

Las micorrizas

en la evolución de las plantas

De los heterótrofos que se asocian directamente con plantas pocos tienen una historia tan larga de haber formado esa íntima relación como los hongos, por medio de simbiosis micotróficas como la micorrizógena. En este tipo de relación participan de manera equilibrada hongos y plantas obteniendo beneficios positivos y recíprocos, que se ven reflejados en las tasas de crecimiento, reproducción y supervivencia de los organismos asociados.

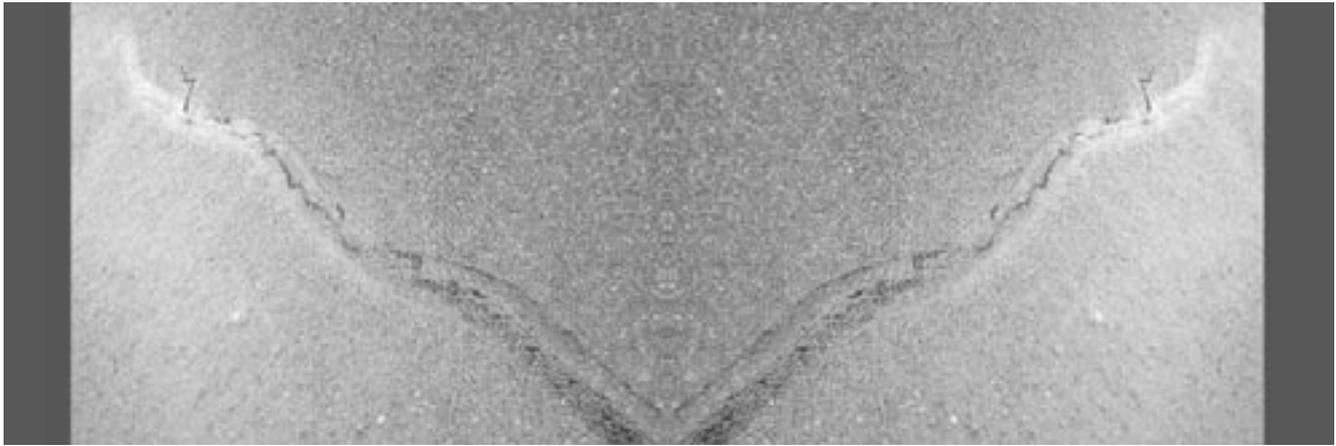
El término micorriza se refiere a la asociación establecida entre las hifas de los hongos y los órganos subterráneos de los gametofitos y esporofitos de muchas briofitas y pteridofitas, al igual que las raíces de las plantas con semillas. Aunque se han reconocido varios tipos de micorrizas de acuerdo con el grupo al que pertenece el hongo participante y la manera en que están asociados a las plantas, los dos tipos más sobresalientes son la micorriza arbuscular o endotrófica y la ectomicorriza.

La micorriza arbuscular es la simbiosis fúngica más extendida en las plantas, y en términos generales se caracteriza por la penetración del hongo en las células corticales de la raíz o la parte subterránea de la planta, donde forma unas estructuras ramificadas, denominadas arbuscúlos; sólo involucra a seis géneros y alrededor de 200 especies de hongos tradicionalmente clasificados dentro del orden Glomales (hongos terrestres cenocíticos) de la clase Zygomycetes. Todos los hongos micorrízicos arbusculares son considerados como obligadamente dependientes de las plantas como fuente de carbono orgánico, y se calcula que entre 4 y 20 % de los fotosintatos netos generados por la planta son transferidos hacia el hongo. Estos son hongos de los que únicamente se conoce su proceso de reproducción asexual, por lo que aparentemente su variación genética depende sólo de mutaciones y procesos de heterocariosis.

Existe evidencia indirecta que muestra que las raíces micorrizadas son más eficientes para nutrirse que las no colonizadas; los hongos absorben nutrientes no móviles del suelo como fósforo, zinc y cobre, entre otros, y lo lle-



Margarita Villegas Ríos y Joaquín Cifuentes



van hacia las plantas. Adicionalmente, las hifas son capaces de penetrar partes del suelo inaccesibles para las raíces y pueden competir eficientemente por los diferentes nutrientes con muchos microorganismos de la rizósfera. Consecuentemente, el incremento en el crecimiento o biomasa de las plantas ocurre por el mejoramiento en el suministro de elementos de baja movilidad en el medio de crecimiento.

En cambio, la ectomicorriza se caracteriza por la presencia de tres estructuras básicas: una capa o manto de tejido fúngico que envuelve las raíces, donde los hongos que la conforman pueden ser zigomicetes, ascomicetes, basidiomicetes y deuteromicetes u hongos anamórficos; un crecimiento intercelular de las hifas a manera de red entre las células epidérmicas y corticales de la planta, a la cual se le denomina red de Hartig; y un sistema de elementos hifales externos a la raíz, esenciales en la conexión con el suelo y los esporomas que forman los hongos. Aunque el tipo de interrelación que se establece entre ambos organismos es fisiológicamente similar al de la micorriza arbuscular.

De los tipos de micorrizas mencionados anteriormente, la simbiosis endotrófica parece representar un hito muy importante en la historia de los hongos terrestres y de las plantas. Diversas observaciones han permitido plantear que debido a que las primeras plantas sobre tierra firme no contaban con suficientes componentes disponibles en el suelo, ya que probablemente los elementos importantes como el fósforo fueron limitantes en su proceso de crecimiento, la presencia de un hongo simbiote pudo ser esencial en un medio con tales condiciones, pues facilita la captación de ciertos nutrientes para la planta, mientras que el hongo a su vez pudo obtener car-

bohidratos y protección de la radiación ultravioleta. Todo esto apunta a que el origen de las plantas en el medio terrestre dependió íntimamente del hábito micorrizógeno, donde las plantas fueron colonizadas por hongos que formaron asociaciones similares a las micorrizas arbusculares actuales, generando así una básica transferencia bidireccional de nutrientes, muy similar a la que persiste en muchas plantas hasta nuestros días.

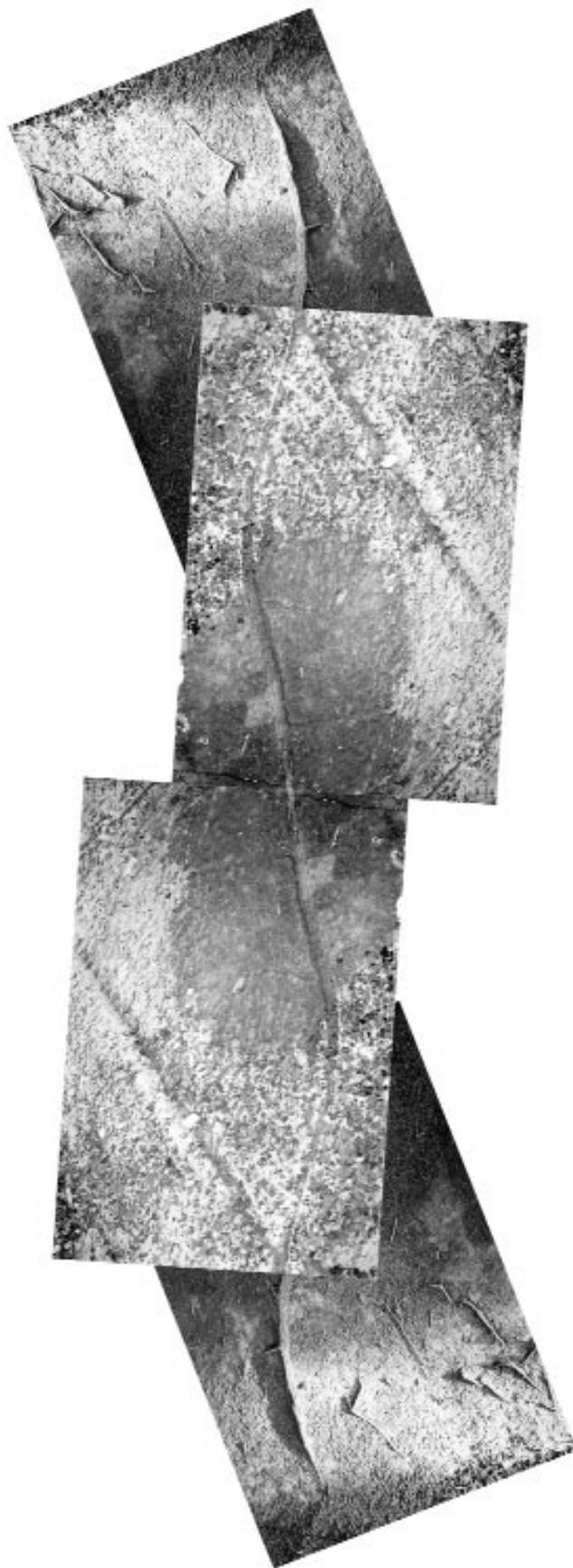
La evidencia fósil

Uno de los primeros y bien documentados reportes de hongos en el registro fósil proviene de la flora *chert* de *Rhynia*, de hace aproximadamente 400 millones de años, en donde las células y los tejidos de esta planta han sido preservados prácticamente intactos y con poco desajuste. Embebidos dentro del tejido cortical de varios de los ejes de *Rhynia* se encuentran hifas, algunas de las cuales terminan en una estructura de pared gruesa o elongada similar a las clamidosporas y a las vesículas. Es sorprendente la similitud morfológica entre estos hongos fósiles y el actual grupo de los glomales (hongos micorrízicos arbusculares), pues sugiere que los hongos observados en el tejido de *Rhynia* representan hongos simbiotes. De ser así, ésta sería una palpable evidencia de que la simbiosis de hongos y plantas representó una característica elemental en la evolución de la flora terrestre.

Evidencias adicionales a esta idea provienen de la presencia de numerosos hongos fósiles del Paleozoico, Mesozoico y Cenozoico que morfológicamente son muy similares a las formas de las micorrizas arbusculares actuales. No obstante, debido a la pobre preservación de muchas estructuras fúngicas ha sido difícil interpretar con exacti-

tud varios de éstos registros fósiles. La determinación de especies en glomales depende en gran medida de la estructura de las capas de la pared en la espora, y tales capas no han podido ser claramente evidenciadas en los fósiles, quizás porque nunca existieron, fueron degradadas con el tiempo o por el tratamiento con ácidos usados para disolver la roca, lo cual agrega la posibilidad de que representen otros hongos saprobios, los cuales también eran necesarios en los procesos de degradación de la materia orgánica desde antes de que ocurriera la colonización del medio terrestre por estas plantas. Además, hay que considerar que la fase somática de estos hongos es similar a la de otros grupos con los que pueden ser confundidos, como actinobacterias, algunas algas u oomicetos.

Otra evidencia fósil en torno a la posibilidad de una antigua asociación mutualista es provista por descubrimientos posteriores en una cícada del Triásico en la Antártica, con estructuras de hongos ramificadas que son morfológicamente idénticas a los arbuscúlos de endomicorrizas, apoyando la posible existencia de biótrofos obligados con las plantas vasculares más primitivas; adicionalmente también se ha considerado que la lignificación de las raíces fue una reacción de defensa posiblemente estimulada por la infección fúngica. En la actualidad la gran mayoría de plantas, incluyendo a las cícadas, albergan intracelularmente en sus raíces o rizomas hongos idénticos a los observados en estos fósiles. Varias plantas son micótrofas obligadas, y sobresalen aquellas que prácticamente están desprovistas de clorofila durante todo su ciclo de vida o parte de él, pero que sobreviven por largos periodos de tiempo gracias a su asociación con hongos. Por otra parte, es interesante destacar que plantas hidrófitas facultativas actuales suprimen al micobionte y la cutícula en condiciones acuáticas y los readquieren en condiciones terrestres. Una adaptación similar pudo haber ocurrido en las primeras plantas terrestres bajo condiciones adversas, donde probablemente las primeras asociaciones entre hongos y plantas, así como el crecimiento de hongos de vida libre, inicialmente pudo estar restringido a ambientes donde el suelo era relativamente húmedo y protegido. En tales condiciones una asociación micorrízica puede ser benéfica para la planta, pues incrementa su acceso directo hacia ciertos nutrientes o la desintegración de los desechos que la rodean. A pesar de todo esto, como lo menciona Heath, la actual ubicuidad en los diferentes ecosistemas terrestres de la micorriza arbuscular, donde un gran número de familias de plantas que





incluyen briofitas, pteridofitas, angiospermas y gimnospermas son capaces de establecer esta relación, no significa que su evolución fue fácil. Hoy en día estos micobiontes se encuentran restringidos a un grupo de hongos (glomales) con una taxonomía controvertida y un grado de especialización en su modo de vida que otros hongos no han sido capaces de alcanzar. Sin embargo, todos estos aspectos permiten considerar que las raíces de las plantas y los hongos han evolucionado bajo presiones de selección que han favorecido la tolerancia de la asociación micorrizógena.

Las hipótesis filogenéticas

Varias hipótesis filogenéticas propuestas en las últimas décadas plantean que los hongos que forman micorrizas arbusculares conforman un grupo monofilético, cuyo origen, considerado con base en la divergencia entre los glomales

y los zygomycetes no micorrízicos, puede situarse entre 462 y 353 millones de años. Este dato permite deducir que el hongo endomicorrízico ancestral probablemente fue similar a los *Glomus* actuales, se originó en la era Paleozoica, posiblemente al mismo tiempo en que aparecieron las primeras plantas terrestres. Si esta hipótesis es acertada, entonces también es consistente con la idea de que los hongos simbiontes fueron un instrumento en la colonización del medio terrestre por las primeras plantas. Por otra parte, estos datos también estarían indicándonos que otras características sobresalientes de los hongos endomicorrízicos son el hecho de que prácticamente no han variado su morfología desde hace muchísimo tiempo y que no han desarrollado especificidad, a pesar de haber podido establecer relación con plantas pertenecientes a linajes completamente diferentes. Lo que implicaría que el fotobionte fue, principalmente, el que respondió a las presiones de selección, tal como lo ha planteado Pirozynski.

El caso de las ectomicorrizas es completamente diferente. Las especies de hongos involucradas en ellas son morfológica y fisiológicamente distintas a los glomales, además de que la proporción de plantas que establecen este tipo de asociación es mucho menor en comparación con las endomicorrizas. Se trata de una asociación relativamente reciente, cuyo origen hipotético data del Carbonífero.

Algunas argumentaciones geológicas y fisiológicas sugieren que la biotrofia ectomicorrízica probablemente es derivada de la dirección saprótrofa/necrótrofa. No obstante, la distribución de parásitos entre los principales grupos de hongos indica que el parasitismo ha surgido varias veces en el proceso de evolución, por lo que por sí misma no puede ser considerada una característica primitiva ni ancestral para otros tipos de hábitats como el ectomicorrizógeno.

Hipótesis filogenéticas hechas con base en secuencias de ADN han planteado también que la divergencia de los homobasidiomicetes, uno de los principales grupos de hongos ectomicorrizógenos, respecto a otros grupos de hongos ocurrió en el Triásico, hace más o menos 220 millones de años. Si tomamos en consideración que prácticamente todas las especies de pinos forman ectomicorrizas, que su registro fósil sugiere que aparecieron entre el Triásico Tardío o en el Cretácico, hace 200 a 300 millones de años, y asumimos además que conforman un grupo monofilético, esto es, con un origen común, es bastante aceptable la hipótesis de que la asociación ectomicorrizógena pudo haber surgido en esta época, diversificándose

probablemente en el Jurásico, hace 208 a 146 millones de años, cuando las gimnospermas con ectomicorrizas ya se habían establecido, tal como lo han sugerido Halling y Mueller. Otro aspecto que apoya esta teoría es el hecho de que hasta ahora no existen reportes de que las ectomicorrizas hayan sido observadas en tejidos de plantas fósiles provenientes del Paleozoico, Mesozoico o épocas anteriores.

Al igual que en las micorrizas arbusculares, en las ectomicorrizas el hongo utiliza a la planta para obtener su fuente de carbono, mientras que la planta gana una variedad de elementos como fosfatos inorgánicos o amonio, al igual que otros atributos fisiológicos como agua. Diversas investigaciones han mostrado que la fase somática del hongo puede conectar a diferentes plantas al mismo tiempo, con una transferencia dinámica de elementos a través de la red fúngica, además de que el hábito ectomicorrízico ocurre en órdenes de angiospermas no relacionados, incluyendo especies herbáceas, muchas de las cuales datan del Cretácico Tardío.

Algunas conclusiones

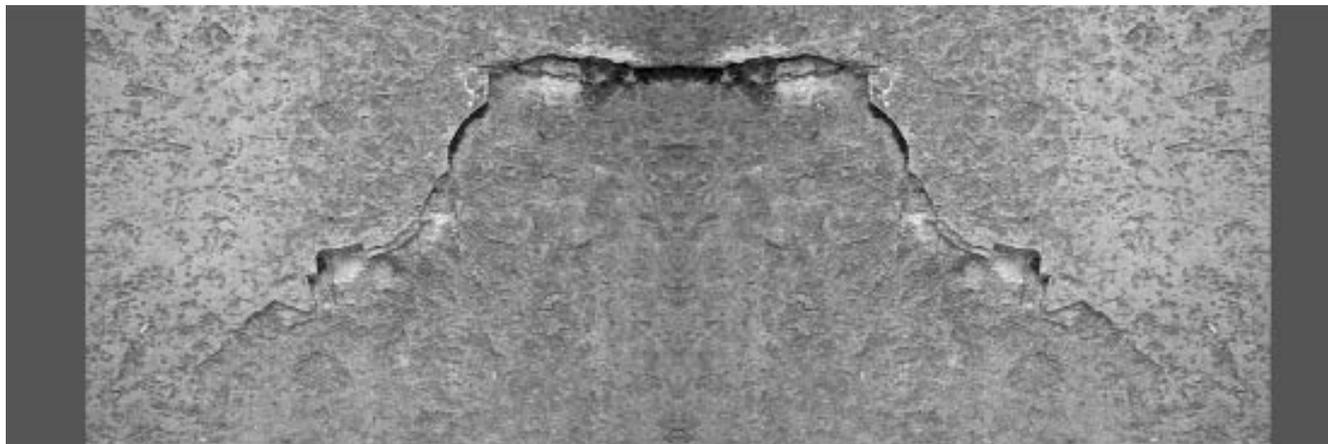
Después de toda esta evidencia no podemos ignorar la importancia que estas asociaciones entre plantas y hongos han tenido en la naturaleza, a tal grado que hoy en día han llegado a representar uno de los hábitats ecológicamente más importantes, pues permite que las plantas puedan sobrevivir incluso en condiciones no favorables y con un rango de hospederos extremadamente amplio, convirtiéndose así en un componente clave en la naturaleza.

El número de plantas que actualmente forman micorrizas es muy grande y su diversidad es muy amplia no

sólo en posición taxonómica, sino también en formas de vida y distribución geográfica. En hábitats alterados se ha encontrado dominio tanto de micotróficas facultativas como obligadas en los primeros estados sucesionales, cuyos propágulos generalmente son introducidos por plantas obligadamente micotróficas, las cuales eventualmente pueden dominar los diferentes estados de sucesión y determinar así la composición de la comunidad de plantas que se desarrolla. Se ha observado que las ectomicorrizas son más frecuentes en plantas que crecen en suelos con buena proporción de materia orgánica, mientras que las micorrizas arbusculares son más comunes en plantas que se desarrollan en suelos minerales; también es sobresaliente el hecho de que una alta proporción de plantas no micorrizadas se localizan en ecosistemas donde la humedad es muy alta, se encuentran fuertemente alterados o en suelos con alto contenido de nutrimentos.

Si hoy en día los hábitats marginales son sucesivamente explotados por sistemas simbióticos, no es irracional asumir que las primeras plantas de tierra firme pudieron ser beneficiadas por adaptaciones, como lo es la íntima asociación con organismos como hongos. Sin embargo, saber cómo la asociación pudo haber surgido y qué modificaciones y beneficios se generaron es aún materia de conjetura. No obstante, como lo menciona Pirozynski, no podemos dejar de prestar atención a ciertas observaciones en las que indudablemente existen elementos que involucran a la simbiosis micotrófica en el progreso de la vida de las plantas en tierra firme, como las evidencias hasta ahora conocidas en torno a la evolución de la simbiosis endotrófica y la ectotrófica y la evolución hacia una independencia de la simbiosis micotrófica.

Si inicialmente las plantas vasculares fueron micorrizi-

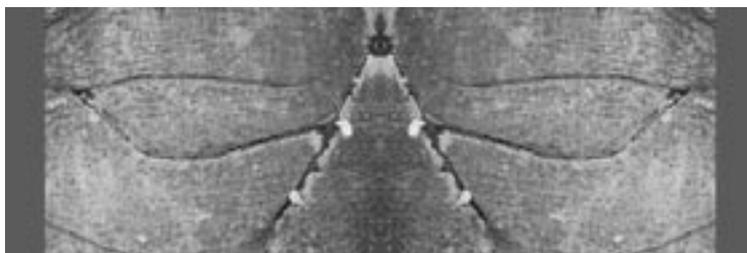


cas, entonces la condición no micorrizógena es necesariamente derivada y esta condición tuvo que haberse dado cuando las plantas pudieron ser capaces de adquirir sus nutrimentos de manera independiente de los hongos, en especial los fosfatos. Si bien se ha hipotetizado que la condición no micorrizica ha evolucionado varias veces en diferentes líneas filogenéticas, la cifra de especies que presentan esta condición es relativamente baja.

A pesar de todo esto, es claro que en la mayoría de los casos la simbiosis micorrizógena ha prosperado, y como consecuencia de su amplia interacción las micorrizas se han convertido en un componente integral de los ecosistemas, lo cual ha permitido un funcionamiento dinámico hasta nuestros días, a tal grado que hasta ahora no exis-

te información en torno a la especificidad entre plantas y hongos que forman micorrizas, ya que existen plantas que forman más de un tipo de ellas.

Evidencias futuras en torno a la sistemática de los organismos involucrados en la asociación micorrizógena y las características particulares de cada tipo de estas simbiosis seguramente nos permitirán tener un panorama más claro en torno a su genealogía, lo cual nos podrá evidenciar con más claridad qué tan antiguas son estas interacciones. No obstante, independientemente del momento en que surgieron, es notorio que a lo largo del tiempo han tenido un fuerte impacto en el establecimiento y desarrollo de las plantas en los diferentes ecosistemas. ☹



Margarita Villegas Ríos y Joaquín Cifuentes
Facultad de Ciencias,
Universidad Nacional Autónoma de México.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Alexopoulos, C. J., C. W. Mims y M. Blackwell. 1996. *Introductory Mycology*. John Wiley & Sons, Inc., Nueva York.

Berbee, M. L. y J. W. Taylor. 1993. "Dating the evolutionary radiations of the true fungi", en *Can. J. Bot.*, núm. 71, pp. 1114-1127.

Bonfante, P. 2001. "At the Interface Between Mycorrhizal Fungi and Plants: the Structural Organization of Cell Wall, Plasma Membrane and Cytoskeleton", en *The Mycota IX. Fungal Associations*, Hock, B. (ed.), Springer Verlag, pp. 45-62.

Gemma, J. N. y R. E. Koske. 1992. "Are Mycorrhizal Fungi Present in Early Stages of Primary Succession?", en *Mycorrhizas in Ecosystems*, Read, D. J., D. H. Lewis, A. H. Fitter y I. J. Alexander (eds.), CAB International, Wallingford.

Gray, J. y W. Shear. 1992. "Early Life on Land", en *American Science*, núm. 80, pp. 444-456.

Hibbett, D. S., E. M. Pine, E. Langer, G. Langer y M. J. Donoghue. 1997. "Evolution of gilled mushrooms and puffballs inferred from ribosomal DNA sequences", en *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, núm. 94, pp. 12002-12006.

Halling, R. E. y G. M. Mueller. 2002. "Agarics and Boletes of Neotropical Oakwoods", en *Tropical Mycol-*

ogy: Vol 1, Macromycetes, Watling, R., J. C. Frankland, A. M. Ainsworth, S. Isaac y C. H. Robinson (eds.), CABI Publishing, Nueva York.

Jeffries, P. y J. M. Barea. 2001. "Arbuscular Mycorrhiza—a Key Component of Sustainable Plant-Soil Ecosystems", en *The Mycota IX. Fungal Associations*, Hock, B. (ed.), Springer Verlag.

Kenrick, P. y P. R. Crane. 1997. "The origin and early evolution of plants on land", en *Nature*, núm. 389, (4), pp. 33-39.

Lewis, D. H. 1987. "Evolutionary aspects of mutualistic associations between fungi and photosynthetic organisms", en *Evolutionary biology of the fungi*, Rayner, A. D. M., C. M. Brasier y D. Moore (eds.), Cambridge University Press, Nueva York.

Morton, J. B. y G. L. Benny. 1990. "Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Zygomycetes): A new Order, Glomales, two new Suborders, Glomineae and Gigasporineae, and two new Families, Acaulosporaceae and Gigasporaceae, with an emendation of Glomaceae", en *Mycotaxon*, núm. 37, pp. 471-491.

Morton, J., M. Franke y G. Cloud. 1992. "The Nature of Fungal Species in Glomales (Zygomycetes)", en *Mycorrhizas in Ecosystems*, Read, D. J., D. H. Lewis, A. H. Fitter y I. J. Alexander (eds.), CAB International, Wallingford.

Morton, J. M. 1993. "Problems and solutions for the integration of glomalean taxonomy, systematics biology, and the study of endomycorrhizal phenomena", en *Mycorrhiza*, núm. 2, pp. 97-109.

Nehls, U., J. Wiese y R. Hampp. 2001. "Exchange of Carbohydrates Between Symbionts in Ectomycorrhiza", en *The Mycota IX. Fungal Associations*, Hock, B. (ed.), Springer Verlag.

Pirozynski, K. A. 1981. "Interactions between fungi and plants through the ages" en *Can. J. Bot.*, núm. 59, pp. 1924-1827.

Pirozynski K. A. y D. W. Malloch. 1975. "The origin of land plants: a matter of mycotrophism", en *Biosystems*, núm. 6, pp. 153-164.

Redecker D., R. Kodner y L. Graham 2000. "Glomalean fungi from the Ordovician", en *Sciences*, núm. 289, pp. 1920-1921.

Simon, L., J. Bousquet, R. C. Levesque y M. Lalonde. 1993. "Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular land plants", en *Nature*, núm. 363, pp. 67-69.

Smith, S. E. y D. J. Read. 1997. *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press, Nueva York.

Stubblefield, S. P., T. N. Taylor y J. M. Trappe. 1987. "Vesicular-arbuscular Mycorrhizae from the Triassic of Antarctica", en *American Journal of Botany*, núm. 74, pp. 1904-1911.

Taylor, T. N. y J. F. White. 1989. "Triassic Fungi with Suggested Affinities to the Endogonales (Zygomycotina)", en *Rev. Paleobot. Palynol.*, núm. 61, pp. 53-61.

Taylor, T. N. 1990. "Fungal Associations the Terrestrial Paleoecosystem", en *Tree*, núm. 5 (1), pp. 21-25.

IMÁGENES