Therefore, the aim of this chapter is to provide actual and practical information to be taken into account when designing sustainable agronomical strategies.

Key words: Soil Management, Phosphorus nutrition, Biodiversity

1. Introducción

La asociación simbiótica entre los hongos formadores de micorrizas y las raíces de las plantas es muy común en ecosistemas naturales. Aunque hay diferentes tipos de hongos que forman esta clase de asociaciones, los hongos formadores de micorrizas arbusculares (HFMA) son los más importantes para la agricultura. Constituyen un grupo de aproximadamente 320 especies pertenecientes al Subphylum Glomeromycotina (Spatafora et al., 2016). Se caracterizan por ser simbiontes obligados, es decir, que dependen de una planta para sobrevivir. Los HFMA proveen nutrientes a la planta a cambio de carbohidratos producidos durante la fotosíntesis. Se sabe que contribuyen a la nutrición de la planta, tolerancia a estrés hídrico y protección contra patógenos. Además, favorecen la retención de carbono del suelo y la atenuación de pérdidas de nutrientes tales como nitrógeno y fósforo. Son habitantes autóctonos de los suelos y su preservación es la clave para el aprovechamiento de los innumerables beneficios que proporcionan.

En este capítulo se presentará información actualizada sobre el papel de este componente de la biota del suelo en los sistemas agrícolas y el impacto de las prácticas de manejo sobre la simbiosis. Se discutirá en detalle la importancia de los HFMA en la producción agroecológica y de qué manera los agricultores pueden maximizar los beneficios de la asociación micorrízica.

Definición de micorriza. Estructuras de propagación

La palabra micorriza deriva del griego *mykes*=hongo y *rhiza*=raíz. Literalmente, se trata de

un “hongo-raíz”. La micorriza es un sistema conformado por diferentes estructuras que desempeñan funciones específicas. En un sistema radical micorrízico arbuscular hay tres componentes principales: la raíz, el micelio intra-radical y el micelio extra-radical. El micelio intra-radical está involucrado en la transferencia de nutrientes entre los simbiontes y se diferencia en: arbuscúlos intracelulares, vesículas y circunvoluciones. La formación de arbuscúlos constituye la característica diagnóstica de las micorrizas arbusculares (**Figura 1**). Son estructuras formadas por hifas muy ramificadas que se encuentran dentro de las células corticales del hospedante e incrementan la superficie de contacto entre el hongo y la planta. En dichas estructuras se produce el intercambio, es decir, los nutrientes inorgánicos fluyen hacia la planta y los fotosintatos hacia el hongo (Smith y Read, 2008). Otra de las diferenciaciones del micelio intra-radical son las vesículas, estructuras globosas llenas de lípidos que se encuentran en espacios inter o intra-celulares y su función principal es de reserva (Bonfante-Fasolo, 1988) o como propágulos (Biermann y Linderman, 1983). Se ha observado que algunas especies de HFMA incrementan la formación de vesículas en situaciones de alta oferta nutricional, mientras que en situaciones de estrés y cuando disminuye el suministro de metabolitos desde la planta hospedante, el hongo utiliza las reservas lipídicas de las vesículas (Sieverding, 1991).

El micelio extra-radical está involucrado en la búsqueda de nuevas plantas y en la exploración del suelo para la adquisición de nutrientes minerales que utilizarán tanto el hongo como la planta. Las hifas del micelio extra-radical pueden tener un crecimiento extenso (hasta 8 cm desde la raíz), son ca-

paces de conectar diferentes plantas hospedantes y establecer simbiosis micorrícica con las diversas especies de plantas con las cuales se contactan (Giovannetti et al., 2004). Otra diferenciación del micelio extra-radical (excepto *Rhizofagus intraradices*) da como resultado la formación de esporas, estructuras únicas para cada especie de HFMA que permite su identificación taxonómica. Las esporas se forman asexualmente por diferenciación de hifas del micelio y poseen una alta cantidad de lípidos lo cual les permite mantenerse viables por un período más o menos prolongado.

Los HFMA persisten en el suelo gracias a diversos tipos de propágulos, es decir, estructuras fúngicas capaces de mantenerse infectivas durante un tiempo prolongado y que tienen la capacidad de iniciar la colonización micorrícica en una planta. Los propágulos de los HFMA son las esporas, los fragmentos de raíces colonizados y los fragmentos de hifas o micelio extra-radical. Las principales fuentes de propágulos en ecosistemas naturales son los fragmentos de raíces y el micelio

extra-radical (Martins y Read, 1997). Mientras que las esporas son consideradas propágulos a largo plazo ya que tardan más tiempo en germinar y hacer contacto con las raíces que un micelio bien desarrollado (Klironomos y Hart, 2002). Es interesante destacar que no todas las especies de HFMA se propagan con cualquier estructura. Algunas son más competitivas y pueden colonizar rápidamente las raíces con las que entran en contacto a través del micelio y raíces infectadas, mientras que otras sólo son infectivas a través de la germinación de las esporas. Dichas estrategias se traducen en altas tasas de micorrización de las primeras en comparación con aquellas especies que necesitan esporas infectivas para iniciar la colonización radical. En secciones siguientes se detallarán cuáles prácticas de manejo pueden favorecer o perjudicar la conservación de especies de HFMA infectivas en el suelo para optimizar su aprovechamiento en la producción vegetal.

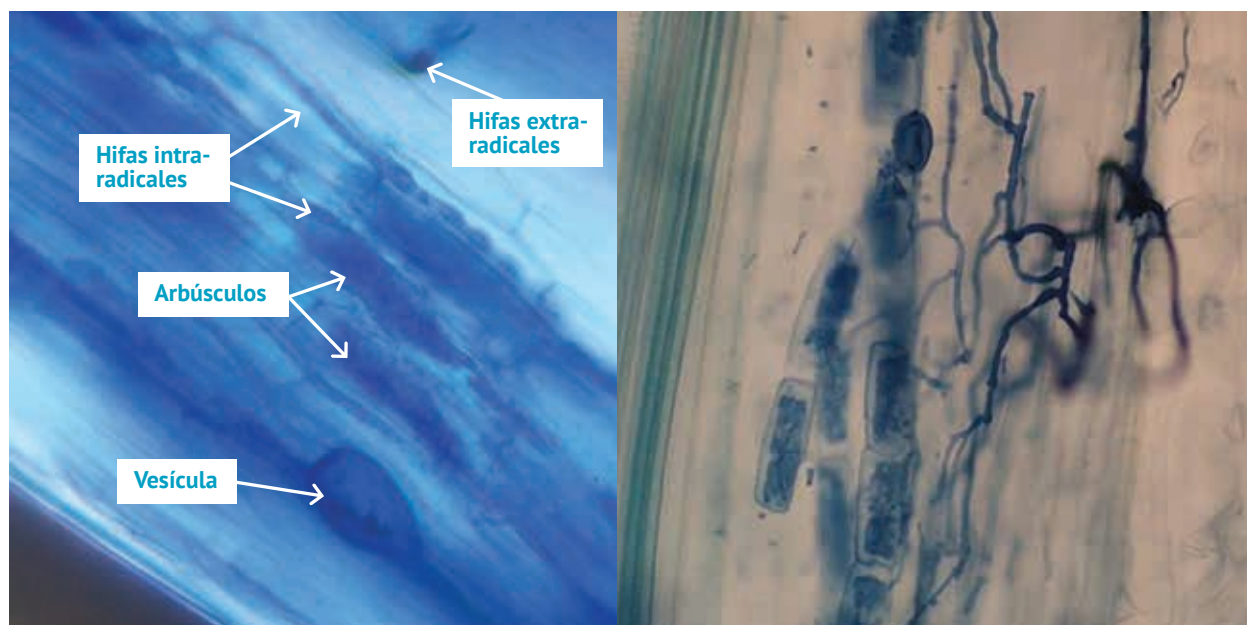


Figura 1: Estructuras micorrícicas en raíces de batata (magnificación de 10 x 40X) observadas en ensayos de largo plazo en Estación Experimental Agropecuaria San Pedro de INTA (Buenos Aires, Argentina)

Beneficios de la simbiosis micorrícica

Uno de los beneficios más estudiados de las micorrizas es la mejora en la nutrición fosforada, sin embargo también se ha demostrado que pueden proteger a la planta contra patógenos e incrementar la tolerancia a sequía. Además, contribuyen a la sustentabilidad de los ecosistemas a través de mejoras en la estructura del suelo y disminución de pérdidas de nutrientes por lixiviación. En los últimos años, también se ha observado que en sistemas hortícolas y frutales mejoran ciertos parámetros de calidad del alimento producido. Los beneficios resultantes de la simbiosis micorrícica son particularmente importantes en sistemas de producción donde el aporte de insumos de síntesis química es prácticamente nulo. Al mejorar la nutrición, la sanidad y la calidad del producto a la vez que contribuye a la conservación del suelo, representan un componente clave para la producción. A continuación, se enumeran los principales beneficios de las micorrizas con énfasis en sistemas agrícolas orgánicos.

1 - Nutrición de cultivos

El fósforo es el nutriente más comúnmente asociado con los beneficios provistos por la simbiosis micorrícica. Esto se debe a las diferentes formas en que el fósforo puede estar presente en el suelo lo cual determina su grado de disponibilidad para la raíz. A pesar de las bajas concentraciones en que normalmente se halla en los suelos, las plantas requieren grandes cantidades de este nutriente. El ion fosfato es fácilmente retenido por partículas coloidales, tales como la superficie de arcillas y compuestos orgánicos, que le confieren una baja disponibilidad en la solución de suelo. Esta característica determina la generación de una zona de agotamiento en las inmediaciones de la rizósfera en la medida que la planta va extrayendo el fósforo. La extensión de la red de micelio micorrícico extra-radical permite que la planta micorriza tenga acceso a un mayor volumen de suelo que va más allá de la zona de agotamiento rizosférica. Las hi-

fas extra-radicales de HFMA crecen en la matriz de suelo, absorben iones fosfato y lo transfieren a la raíz. Dicho proceso es más rápido que la difusión del ion fosfato en el suelo. Además, hay investigaciones que demuestran que las hifas secretan ciertas enzimas e interactúan sinérgicamente con microorganismos solubilizadores. Ambos mecanismos permiten que los HFMA accedan a formas de fósforo del suelo que la raíz no tiene la capacidad de absorber. Como resultado, el fósforo deja de ser un nutriente limitante y las plantas colonizadas por HFMA pueden tener un mayor crecimiento que plantas sin micorrización.

En sistemas de producción agroecológicos, el fósforo puede ser una limitante difícil de vencer. Es por ello que el manejo de los HFMA autóctonos constituye una herramienta útil para hacer más eficiente la nutrición fosforada de las plantas. En Argentina en un ensayo de larga duración en INTA San Pedro, en un suelo franco arcillo limoso y 9 mg kg^{-1} de fósforo extractable, se evaluó el impacto de diferentes cultivos antecesores sobre la micorrización y concentración foliar de fósforo en los pecíolos de plantas de batata (*Ipomea batatas* L. (Lam)) (Faggioli et al., 2017). Se evaluaron un total de 12 tratamientos: 6 antecesores (maíz blanco duro, maíz caiano, maíz azteca, sorgo forrajero tale-ro, avena sp, *Canavalia ensiformis*), 3 asociaciones de cultivo de batata (batata más *Canavalia ensiformis*, batata más maíz blanco duro y batata más maíz caiano) y 3 situaciones adicionales (monocultivo de batata, situación de barbecho estival y batata con aplicación de biochar). Se observó una concentración de fósforo foliar (promedio $3,48 \text{ mg g}^{-1}$) dentro de un rango considerado óptimo para el cultivo de batata sin diferencias entre tratamientos (Martí, 2014). Aunque en este estudio, el suelo estaba bien provisto de fósforo, varios autores coinciden en que los requerimientos de la planta difícilmente podrían ser cubiertos por la oferta del suelo sin la simbiosis micorrícica (citas en O'Sullivan et al., 1997). Para corroborarlo, se identificaron las variables que explicaban significativamente la concentración de fósforo de los pecíolos (Faggioli

et al., 2017). Se halló que el porcentaje de micorrización (arbúsculos) fue un predictor altamente significativo del nivel de fósforo de la planta y el de mayor contribución al modelo estadístico. A modo conclusión, este trabajo permitió demostrar la importancia de las micorrizas autóctonas en la nutrición fosforada de batata en climas templados.

Aunque la contribución de las micorrizas en la nutrición fosforada es la más estudiada, cada vez hay más reportes referidos a obtención de otros nutrientes. Se han observado efectos de la simbiosis micorrícica en la nutrición con cinc, cobre, hierro, nitrógeno, potasio, calcio y magnesio (Smith y Read, 2008). Además, las micorrizas permiten incrementar la absorción de nitrógeno de la planta a partir de fuentes orgánicas. Este último mecanismo, es de gran importancia para el aprovechamiento de enmiendas nitrogenadas. En leguminosas se ha observado una mayor fijación simbiótica de nitrógeno en plantas con micorrizas que en ausencia de mi-

corrizas, especialmente en suelos de bajo contenido de fósforo. Las mejoras en nodulación y fijación de nitrógeno en plantas con micorrizas sería el resultado de vencer la deficiencia de fósforo del suelo y la absorción mediada por micorrizas de micronutrientes lo cual redundaría en una mejora general del crecimiento y desarrollo de la planta y efectos indirectos en el sistema de fijación de nitrógeno. Dicha sinergia entre planta, bacteria y micorrizas se denomina simbiosis tripartita y debe ser considerada en los sistemas de producción de leguminosas. El agregado de fósforo en estas condiciones, inhibiría la formación de micorrizas y, en consecuencia, todos los potenciales beneficios aportados por estos organismos del suelo.

2 - Biocontrol de patógenos y nematodos

La simbiosis micorrícica puede actuar en la supresión de patógenos fúngicos del suelo e in-

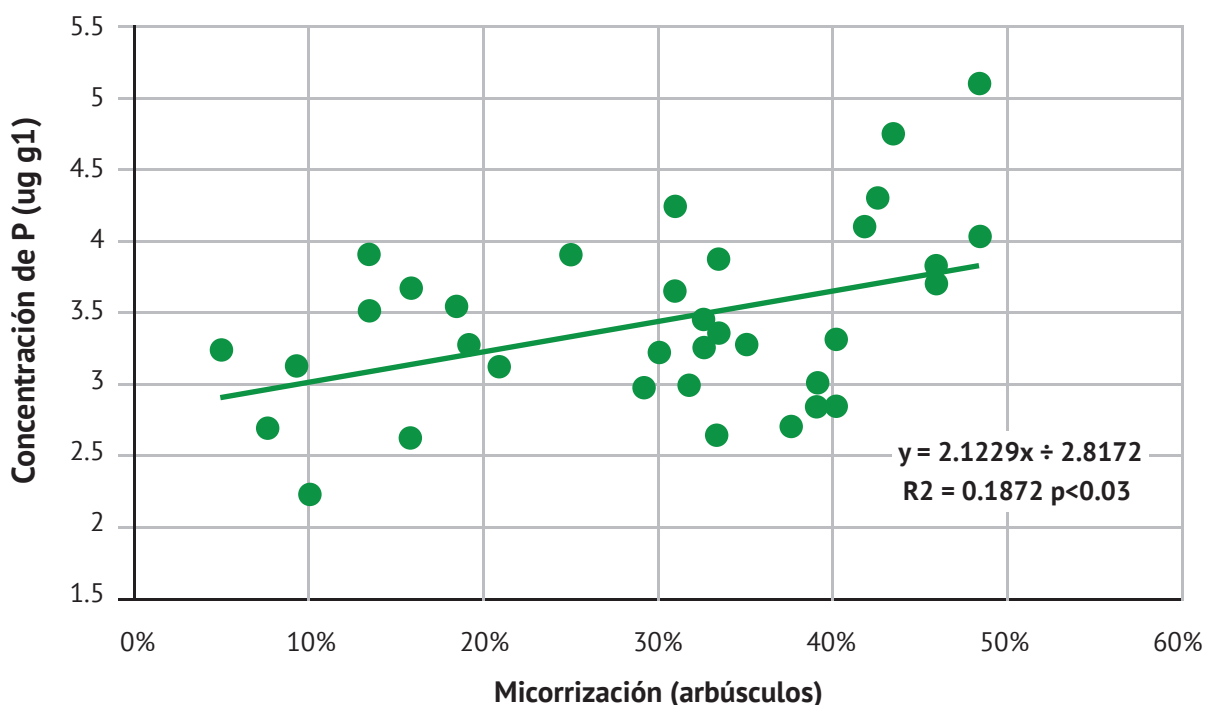


Figura 2: Relación entre el porcentaje de arbúsculos y concentración de fósforo de tejidos aéreos de batata en experimento de larga duración de INTA San Pedro (adaptado de Faggioli et al., 2017)

crementar la tolerancia al daño ocasionado por nematodos. Los principales modos de acción son cambios en la morfología de la raíz y la producción de compuestos enzimáticos que se trasladan en la planta de manera sistémica. En general se observan disminuciones en la severidad de las enfermedades, más que una total inhibición, que mejoran el rendimiento de una planta micorrizada. Por ejemplo, las micorrizas promovieron mejoras en tolerancia *Sclerotium cepivorum* en cebolla (*Allium cepa*); a *Fusarium oxysporum* en espárrago (*Asparagus officinalis*) y poroto (*Phaseolus vulgaris*); a *Verticillium dahliae* en tomate (*Lycopersicon esculentum*) y berenjena (*Solanum melongena*), etc. (Karagiannidis et al., 2002; Matsubara et al., 2000, 2002; Torres-Barragan et al., 1996).

Los nematodos son organismos de vida libre que habitan en una gran variedad de hábitats. Algunos de ellos actúan como parásitos de cultivos de importancia económica y generan severas mermas en los rendimientos. La mayoría de ellos viven en el suelo pero algunos residen en la superficie y generan daños en la parte aérea de la planta. Las micorrizas contribuyen directa e indirectamente en la atenuación de daños ocasionados por nematodos.

La competencia directa por nutrientes y espacio, la inducción de resistencia sistémica y la alteración de las interacciones rizosféricas los principales mecanismos directos en que las micorrizas protegen a la planta de los nematodos. Mientras que de manera indirecta, el mejor crecimiento de la planta por incremento de acceso a nutrientes incrementa la tolerancia de la planta al ataque de nematodos. Sumado a ello, la formación de micorrizas también puede generar alteraciones en la morfología de las raíces que favorecen la tolerancia de la planta. Para más información se sugiere leer Schouteden et al. (2015) en el que se presentan detalladamente los mecanismos mencionados anteriormente. El efecto de las micorrizas sobre el control de los daños ocasionados por nematodos fue demostrado en numerosos experimentos. Por ejemplo, Marro et al. (2018) evaluaron el efecto de *Rhizophagus irregularis* en plantas de tomate inoculadas al trasplante

con *Nacobbus aberrans*, un nematodo endoparásito formador de agallas en raíces y causante de severas pérdidas en numerosos cultivos. Observaron que la presencia del nematodo incrementó la formación de micorrizas en las raíces y que la micorriza favoreció la producción de biomasa de tomate, redujo el número de agallas y la población final de nematodos. De modo similar, en plantas de pepino (*Cucumis sativus*), las micorrizas no sólo redujeron la formación de agallas sino también el número de huevos y de hembras de *Meloidogyne incognita* (Zhang et al., 2008). Estos resultados son interesantes desde el punto de vista del manejo puesto que las micorrizas no solo mejoraron la performance de la planta sino que también contribuyeron a disminuir la cantidad de nematodos al finalizar el experimento.

3 - Relaciones hídricas

El rol de las micorrizas en la atenuación de stress hídrico que más se ha estudiado es en presencia de sequía. Se ha demostrado que las micorrizas incrementan la resistencia de las plantas a una condición de baja oferta de agua. Ante situaciones de sequía, las plantas micorrizadas tienen menores pérdidas de biomasa que plantas sin micorrizas lo cual les permite una mejor recuperación cuando se reestablece la condición hídrica. Por otra parte, es importante mencionar que el exceso de agua es un factor adverso para los HFMA ya que estos microorganismos son sensibles a una baja disponibilidad de oxígeno. En consecuencia, las esporas usualmente están ausentes en suelos inundados periódicamente (Solaiman e Hirata, 1996). En síntesis, aunque un contenido de agua dentro del rango óptimo para las plantas es ideal para el funcionamiento de la simbiosis, los HFMA pueden representar una mejora para la planta ante períodos de deficiencia hídrica. En una revisión realizada por Augé (2001) se explica detalladamente la interacción micorriza-planta ante situaciones de stress hídrico.

Estructura del suelo y reducción de pérdidas de nutrientes

Las micorrizas contribuyen al mantenimiento de la estructura del suelo gracias a la red de micelio extra-radical y a la secreción de sustancias aglutinantes del suelo. La presencia de micorrizas en la planta promueve una mayor movilización de carbono hacia las raíces y a la rizósfera. La planta puede transferir hasta un 20% de todo el carbono fijado a la micorriza (Jakobsen y Rosendahl, 1990) y en suelos agrícolas los HFMA pueden producir una cantidad significativa de biomasa (Rillig et al., 1999). En condiciones experimentales, Olsson et al (1999) encontraron que los HFMA produjeron hasta un 50% del total de biomasa microbiana de un suelo arenoso. Además, se ha demostrado que el micelio de los HFMA produce una glicoproteína denominada glomalina que es un agente estructurante del suelo. De acuerdo a lo citado anteriormente, los HFMA constituyen organismos claves en la acumulación de carbono del suelo y en la formación de agregados. Sin embargo, cabe mencionar los hallazgos de Allen (1992). Ellos observaron que a mayor abundancia de cierta especie de micorrizas (*Gigaspora* spp) con respecto a otra (*Glomus* spp) se producían aumentos significativos en la longitud del micelio extra-radical y en la formación de macroagregados. Esto significa, que el aporte de las micorrizas a la conservación del suelo depende del mantenimiento de la diversidad de especies.

En los últimos años ha habido creciente interés en el rol de las micorrizas en la reducción de pérdida de nutrientes. Las micorrizas al aumentar la eficiencia de absorción de nutrientes, reducen el riesgo de pérdidas por lixiviación o denitrificación. En efecto, se ha medido que las micorrizas pueden reducir por lixiviación de N (hasta 70 kg N ha⁻¹ año⁻¹) y P (hasta 150 g P ha⁻¹ año⁻¹). También se ha observado que las micorrizas pueden reducir pérdidas por lixiviación tanto de nutrientes orgánicos como inorgánicos (van der Heijden, 2010). Los HFMA recientemente han demostrado reducir las emisiones de óxido nitroso del suelo, un potente gas de efec-

to invernadero (Bender et al., 2015). Este hecho sería producto de la alteración en la comunidad bacteriana que inducen los HFMA, principalmente en los denitrificantes.

4 - Calidad de frutas y verduras para consumo humano

Cada vez es más importante la demanda de calidad en la producción de frutas y hortalizas. El uso de micorrizas en la horticultura podría representar un “seguro” contra el deterioro de calidad (Schnitzler y Gruda, 2003). Numerosos estudios confirman el efecto positivo de las micorrizas no solo en el crecimiento de la planta, sino que también en su calidad. Así, por ejemplo, mejoras en la calidad de lechuga, tomate, pimienta y frutillas fueron observadas en plantas con micorrizas (citas en Baum et al., 2015). Algunos de los mecanismos responsables de la mejora en la calidad son la acumulación de metabolitos secundarios, vitaminas, minerales, compuestos antioxidantes y ácido ascórbico. En batata se han observado incrementos del contenido de betacarotenos en los tubérculos luego de la inoculación con micorrizas (Tong et al., 2013). Además de los efectos directos sobre la composición química de las plantas, los HFMA también pueden contribuir indirectamente en la calidad vegetal al reducir la necesidad de aplicación de pesticidas. Por otra parte, la inoculación con HFMA generó frutos de tomate mayor tamaño y calidad comercial superior (Schinitzler y Michalsky, 1996). Ortas et al. (2013) obtuvieron una floración 5-10 días anticipada en plantas de tomate, lo cual es muy favorable ya que permite la comercialización temprana del producto pudiendo obtener un mejor precio. Las plantas de cebolla también responden muy positivamente a la inoculación micorrizas. Se observó un diámetro más uniforme y menores pérdidas de sólidos solubles y de peso durante un almacenamiento de 120 días (Makus, 2004).

Prácticas de manejo y micorrizas

Los HFMA se mantienen en el sistema a través del uso de prácticas de manejo adecuadas y/o el agregado de inóculo. La producción de alimento en base a la agricultura, implica una serie de prácticas que pueden impactar en los HFMA, destruyéndolos o bien generando condiciones desfavorables en el suelo. En esta sección se presentará de qué manera las principales prácticas de manejo empleadas en agricultura, impactan sobre las comunidades de HFMA que residen en el suelo.

1 - Fertilización

El fósforo es un elemento que puede limitar en gran medida la relación entre las plantas y los HFMA. Se ha demostrado que en suelos con mayor contenido de fósforo, las plantas tienen bajos niveles de micorrización y de esporas. Sin embargo, también hay casos de altos valores de formación de micorrizas en suelos con buena provisión de fósforo. En tal escenario sería interesante conocer la estructura de las comunidades de HFMA presentes, es decir, qué especies hay presentes. Johnson (1993) postula que el excesivo agregado de nutrientes puede seleccionar especies de micorrizas que son inferiores en términos de la provisión de beneficios a la planta.

El agregado de nitrógeno también perjudica a las micorrizas tanto en los niveles de micorrización como en la reducción de las especies y/o diversidad. Fuentes orgánicas de nutrientes, tales como abono de granja, compost y residuos de cultivos, y fertilizantes minerales de liberación lenta como roca fosfórica no han demostrado suprimir a los HFMA e incluso, pueden estimularlos (Smith y Read, 2008). Sin embargo, un uso indiscriminado de enmiendas orgánicas, especialmente aquellas ricas en fósforo como la cama de pollo, puede impactar negativamente en los HFMA.

Teniendo en cuenta el efecto inhibitorio que posee el agregado de nutrientes sobre los HFMA, se sugiere optimizar el uso de recursos diagramando

un esquema de enmiendas y fertilización acorde a las necesidades de los cultivos. De este modo, se minimizan las potenciales pérdidas de nutrientes que traen consecuencias ambientales tales como la contaminación del aire y del agua, y, al mismo tiempo, se favorece la formación de micorrizas y el aprovechamiento de todos los beneficios de la simbiosis.

2 - Uso de pesticidas

Los pesticidas, particularmente los fungicidas, pueden tener un impacto negativo difícil de remediar si se acumula en el tiempo. Aunque en sistemas de producción agroecológicos el uso de biocidas de síntesis química no está aconsejado, hay estudios realizados sobre compuestos de origen biológico que merecen su atención. En sistemas agroecológicos, el control de enfermedades y plagas se realiza en base a extractos vegetales y bacterianos de los cuales se infiere que poseen un bajo impacto ambiental por su origen biológico. Sin embargo, es importante señalar que al aplicar un producto con el objetivo de eliminar o controlar organismos perjudiciales, existe una alta probabilidad de afectar a organismos no blanco como los HFMA. Esto sucede tanto con productos pesticidas comerciales como con los biológicos. Por ejemplo, Wan et al. (1998) compararon dosis de diferentes pesticidas y solventes para evaluar el efecto nocivo sobre micorrizas y observaron que la toxicidad de mayor a menor fue acetona, metanol, AMPA, dimetoato, sulfato de cobre, glifosato y benomil. Según estos resultados, el principal componente del caldo bordelés (sulfato de cobre) es un agente potencialmente perjudicial para los HFMA. Por otra parte, Ipsilantis et al. (2012) evaluaron el impacto de pesticidas biológicos sobre la formación de micorrizas y la diversidad de especies de HFMA dentro de las raíces posterior a la aplicación del pesticida. En su estudio evaluaron extracto de árbol neem (*Azadirachta indica* Juss), un reconocido insecticida y nematocida, aunque también hay antecedentes de su actividad fungicida (Akça et al., 2005). Otros productos

evaluados en la investigación eran de propiedades insecticidas pero de diferente origen: un extracto bacteriano llamado Spinosad; un extracto de flores de crisantemo (*Chrysanthemum cinerariaefolium*); y terpenos. Observaron que Spinosad, crisantemo y terpenos no afectaron ni la formación de micorrizas ni la estructura de las comunidades de HFMA. El extracto de árbol de neem tampoco disminuyó la micorrización, pero generó una inhibición selectiva de ciertas especies de HFMA. Además, el extracto de neem generó una disminución en la diversidad de HFMA del suelo más persistente que el carbendazim, utilizado como testigo en el experimento. Puede inferirse, entonces, que a pesar de la gran ventaja ecológica que representa el uso de productos biológicos para el control de plagas y enfermedades, su utilización debe ser medida y en el contexto de un manejo integral puesto que su efecto puede ser negativo para un amplio espectro de organismos tales como los HFMA.

3 - Laboreo del suelo

El contacto de la red de micelio de HFMA con las raíces es la principal vía de formación de las micorrizas. Las tareas de remoción del suelo causan una severa disrupción de la red de micelio, esto ocasiona una demora en el inicio de la micorrización y una reducción de los niveles de colonización micorrízica. En consecuencia, se reducen los beneficios provistos por la simbiosis, principalmente la obtención de nutrientes poco móviles ya que la destrucción de la red de micelio produce una disminución del volumen de suelo explorado. Faggioli et al. (2008) observaron que la labranza fue más importante que la fertilización en la disminución de la micorrización de plantas de maíz, principalmente durante la implantación del cultivo. Por otra parte, se ha demostrado que las labranzas generan cambios en las condiciones físicas y químicas del suelo que afectan más a ciertas especies de HFMA que a otras (Oehl et al., 2010). En general, predominan pocas especies pero son muy abundantes, ya sea por su capacidad de sobrevivir en raíces infect-

adas y/o producir una alta cantidad de esporas. Por lo tanto, se ve afectada la composición de la comunidad residente de HFMA con una disminución de la diversidad.

Las prácticas de labranza reducida y de labranza cero tienen un menor efecto sobre los HFMA que las labranzas convencionales. Se ha demostrado en experimentos comparativos que un suelo cultivado con maíz con las tres modalidades de labranzas mencionadas, tiene un mayor nivel de micorrización en la labranza cero. Además, en tal condición, se ha medido una mayor longitud del micelio extra-radical que comunica a las plantas entre sí. Kabir et al. (1998) incluso encontró una mayor acumulación de fósforo, zinc y cobre en las plantas de maíz que crecieron en siembra directa comparadas con labranza convencional y reducida. Sin embargo, este efecto depende de la especie de cultivo, por ejemplo, el trigo no ha demostrado respuesta a las prácticas de manejo en lo que respecta a la formación de micorrizas ni a sus beneficios.

En un sistema de producción agroecológico, ante la imposibilidad actual de reducir drásticamente las labranzas, se sugiere realizar “descansos” en el suelo, ya sea a través de barbechos verdes o cultivos de cobertura con plantas formadoras de micorrizas. De este modo, se logrará mantener o incrementar el banco de estructuras de HFMA que podrían iniciar micorrizas en el cultivo siguiente.

4 - Rotación de cultivos, inter-siembras y manejo de malezas

La rotación de cultivos es una de las prácticas agronómicas más antiguas que aún se realiza por sus reconocidos beneficios en el mantenimiento y mejoras de la fertilidad del suelo. Sin embargo, no todos los cultivos establecen simbiosis micorrízica. Por ejemplo, los miembros de las familias *Brassicaceae* y *Chenopodiaceae* no forman micorrizas (o lo hacen en niveles mínimos por un breve lapso de tiempo). El cultivo de especies de dichas familias genera disminuciones en el banco de propágulos de HFMA. Lo contrario sucede con plantas forma-

doras de micorrizas, es decir, promueven una mayor densidad de esporas y redes de hifas capaces de iniciar la simbiosis en cultivos siguientes.

En plantas de batata, por ejemplo, Faggioli et al. (2017) observaron que el porcentaje de micorrización de batata era de 14% en raíces que provenían de un barbecho desnudo y 44% en plantas luego de un cultivo de cobertura. Arihara y Karasawa (2000) compararon la micorrización de maíz sembrado luego de cultivos formadores (soja, maíz) y no formadores de micorrizas (canola y remolacha azucarera). Hallaron que el peso aéreo y rendimiento de granos de maíz fue mayor cuando provenía de soja y maíz. Concluyen que la siembra de cultivos no formadores de micorrizas reducen el banco de propágulos del suelo y la subsiguiente micorrización, absorción de fósforo y producción de biomasa. Esta reducción también es generada por períodos de barbecho sin cultivos porque el hongo no cuenta con la provisión de fotoasimilados necesaria para su supervivencia. Por lo tanto, puede inferirse que la presencia de cultivos es siempre preferible para mantener la viabilidad de los propágulos. Además, Kabir y Koide (2000) afirman que las mezclas de plantas en las coberturas incrementa la micorrización del cultivo siguiente en mayor medida que un cultivo mono-específico.

La inter-siembra es definida como la siembra de dos o más especies que se cultivan en la misma superficie y comparten el uso de recursos durante la totalidad o en parte de su ciclo de cultivo. Esta herramienta permite maximizar las interacciones positivas entre plantas a través de las hifas micorrícicas extra-radicales. Las redes de micelio conectan las raíces de una planta con otras, independientemente de la especie. Una de las asociaciones más empleada en la inter-siembra de cereales y leguminosas. La transferencia directa de nitrógeno de soja a maíz a través de hifas de HFMA fue observada por primera vez por Kessel et al. (1985) y entre trébol y maíz por Frey y Schüepp (1992). También se ha demostrado que el traspaso de nutrientes es bidireccional y que la planta no fijadora de nitrógeno aporta recursos necesarios para las fijadoras (He et

al., 2003). Además, en condiciones de estrés hídrico, la red de micelio micorrícico favorece la redistribución de agua entre plantas vecinas conectadas a través de la red de micelio. Saharan et al. (2018), en una inter-siembra con cereales y leguminosas hallaron que ante deficiencia hídrica las gramíneas, de raíces más superficiales, sufrieron menos el impacto de la sequía cuando crecían junto a leguminosas. En su experimento, las raíces de la leguminosa, al ser más profundas, accedían a la humedad sub-superficial y el agua absorbida era redistribuida por la red de micelio. En ausencia de micorrizas, en cambio, las gramíneas manifestaron una drástica reducción del crecimiento debido a las limitantes hídricas. En este mismo trabajo, los autores hallaron nitrógeno y fósforo al que sólo podían acceder las hifas pero no las raíces.

Los HFMA colonizan las raíces no sólo de los cultivos de importancia económica, sino también de las malezas. La red de micelio micorrícico que conecta a plantas vecinas puede ser muy favorable tanto para las malezas como para los cultivos puesto que permite una distribución homogénea de los

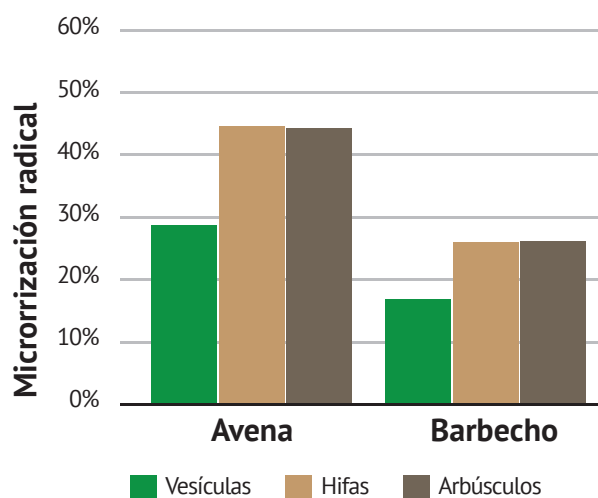


Figura 3: Estructuras micorrícicas en raíces de batata con antecesor avena (*Avena sativa* L.) o barbecho en un ensayo de larga duración de INTA San Pedro (adaptado de Faggioli et al., 2017)

recursos. En un manejo agroecológico, las funciones del ecosistema deben aprovecharse en su conjunto. En este sentido, las malezas pueden ser una buena manera de captar nutrientes del suelo a través de las micorrizas. Después, al realizar el secado de la maleza en el momento adecuado, el cultivo podrá utilizar los nutrientes que se movilizarán a través del micelio micorrícico y se liberará de los tejidos de la planta. Además, la co-existencia de plantas de distintas especies fomenta la diversidad de HFMA, indispensable para aprovechar las múltiples funciones que aportan.

En síntesis, un adecuado manejo de las rotaciones debe contemplar la mayor diversidad posible de cultivos, la realización de intersembras, la reducción de tiempos con el suelo desprovisto de plantas y el conocimiento de la importancia biológica de las malezas que conviven con los cultivos.

5 - Comparación entre sistemas de producción orgánicos y convencionales.

Breve reseña Europea.

Recientemente, se realizó un estudio comparando tres plantaciones de naranjilla (*Solanum quitoense* Lam.) con diferentes prácticas de manejo en la región andina tropical de Ecuador (Symanczik et al., 2017). La comparación incluyó una plantación convencional, una orgánica y una permacultura convertidas desde uno, 1,5 y ocho años desde el bosque natural, respectivamente. El estudio de la diversidad de HFMA se realizó mediante extracción de ADN y secuenciación de las micorrizas presentes en las raíces de naranjilla. Los autores observaron una reducción de la micorrización radical, abundancia y diversidad de HFMA en el sistema convencional en comparación con el sistema orgánico y de permacultura. Estas observaciones pusieron en evidencia el drástico e inmediato efecto que tienen las prácticas de manejo, considerando el corto período después de la conversión del ecosistema natural.

Se han obtenido nuevas pruebas del efecto beneficioso de la agricultura orgánica en las comunidades de HFMA en el contexto de la agricul-

tura europea. Gosling et al. (2010) detectaron una mayor abundancia de esporas de HFMA y mayores tasas de micorrización en suelos orgánicos en comparación con suelo convencional con resultados consistentes en once diferentes sitios arables (a base de cereales), arables/hortícolas y hortícolas de Inglaterra. Del mismo modo, Manoharan et al. (2017) observaron los suelos de los sistemas agrícolas convencionales de Suecia para albergar a las comunidades de HFMA y observaron que los sistemas orgánicos poseen una mayor capacidad para mantener la diversidad. El ensayo suizo de comparación de sistemas agrícolas a largo plazo "DOK" (bidinámico, bio-orgánico y "Konventionell") proporciona más evidencia del impacto beneficioso de la agricultura orgánica en las comunidades de HFMA, como lo destacan Oehl et al. (2004). Los autores detectaron un mayor número de esporas y una mayor diversidad de HFMA en suelos orgánicos que convencionales. Observaron que las especies de la familia *Glomeraceae* están igualmente presentes en todas las condiciones bajo estudio, mientras que las familias *Acaulosporaceae* y *Scutellosporaceae* están presentes de forma más exclusiva en los sistemas orgánicos. También Bedini et al. (2013) que estudiaron la diversidad y la actividad de HFMA en un ensayo de comparación de sistemas de cultivo a largo plazo en Italia. Encontraron diferencias entre la riqueza de especies de HFMA y la composición entre sistemas de producción orgánica y convencional. Observaron que estas diferencias se tradujeron en una mayor actividad de las comunidades de HFMA en campos gestionados orgánicamente según el potencial de inóculo micorrizal, la capacidad de colonización de la raíz y el contenido de proteína del suelo relacionado con glomalina y encontraron una correlación positiva con el tiempo desde la transición a la agricultura orgánica. Del mismo modo, también Verbruggen et al. (2010) detectaron una correlación positiva entre la riqueza de HFMA y el tiempo transcurrido desde la conversión a la agricultura orgánica. Descubrieron que las comunidades de HFMA en suelo de producción orgánica son más similares a las de los

pastizales naturales que a las que están bajo cultivo convencional.

6 - ¿Inoculación con micorrizas?

La práctica de inoculación puede ser una manera efectiva de incrementar los niveles de HFMA en el suelo y, en consecuencia, optimizar el aprovechamiento de los beneficios de la simbiosis. No obstante, existen una serie de factores a considerar antes de realizarla. En primer lugar, al optar por la inoculación, existe una suposición implícita de que los sistemas están limitados en micorrizas. Es decir, se infiere que las micorrizas son limitantes. Sin embargo, en la mayoría de los casos, es prácticamente imposible realizar un diagnóstico y determinar la veracidad del supuesto. Las dos maneras en que las micorrizas pueden ser restrictivas en la producción son por baja abundancia y/o diversidad.

Como se mencionó anteriormente, prácticas tales como la labranza, períodos de barbecho con suelo desnudo, exceso de fertilización y de riego, siembra de plantas no formadoras de micorrizas y uso de biocidas son perjudiciales para los HFMA y pueden disminuir drásticamente su abundancia. Una baja abundancia es directamente proporcional a mermas en la micorrización de los cultivos lo cual puede redundar en un nivel sub-óptimo de crecimiento de las plantas, especialmente en ambientes pobres en nutrientes. En tales circunstancias, la inoculación aparece como la mejor alternativa para elevar los niveles de HFMA en el suelo e incrementar la micorrización.

La pérdida de diversidad de HFMA está íntimamente vinculada a la pérdida de diversidad de funciones micorrícicas. Es decir, mientras más variada sea la comunidad, mayor será el abanico de beneficios para los cultivos puesto que existe una correlación entre la diversidad genética y funcional. En este sentido, uno de los ejemplos más citados es el experimento de Maherali y Klironomos (2007). En su trabajo, los autores evaluaron qué pasaba con la planta si crecía en un medio más o menos diverso de especies de HFMA en cuanto a la nutrición

fosforada y a la protección contra patógenos. Los resultados demostraron que una planta desarrollada en un medio con dominancia de *Glomeraceae* era menos invadida por hongos patógenos pero no mejoraba su nutrición fosforada con respecto a un control sin micorrizas. En cambio, cuando la planta crecía en un medio rico en *Gigasporaceae*, sucedía lo contrario, es decir, se mejoraba la nutrición fosforada aunque sin protección significativa contra patógenos del suelo. Tal resultado se atribuye a las diferencias en el patrón de crecimiento de ambas familias de HFMA. Mientras que *Glomeraceae* invade rápidamente las raíces e impide el acceso de otros hongos, *Gigasporaceae* prioriza la formación de micelio extra-radical e incrementa el volumen de suelo explorado por la raíz. En general, *Glomeraceae* predomina en los sistemas antrópicos gracias a su adaptación a las prácticas agronómicas. La inoculación con HFMA de diferentes especies podría atenuar este tipo de limitantes.

Existen diferentes estrategias para inoculación con HFMA las cuales están muy relacionadas al sistema de producción en el que se aplican. En frutales y pasturas suelen emplearse mezclas de suelo con propágulos (esporas, hifas, raíces micorrizadas). En este caso, los volúmenes de aplicación oscilan entre 7-17 tn ha⁻¹, según su carga infectiva (Verbruggen et al., 2013). La producción de plantines permite colocar el inóculo en el sustrato desde que la semilla germina. De este modo, el sistema radicular es colonizado por el hongo micorrícico desde inicios del crecimiento y el plantín es trasplantado con sus micorrizas. Este método de aplicación es muy utilizado y muy efectivo. Por ejemplo, Douds et al. (2017) realizaron inoculación de plántulas de berenjenas (*Solanum melongena* L.) con un inóculo producido en el mismo establecimiento de producción y describen detalladamente la forma de producir el sustrato micorrícico. En la investigación obtuvieron mejoras del 11% del rendimiento con un cambio mínimo en las prácticas de rutina del productor. Cabe aclarar que también se pueden utilizar formulados comerciales líquidos o sólidos. Por ejemplo, en papa (*Solanum tuberosum* L.), la

aplicación se realiza directamente sobre el fragmento de papa semilla al momento de la siembra y algunos productos comerciales han dado resultados favorables. Por ejemplo, Hijri (2016) realizó un relevamiento durante 4 campañas en un total de 231 sitios para cuantificar la respuesta del cultivo a la inoculación con HFMA en Europa y Norteamérica. Se empleó una suspensión líquida comercial, elaborada con *Rhizophagus irregularis*, aplicada sobre la semilla durante la siembra. Se registró una mejora de 3.9 tn ha⁻¹ (9.5%) en el rendimiento con una respuesta económicamente favorable en el 79% de los sitios. En Ecuador, Loján et al. (2016) evaluaron diferentes formulaciones comerciales, incluida la misma del estudio anterior, en cultivos de papa. No hallaron efectos de la inoculación sobre el rendimiento ni cambios en la composición de las comunidades de HFMA asociadas a la raíz, en comparación con el testigo sin inocular. Los resultados de ambas investigaciones ponen de manifiesto la importancia del ambiente en la respuesta a la inoculación. Muchas causas pueden explicar la falta de respuesta a la inoculación, tales como la técnica de aplicación del producto, las prácticas de manejo, condiciones bióticas y abióticas y la competencia con las especies nativas de HFMA. En general, suelos con mayor densidad de inóculo nativo es menos probable que presente respuesta al agregado de inóculo (Niwa et al., 2018). Es por ello que el suelo en sí mismo puede ser considerado una fuente de micorrizas natural mediante el empleo de prácticas de manejo adecuadas.

Ahora bien, ¿qué factores deberían tenerse para una inoculación con micorrizas? Verbruggen et al. (2013) cuestiona cuán compatibles son las cepas de micorrizas agregadas mediante inoculación con las especies nativas de HFMA. Se sabe que los suelos agrícolas están sometidos a una intensa presión de selección debido a las prácticas de manejo. En consecuencia, sólo unas pocas especies de HFMA son exitosas y se adaptan a tales ambientes. Entonces, ¿Cómo comprobamos que la cepa aplicada es la que interactúa con la planta? Y ¿Cómo sabemos si persiste en el suelo? El establecimiento de una nueva especie puede ser muy difícil si ésta debe

competir con las especies existentes, adaptadas y predominantes. En un trabajo reciente con cultivo de soja, Niwa et al. (2018) estudiaron la dinámica en suelo y raíz de especies de HFMA introducidas y nativas. Encontraron que la abundancia en raíz de la cepa introducida fue la variable que más explicó el rendimiento de soja. Es decir, la cepa no sólo fue competitiva frente a las nativas en cuanto a la ocupación de la raíz, sino que también fue eficiente en la provisión de beneficios a la planta. En cambio, Berutti et al. (2017) concluyeron que la cepa con la que inocularon maíz ni colonizó las raíces ni persistió en el suelo. Sin embargo, mediante la inoculación se mejoraron los índices de diversidad de la comunidad de HFMA autóctonos. Podríamos inferir, entonces, que la inoculación no garantiza que la cepa introducida sea capaz de colonizar la raíz, persistir en el suelo o mejorar algún parámetro de la planta. No obstante, tienen el potencial de incidir sobre la estructura de la comunidad autóctona de HFMA del suelo. En una interesante y completa revisión, Hart et al. (2018) plantean algunas consecuencias indeseables producto de la inoculación. Sostienen que algunas especies de HFMA pueden ser muy invasivas y multiplicarse en el suelo afectando de manera negativa la diversidad de la comunidad residente. Este hecho supone un perjuicio ambiental muy serio en cuanto a la conservación de la biodiversidad autóctona. Es por ello, que destacan la importancia del uso de inóculo local y de optar por prácticas de manejo que mantengan la infectividad micorrícica del suelo.

Todavía queda mucho por aprender acerca de la biología y ecología de los HFMA antes de promover el uso de inoculantes. Hasta que se logre un avance en el conocimiento, Hart et al. (2018) proponen tener especial consideración a las condiciones que garanticen el éxito de la inoculación:

- Horticultura: en sistemas cerrados, con uso de sustrato artificial o hidroponía se pueden beneficiar del inóculo de HFMA ya que la mayoría de los cultivos hortícolas son altamente micorrícicos. Además, el uso de inoculantes en los invernaderos disminuye el riesgo de diseminación ambiental de

las cepas aplicadas. Por otra parte, en sistemas de trasplante a campo, Hart et al. (2018) sugieren que debería preferirse el inóculo natural provisto por el suelo que el uso de un producto comercial.

· Suelos severamente degradados: en situaciones de alta degradación, la restitución de la comunidad de HFMA deberá basarse en el empleo de plantas formadoras de micorrizas pero siempre priorizando el uso de inóculo natural, autóctono, en lugar de la intromisión de cepas de origen desconocido y/o foráneas.

Consideraciones finales

Esperamos que después leer esta breve reseña sobre las micorrizas, su rol clave en el mantenimiento del ecosistema haya sido comprendido y que haya despertado el interés y la curiosidad por conocer

más sobre ellas. Los beneficios provistos por este grupo de hongos han sido ampliamente demostrados en una gran variedad de ambientes productivos y naturales. Es por ello que, aunque no sean medibles en el corto plazo, las contribuciones de las micorrizas en el ecosistema a lo largo del tiempo garantizan la sustentabilidad de sistemas antrópicos. En la Tabla 1 se presenta una síntesis de lo detallado en este capítulo en cuanto al impacto de las prácticas de manejo sobre los HFMA. Aún queda mucho por aprender, principalmente en los ambientes agroecológicos de Latino América, los cuales, a diferencia del primer mundo, cuentan con una rica biodiversidad a la cual preservar. En este sentido, quisiéramos hacer énfasis en que la inoculación no siempre es el mejor remedio ya que puede alterar de manera indeseada a las comunidades autóctonas de HFMA que residen en nuestro suelo.

Tabla 1: Prácticas de manejo en sistemas de producción orgánica y su efecto en la simbiosis micorrízica (adaptado y modificado de Gosling et al., 2006)

Práctica	Efecto
Prácticas favorables	
Uso de fertilizantes de baja solubilidad	La baja concentración de nutrientes disponibles en el suelo estimula la colonización micorrízica.
No uso de biocidas	Se descartan los efectos tóxicos de biocidas sobre los HFMA.
Diversidad de cultivos (rotaciones, inter-siembras, coberturas, coexistencia de malezas)	Promueve el incremento de inóculo y de la diversidad de las comunidades HFMA.
Inoculación	Incremento de propágulos infectivos
Prácticas perjudiciales	
Control mecánico de malezas y laboreo del suelo	Destrucción de la red de micelio micorrízico.
Barbechos desnudos/siembra de cultivos no micorrízicos	La ausencia de plantas hospederas de micorrizas resulta en una disminución del número de propágulos del suelo.
Uso de fungicidas de cobre	Efecto tóxico directo sobre los HFMA.
Riego excesivo	Anoxia derivada de la baja aireación edáfica.
Inoculación	Alteración en la composición de las comunidades de HFMA autóctonos.

Conclusiones

Las especies de HFMA han demostrado ser funcionalmente distintas y mientras algunas protegen contra enfermedades, otras son más eficientes en la adquisición de nutrientes de baja movilidad del suelo. En conjunto proveen una serie de servicios ecosistémicos insustituibles, tales como la preservación de la estructura del suelo y la reserva de carbono y nutrientes.

Está en nuestras manos la decisión de adoptar prácticas sustentables para promover el establecimiento de la simbiosis.

Bibliografía

- Akça, İ., Yılmaz, N.D.K., Kizilkaya, R., 2005. Effects of Azadirachtin on *Beet Soilborne Pomovirus* and Soil Biological Properties on Sugar Beet. *Journal of Environmental Science and Health, Part B* 40, 285–296. doi:10.1081/PFC-200045552
- Allen, M.F., 1992. Mycorrhizal functioning : an integrative plant-fungal process. Chapman & Hall.
- Arihara, J., Karasawa, T., 2000. Effect of previous crops on arbuscular mycorrhizal formation and growth of succeeding maize. *Soil Science and Plant Nutrition* 46, 43–51. doi:10.1080/00380768.2000.10408760
- Augé, R.M., 2001. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza* 11, 3–42. doi:10.1007/s005720100097
- Baum, C., El-Tohamy, W., Gruda, N., 2015. Increasing the productivity and product quality of vegetable crops using arbuscular mycorrhizal fungi: A review. *Scientia Horticulturae* 187, 131–141. doi:http://dx.doi.org/10.1016/j.scienta.2015.03.002
- Bedini, S., Avio, L., Sbrana, C., Turrini, A., Migliorini, P., Vazzana, C., Giovannetti, M., 2013. Mycorrhizal activity and diversity in a long-term organic Mediterranean agroecosystem. *Biology and Fertility of Soils* 49, 781–790. doi:10.1007/s00374-012-0770-6
- Bender, S.F., Conen, F., Van der Heijden, M.G.A., 2015. Mycorrhizal effects on nutrient cycling, nutrient leaching and N₂O production in experimental grassland. *Soil Biology and Biochemistry* 80, 283–292.
- Berruti, A., Lumini, E., Bianciotto, V., 2017. AMF components from a microbial inoculum fail to colonize roots and lack soil persistence in an arable maize field. *Symbiosis* 72, 73–80. doi:10.1007/s13199-016-0442-7
- Bierman, B., Linderman, R.G., 1983. Use of Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Roots, Intraradical Vesicles and Extraradical Vesicles As Inoculum. *New Phytologist* 95, 97–105. doi:10.1111/j.1469-8137.1983.tb03472.x
- Bonfante-Fasolo, P., 1988. The role of the cell wall as a signal in mycorrhizal associations, in: *Cell to Cell Signals in Plant, Animal and Microbial Symbiosis*. Springer, pp. 219–235.
- Douds, D.D., Carr, E., Shenk, J.E., Ganser, S., 2017. Positive yield response of eggplant (*Solanum melongena* L.) to inoculation with AM fungi produced on-farm. *Scientia Horticulturae* 224, 48–52. doi:10.1016/J.SCIENTA.2017.05.017
- Faggioli, V.S., Freitas, G., Galarza, C., 2008. Micorización natural en maíz y su relación con la absorción de fósforo del suelo en diferentes sistemas de labranza y fertilización. *Actas XXI Congreso Argentino de La Ciencia Del Suelo*. San Luis.
- Faggioli, V.S., Ullé, J., Martí, H., Ortíz, J., 2017. Mycorrhizae contribute to sweet potato phosphorus

- nutrition even in P well-supplied soils. VI Congreso Latinoamericano de Agroecología- SOCLA-10 - 15 Septiembre, Brasilia, Brasil.
- Frey, B., Schuepp, H., 1992. Transfer of symbiotically fixed nitrogen from berseem (*Trifolium alexandrinum* L.) to maize via vesicular-arbuscular mycorrhizal hyphae. *New Phytologist* 122, 447–454. doi:10.1111/j.1469-8137.1992.tb00072.x
- Giovannetti, M., Sbrana, C., Avio, L., Strani, P., 2004. Patterns of below-ground plant interconnections established by means of arbuscular mycorrhizal networks. *New Phytologist* 164, 175–181.
- Gosling, P., Ozaki, A., Jones, J., Turner, M., Rayns, F., Bending, G.D., 2010. Organic management of tilled agricultural soils results in a rapid increase in colonisation potential and spore populations of arbuscular mycorrhizal fungi. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 139, 273–279. doi:10.1016/J.AGEE.2010.08.013
- Hart, M.M., Antunes, P.M., Chaudhary, V.B., Abbott, L.K., 2018. Fungal inoculants in the field: Is the reward greater than the risk? *Functional Ecology* 32, 126–135. doi:10.1111/1365-2435.12976
- He, X.-H., Critchley, C., Bledsoe, C., 2003. Nitrogen Transfer Within and Between Plants Through Common Mycorrhizal Networks (CMNs). *Critical Reviews in Plant Sciences* 22, 531–567. doi:10.1080/713608315
- Hijri, M., 2016. Analysis of a large dataset of mycorrhiza inoculation field trials on potato shows highly significant increases in yield. *Mycorrhiza* 26, 209–214. doi:10.1007/s00572-015-0661-4
- Ipsilantis, I., Samourelis, C., Karpouzas, D.G., 2012. The impact of biological pesticides on arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biology and Biochemistry* 45, 147–155. doi:10.1016/J.SOILBIO.2011.08.007
- Jakobsen, I., Rosendahl, L., 1990. Carbon flow into soil and external hyphae from roots of mycorrhizal cucumber plants. *New Phytologist* 115, 77–83.
- Johnson, N.C., 1993. Can fertilization of soil select less mutualistic mycorrhizae? *Bulletin of the Ecological Society of America* 3, 749–757.
- Kabir, Z., Koide, R.T., 2000. The effect of dandelion or a cover crop on mycorrhiza inoculum potential, soil aggregation and yield of maize. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 78, 167–174. doi:10.1016/S0167-8809(99)00121-8
- Kabir, Z., O'Halloran, I., Fyles, J., Hamel, C., 1998. Dynamics of the mycorrhizal symbiosis of corn (*Zea mays* L.): effects of host physiology, tillage practice and fertilization on spatial distribution of extra-radical mycorrhizal hyphae in the field. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 68, 151–163. doi:10.1016/S0167-8809(97)00155-2
- Karagiannidis, N., Bletsos, F., Stavropoulos, N., 2002. Effect of Verticillium wilt (*Verticillium dahliae* Kleb.) and mycorrhiza (*Glomus mosseae*) on root colonization, growth and nutrient uptake in tomato and eggplant seedlings. *Scientia Horticulturae* 94, 145–156. doi:10.1016/S0304-4238(01)00336-3
- Klironomos, J.N., Hart, M.M., 2002. Colonization of roots by arbuscular mycorrhizal fungi using different sources of inoculum. *Mycorrhiza* 12, 181–184.
- Loján, P., Senés-Guerrero, C., Suárez, J.P., Kromann, P., Schüßler, A., Declerck, S., 2017. Potato field-inoculation in Ecuador with *Rhizophagus irregularis*: no impact on growth performance and associated arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Symbiosis* 73, 45–56. doi:10.1007/s13199-016-0471-2

- Maherali, H., Klironomos, J.N., 2007. Influence of phylogeny on fungal community assembly and ecosystem functioning. *Science* 316, 1746–1748. doi:10.1126/science.1143082
- Makus, D.J., 2004. MYCORRHIZAL INOCULATION OF TOMATO AND ONION TRANSPLANTS IMPROVES EARLINESS. *Acta Horticulturae* 275–281. doi:10.17660/ActaHortic.2004.631.34
- Manoharan, L., Rosenstock, N.P., Williams, A., Hedlund, K., 2017. Agricultural management practices influence AMF diversity and community composition with cascading effects on plant productivity. *Applied Soil Ecology* 115, 53–59. doi:10.1016/J.APSOIL.2017.03.012
- Marro, N., Caccia, M., Doucet, M.E., Cabello, M., Becerra, A., Lax, P., 2018. Mycorrhizas reduce tomato root penetration by false root-knot nematode *Nacobbus aberrans*. *Applied Soil Ecology* 124, 262–265. doi:10.1016/J.APSOIL.2017.11.011
- Martí, H., 2014. Producción agroecológica de batata para el gran cultivo y la huerta familiar. INTA 80pp.
- Martins, M.A., Read, D.J., 1997. Efeitos da disrupção do micélio externo de fungos micorrízico-arbusculares sobre o crescimento vegetal. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 32, 1183–1189.
- Matsubara, Y., Hasegawa, N., Fukui, H., 2002. Incidence of *Fusarium* Root Rot in Asparagus Seedlings Infected with Arbuscular Mycorrhizal Fungus as Affected by Several Soil Amendments. *Engei Gakkai Zasshi* 71, 370–374. doi:10.2503/jjshs.71.370
- Matsubara, Y., Kayukawa, Y., Yano, M., Fukui, H., 2000. Tolerance of Asparagus Seedlings Infected with Arbuscular Mycorrhizal Fungus to Violet Root Rot Caused by *Helicobasidium mompa*. *Engei Gakkai Zasshi* 69, 552–556. doi:10.2503/jjshs.69.552
- Niwa, R., Koyama, T., Sato, T., Adachi, K., Tawaraya, K., Sato, S., Hirakawa, H., Yoshida, S., Ezawa, T., 2018. Dissection of niche competition between introduced and indigenous arbuscular mycorrhizal fungi with respect to soybean yield responses. *Scientific Reports* 8, 7419. doi:10.1038/s41598-018-25701-4
- O'Sullivan, J.N., Asher, C.J., Blamey, F.P.C., 1997. Nutrient disorders of sweet potato. Australian Centre for International Agricultural Research.
- Oehl, F., Laczko, E., Bogenrieder, A., Stahr, K., Bösch, R., van der Heijden, M., Sieverding, E., 2010. Soil type and land use intensity determine the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Soil Biology and Biochemistry* 42, 724–738.
- Oehl, F., Sieverding, E., Mäder, P., Dubois, D., Ineichen, K., Boller, T., Wiemken, A., 2004. Impact of long-term conventional and organic farming on the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. *Oecologia* 138, 574–583.
- Olsson, P., Thingstrup, I., Jakobsen, I., Bååth, E., 1999. Estimation of the biomass of arbuscular mycorrhizal fungi in a linseed field. *Soil Biology and Biochemistry* 31, 1879–1887. doi:10.1016/S0038-0717(99)00119-4
- Ortas, I., Sari, N., Akpınar, C., Yetisir, H., 2013. Selection of Arbuscular Mycorrhizal Fungi Species for Tomato Seedling Growth, Mycorrhizal Dependency and Nutrient Uptake. *European Journal of Horticultural Science*. doi:10.2307/24126843
- Rillig, M.C., Field, C.B., Allen, M.F., 1999. Soil biota responses to long-term atmospheric CO₂ enrichment in two California annual grasslands. *Oecologia* 119, 572–577. doi:10.1007/s004420050821
- Saharan, K., Schütz, L., Kahmen, A., Wiemken, A.,

- Boller, T., Mathimaran, N., 2018. Finger Millet Growth and Nutrient Uptake is Improved in Intercropping with Pigeon Pea through “Biofertilization” and “Bioirrigation” mediated by Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Plant Growth Promoting Rhizobacteria. *Frontiers in Environmental Science* 6, 46. doi:10.3389/FENV-2018.00046
- Schnitzler, W.H., Gruda, N., 2003. QUALITY ISSUES OF GREENHOUSE PRODUCTION. *Acta Horticulturae* 663–674. doi:10.17660/ActaHortic.2003.614.99
- Schnitzler, W.H., Michalsky, F., 1996. [Cropping in growing medias with mycorrhiza]. [German]. ZVG Gartenbaureport.
- Schouteden, N., De Waele, D., Panis, B., Vos, C.M., 2015. Arbuscular Mycorrhizal Fungi for the Biocontrol of Plant-Parasitic Nematodes: A Review of the Mechanisms Involved. *Frontiers in Microbiology*.
- Sieverding, E., Friedrichsen, J., Suden, W., 1991. Vesicular-arbuscular mycorrhiza management in tropical agrosystems. Sonderpublikation Der GTZ (Germany).
- Smith, S.E., Read, D.J., 2008. *Mycorrhizal symbiosis*. Academic press, Cambridge, UK.
- Solaiman, M.Z., Hirata, H., 1996. Effectiveness of arbuscular mycorrhizal colonization at nursery-stage on growth and nutrition in wetland rice (*Oryza sativa* L.) after transplanting under different soil fertility and water regimes. *Soil Science and Plant Nutrition* 42, 561–571. doi:10.1080/00380768.1996.10416325
- Spatafora, J.W., Chang, Y., Benny, G.L., Lazarus, K., Smith, M.E., Berbee, M.L., Bonito, G., Corradi, N., Grigoriev, I., Gryganskyi, A., James, T.Y., O'Donnell, K., Roberson, R.W., Taylor, T.N., Uehling, J., Vilgalys, R., White, M.M., Stajich, J.E., 2016. A phylum-level phylogenetic classification of zygomycete fungi based on genome-scale data. *Mycologia* 108, 1028–1046. doi:10.3852/16-042
- Symanczik, S., Gisler, M., Thonar, C., Schlaeppli, K., Van der Heijden, M., Kahmen, A., Boller, T., Mäder, P., 2017. Application of Mycorrhiza and Soil from a Permaculture System Improved Phosphorus Acquisition in Naranjilla. *Frontiers in Plant Science* 8, 1263. doi:10.3389/fpls.2017.01263
- Tong, Y., Gabriel-Neumann, E., Ngwene, B., Krumben, A., Baldermann, S., Schreiner, M., George, E., 2013. Effects of single and mixed inoculation with two arbuscular mycorrhizal fungi in two different levels of phosphorus supply on β -carotene concentrations in sweet potato (*Ipomoea batatas* L.) tubers. *Plant and Soil* 372, 361–374. doi:10.1007/s11104-013-1708-y
- Torres-Barragán, A., Zavaleta-Mejía, E., González-Chávez, C., Ferrera-Cerrato, R., 1996. The use of arbuscular mycorrhizae to control onion white rot (*Sclerotium cepivorum* Berk.) under field conditions. *Mycorrhiza* 6, 253–257. doi:10.1007/s005720050133
- van der Heijden, M.G.A., 2010. Mycorrhizal fungi reduce nutrient loss from model grassland ecosystems. *Ecology* 91, 1163–1171.
- van Kessel, C., Singleton, P.W., Hoben, H.J., 1985. Enhanced N-Transfer from a Soybean to Maize by Vesicular Arbuscular Mycorrhizal (VAM) Fungi. *Plant Physiology* 79, 562–3. doi:10.1104/PP.79.2.562
- Verbruggen, E., Rölting, W.F.M., Gamper, H.A., Kowalchuk, G.A., Verhoef, H.A., van der Heijden, M.G.A., 2010. Positive effects of organic farming on below-ground mutualists: large-scale comparison of mycorrhizal fungal communities in agricultural soils. *New Phytologist* 186, 968–979. doi:10.1111/j.1469-8137.2010.03230.x

- Verbruggen, E., van der Heijden, M.G.A., Rillig, M.C., Kiers, E.T., 2013. Mycorrhizal fungal establishment in agricultural soils: factors determining inoculation success. *New Phytologist* 197, 1104–1109. doi:10.1111/j.1469-8137.2012.04348.x
- Wan, M.T., Rahe, J.E., Watts, R.G., 1998. A new technique for determining the sublethal toxicity of pesticides to the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. *Environmental Toxicology and Chemistry* 17, 1421–1428. doi:10.1002/etc.5620170728
- Zhang, L., Zhang, J., Christie, P., Li, X., 2008. Pre-inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi suppresses root knot nematode (*Meloidogyne incognita*) on cucumber (*Cucumis sativus*). *Biology and Fertility of Soils* 45, 205–211. doi:10.1007/s00374-008-0329-8