



Terra Latinoamericana

E-ISSN: 2395-8030

terra@correo.chapingo.mx

Sociedad Mexicana de la Ciencia del Suelo,
A.C.
México

González-Chávez, M.C.A.; Gutiérrez-Castorena, M.C.; Wright, Sara
Hongos micorrízicos arbusculares en la agregación del suelo y su estabilidad
Terra Latinoamericana, vol. 22, núm. 4, octubre-diciembre, 2004, pp. 507-514
Sociedad Mexicana de la Ciencia del Suelo, A.C.
Chapingo, México

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=57311096014>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica

Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal

Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

HONGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES EN LA AGREGACIÓN DEL SUELO Y SU ESTABILIDAD

Arbuscular Mycorrhizal Fungi on Soil Aggregation and its Stability

M.C.A. González-Chávez^{1‡}, M.C. Gutiérrez-Castorena¹ y Sara Wright²

RESUMEN

El objetivo de esta revisión es documentar la participación de los microorganismos del suelo, con énfasis en los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) en la formación y estabilidad de agregados en el suelo. La participación de la biota del suelo, en este proceso, se sugirió a finales de la década de los treinta y adquiere relevancia tras el concepto de naturaleza jerárquica del desarrollo de los agregados. Este modelo estableció varios mecanismos en la formación y estabilización en relación con escalas espaciales y temporales; sin embargo, la aportación más importante fue en los años ochenta, al considerar a los HMA como contribuyentes mayores en el proceso de agregación. Las evidencias mostraron que el micelio externo de los HMA participa en el mecanismo de atrapar y enlazar las partículas primarias para el desarrollo de agregados y su estabilidad. Además que la asociación HMA-raíces contribuye a la agregación del suelo, así como el tipo de cultivo y las prácticas de manejo. Más recientemente, se descubrió que todos los HMA producen una proteína, que se denominó glomalina, la cual se acumula en las hifas, raíces y en el suelo, fortaleciendo aún más la participación de este tipo de hongos en la estructura del suelo. Con base en lo anterior se sugiere el uso de los HMA dentro de las prácticas de conservación de suelos, con la idea de minimizar la erosión y mantener la fertilidad, aunado a su relevante contribución en la captura de C en el suelo.

Palabras clave: Estructura del suelo, sustancias microbianas, glomalina, labranza.

¹ Instituto de Recursos Naturales, Colegio de Postgraduados, 56230 Montecillo, estado de México.

[‡] Autor responsable (carmeng@colpos.mx)

² Soil Microbial Systems Laboratory, United States Department of Agriculture-Agricultural Research Service, Beltsville MD 20705, USA. swright@ba.ars.usda.gov.

Recibido: Julio de 2003. Aceptado: Junio de 2004.

Publicado como ensayo en *Terra Latinoamericana* 22: 507-514.

SUMMARY

This paper reviews the participation of soil microorganisms in the formation and stabilization of soil aggregates, with special emphasis on arbuscular mycorrhizal fungi (AMF). Biota participation was suggested at the end of the thirties, but its importance became relevant after the hierarchy model of aggregate formation. The model was based on different formation and stabilization mechanisms occurring at spatial and time scales. The participation of AMF as transcendental contributors in soil aggregation processes was the most important soil biota consideration during the decade of the eighties. External mycelium of AMF was shown to be the relevant fungal structure participating in this process by trapping and binding soil particles. Hence, these fungi along with plant roots and crop and soil management practices are important factors contributing to soil aggregation. Recently, the discovery of glomalin, a glycoprotein produced by hyphae of all AMF and accumulated on hyphae, roots and soil, gives stronger support for the participation of these fungi in soil aggregation. All this information suggests the use of AMF in soil conservation practices may help to minimize soil erosion, enhance soil fertility and contribute to C sequestration in the soil.

Index words: Soil structure, microbial substances, glomalin, tillage.

ESTRUCTURA Y ESTABILIDAD DE AGREGADOS

La estructura del suelo es la expresión de la agregación, orientación y organización de las partículas primarias del suelo en agregados de mayor tamaño (Hillel, 1982); los agregados son unidades secundarias o conjuntos estables de partículas de suelo enlazadas o cementadas por sustancias orgánicas, óxidos de hierro, carbonatos, arcillas o sílice (Brady y Weil, 1999) y son el resultado de factores y procesos,

como: textura, contenido de materia orgánica, humedad del suelo, condiciones climáticas e impacto de las actividades del hombre en el suelo.

Hillel (1982) mencionó que los agregados son estables cuando las partículas individuales del suelo se mantienen unidas durante diferentes condiciones (humedecimiento, secado, congelamiento, descongelamiento, crecimiento de la planta y actividad microbiana).

Las características de un suelo con agregados estables son: adecuada infiltración, aireación, capacidad de retención de agua, menor encostramiento en la superficie del suelo y mayor resistencia a la erosión (Brady y Weil, 1999). Asimismo, la agregación determina la actividad biológica, en especial el crecimiento de raíces y movimiento de fauna, y es un factor importante en la funcionalidad del suelo. Sin embargo, a diferencia de la textura, propiedad innata del suelo, los agregados se pueden destruir (modificar la estructura) por el cambio y tiempo de uso de las prácticas de cultivo.

El suelo se agrega esencialmente por dos procesos: físico-químico y biológico. En el físico-químico están involucrados la atracción entre partículas arcillosas y cationes de la solución del suelo (Ca^{2+} , Fe^{2+}) o coloides orgánicos (humus) y por expansión-contracción de los materiales arcillosos. Los agregados que se forman bajo esos procesos son poco estables en agua. En el caso del proceso biológico es importante la actividad de los organismos, por ejemplo: excrementos de mesofauna, atrape de partículas por parte de las raíces y pegamentos producidos por hongos y bacterias; los agregados que se forman son en general estables en agua.

Tisdall y Oades (1982) propusieron un modelo jerárquico en la formación de agregados de acuerdo con los tamaños de las partículas y donde participan los procesos físico-químicos y biológicos. En este modelo, los microagregados se unen para producir agregados de mayor tamaño, donde las diferentes clases de materia orgánica son las responsables de sostener los niveles de organización y, por lo tanto, también varía la estabilidad. Los microagregados son muy estables debido a la participación de material húmico aromático recalcitrante que se asocia con compuestos amorfos de Fe y Al, como resultado tienen mayor influencia sobre las propiedades físicas y químicas del suelo (Voronin y Sereda, 1976); en contraste, los macroagregados son menos estables por la participación de raíces, hifas y polisacáridos de

plantas y microorganismos, los cuales están fuertemente influenciados por los factores del suelo.

Se ha generado abundante información teórica sobre el material orgánico como agente cementante, no obstante, aún no hay un entendimiento claro de los mecanismos que están involucrados en su formación. Se menciona que actúa como un agente cementante que varía de acuerdo con su persistencia en el suelo y, por lo tanto, determina la estabilidad de los agregados.

PARTICIPACIÓN DE MICROORGANISMOS EN LA ESTABILIDAD DE AGREGADOS

La función de los microorganismos del suelo en la formación y estabilidad de la estructura del suelo ahora se reconoce; por ejemplo, en las raíces, en particular en los pelos radicales, las hifas de los hongos exudan polisacáridos y otros compuestos orgánicos formando una malla pegajosa que une a las partículas individuales del suelo y microagregados para formar macroagregados. Las bacterias también producen polisacáridos y otros materiales. Muchos de estos pegamentos resisten a la disolución por agua y no sólo permiten la formación de agregados, sino le dan estabilidad por un periodo largo (Mehta *et al.*, 1960; Acton *et al.*, 1963; Brady y Weil, 1999).

Los polisacáridos son polímeros no cargados, de más de 10 unidades de azúcar, unidos por un enlace funcional acetal; se producen rápidamente, pero también se descomponen rápidamente (Tisdall y Oades, 1982) y pueden estar actuando como cementantes o pegamentos (Oades, 1989). Los primeros trabajos que se reportaron sobre este tema fueron realizados por Aspiras *et al.* (1971) y Tisdall y Oades (1980), quienes mostraron que los polisacáridos que producen las hifas son los que estabilizan a los agregados, en especial si éstas no se rompen y sus partes más internas no se exponen (Allison, 1968, 1973). Como resultado, los polisacáridos pueden permanecer intactos dentro de los agregados y no ser disponibles al ataque microbiano. Otro mecanismo por el cual los polisacáridos pueden persistir en el suelo es por la formación de complejos con metales o uniéndose a grupos activos de otros compuestos orgánicos y a minerales arcillosos (Allison, 1968).

A la asociación entre raíces y hongos se le llama micorriza, la cual es en especial efectiva para estabilizar los agregados en corto tiempo. Sims (1990) mencionó que los polisacáridos los producen hifas de varios tipos de hongos. Entre las gomas de origen

fúngico que participan en la agregación existen el sclerogun y la glomalina. El primero es un polisacárido extracelular producido por un hongo saprobio *Sclerotium* que se adsorbe sobre las superficies de partículas (Chenu, 1989), como la montmorillonita o caolinita y la glomalina la cual es una glicoproteína que las hifas de los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) exudan, de carácter hidrofóbico y que se acumula sobre las partículas de arcilla. El nombre de la glomalina se derivó de la antigua ubicación de estos hongos dentro del orden de los Glomales (Morton y Benny, 1990).

PARTICIPACIÓN DE HONGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES EN LA ESTABILIDAD DE AGREGADOS

Los HMA son hongos cosmopolitas que se asocian en las raíces de la mayoría de las especies vegetales (> 85%) y les proporcionan múltiples beneficios: mayor transporte de nutrimentos, protección en condiciones de estrés, como: patógenos de hábitos radicales, salinidad, sequía, acidez y elementos tóxicos (Smith y Read, 1997). También son responsables de influenciar la diversidad vegetal y productividad en ecosistemas naturales (Van der Heijden *et al.*, 1998).

Los HMA tienen una importante ventaja con respecto a otros hongos y microorganismos del suelo, debido a que tienen un abastecimiento constante directo de C orgánico desde su hospedante. Sus hifas parecen permanecer viables por mayor tiempo, por lo que su participación en la estabilidad de agregados se considera de mayor importancia.

Las hifas micorrízicas son el componente mayor de los hongos del suelo donde se desarrollan plantas, en particular cuando son micorrízicas (Kabir *et al.*, 1997); esto es, son susceptibles de la colonización por estos hongos. De la longitud hifal en el suelo, los HMA contribuyen con una enorme proporción. En comparación con la raíz, el área de la superficie por unidad de volumen de las hifas de HMA puede ser aproximadamente 100 veces más (Harley, 1989). Esta cantidad de hifas varía en los ecosistemas y presenta valores promedio comunes de 0.5 a 5 m (de hifa por gramo de suelo) en suelos cultivados y de hasta 20 m en suelos no perturbados.

Se ha reportado que la simbiosis micorrízica tiene influencia sobre la estabilidad de agregados precisamente por esta gran cantidad de hifas, pero la contribución directa por las plantas colonizadas o por

los hongos no se entiende claramente. Los primeros trabajos al respecto fueron los de Miller y Jastrow (1990), quienes encontraron una relación entre la longitud y densidad de hifas de HMA colonizando raíces de *Lolium perenne* y el diámetro medio geométrico (DMG) de los agregados estables en agua (AEA). Thomas *et al.* (1993) estudiaron el efecto de las raíces de soja colonizadas o no, y el de hifas de HMA sobre los AEA, utilizando un sistema de macetas con compartimientos. Estos investigadores encontraron que la cantidad de AEA fue significativamente mayor en el compartimiento de las raíces micorrizadas (5.1%) y el de las hifas (4.3%), en comparación con los valores observados en raíces no colonizadas (3.9%) y el tratamiento sin planta (3.4%).

Previo a este experimento, se planteó la hipótesis de que las hifas de los HMA eran importantes agentes enlazadores en el suelo (Tisdall, 1991; Miller y Jastrow, 1992), pero después de los trabajos de Thomas y colaboradores, el papel de éstas en la agregación se comprobó y se reconoció su importancia.

Tisdall (1991) encontró que las hifas de HMA juegan un papel relevante en la agregación del suelo, debido principalmente a dos mecanismos: una acción mecánica, que participa en la unión de partículas, y una acción cementante por la presencia de polisacáridos extracelulares. La acción mecánica recae en el micelio externo de los hongos, el cual es un importante agente de enlace, al participar en el envolvimiento de las partículas y producción de agentes cementantes, que incrementan la resistencia a la erosión (Miller y Jastrow, 1992).

En el caso de los polisacáridos extracelulares, éstos actúan como gomas donde las partículas pueden estar adheridas, debido a que las hifas micorrízicas exudan productos que se almacenan y acumulan en su superficie (Figura 1) (González-Chávez, 2000). Uno de estos productos fúngicos, presentes sólo en HMA, es la glomalina (Wright y Upadhyaya, 1996).

Dodd *et al.* (2000) observaron que la arquitectura del micelio de los HMA varía entre géneros. Esta característica puede influir diferencialmente en el papel de los géneros de HMA en la agregación del suelo. Las especies de la familia Gigasporaceae forman redes hifales muy finas y pueden desempeñar un papel importante para atrapar las partículas del suelo (Tisdall, 1991; Miller y Jastrow, 1992), mientras que las especies del género *Glomus*, al formar hifas corredoras más gruesas, pueden facilitar mayor flujo de nutrimentos a la planta.

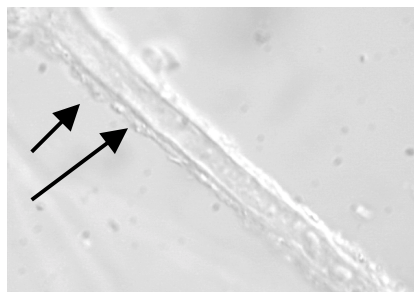


Figura 1. Hifa de *Glomus claroideum* BEG-134 que muestra acumulación de material extracelular. (Observación al microscopio de contraste de fases 40 x) (González-Chávez, 2000).

Las raíces sirven como sitios hospederos de los HMA, pero el hospedante influye diferencialmente sobre los hongos y tiene efecto directo sobre el suelo. Raíces finas (0.2 a 1 mm) permiten agregación directa, mientras que raíces muy finas (<0.2 mm) parecen favorecer el crecimiento de HMA y otros microorganismos más efectivamente. Estas interacciones necesitan que se examinen con más detenimiento para determinar los mecanismos involucrados.

Las bacterias del suelo se asocian al micelio externo de los HMA y están embebidas en la capa externa de la pared, la cual es mucilaginososa. Se conoce poco acerca de las propiedades de este mucigel, pero se ha observado que este material es acumulable y que el grosor de la pared hifal se incrementa con la edad (Figura 1). Con base en los reportes de Wright y Upadhyaya (1996) y en estas propiedades del mucigel, este componente parece ser la glomalina. Esta información sugiere que las hifas de HMA, otros microorganismos del suelo y la planta pueden actuar en forma sinérgica en la formación y estabilización de agregados.

En resumen, los procesos por los cuales los HMA participan en la agregación del suelo serían: 1) enlazamiento físico por desarrollo extensivo de las hifas externas en el suelo para crear un esqueleto estructural que participa en la adherencia de partículas del suelo; 2) enlazamiento químico, debido al mucigel (glomalina) que las hifas producen y excretan en las raíces colonizadas y en el suelo; 3) creación de condiciones adecuadas para el desarrollo de raíces e hifas externas; 4) involucramiento de microagregados en macroagregados pequeños y la creación de la estructura del macroagregado; 5) protección contra los procesos de excesivo secado y humedecimiento de los agregados de los diferentes niveles jerárquicos, debido al carácter hidrofóbico de la glomalina; y 6) creación

de condiciones adecuadas para el desarrollo de otros microorganismos de la rizosfera que están involucrados en la formación y estabilidad de agregados.

CARACTERÍSTICAS DE LA GLOMALINA

Los resultados de Wright y Upadhyaya (1996) son los que más información han dado sobre agentes cementantes en el suelo. Estos autores descubrieron, durante un intento por encontrar una prueba inmunológica que auxiliara en la taxonomía de HMA, que las hifas con crecimiento activo, de todos los HMA, producen una proteína a la cual denominaron glomalina.

Esta proteína pertenece al grupo de las glicoproteínas, con oligosacáridos que contienen N (Wright *et al.*, 1998), la cual posee características de lectinas con moderada a fuerte aglutinación a succinil-concavalina A, aglutininas de *Glycine max* y *Triticum vulgare*, y con débil aglutinación a *Lens culinaris* (Wright y Upadhyaya, 1996). Además, tiene aproximadamente 60% de carbohidratos y puede estar presente en los agregados en cantidades de tres a 10 veces mayores que los carbohidratos extraídos con agua caliente, pero la glomalina no se extrae en estas condiciones. Lo anterior significa que es una molécula compleja que requiere para su extracción de un tratamiento drástico (citrato de sodio 20 a 50 mM y uso de autoclave por 30 min a 1 h o más). Esto también sugiere que es una molécula estable y resistente a la descomposición, sin embargo, no hay muchos detalles de sus propiedades moleculares.

Como prueba para detectar la glomalina en material hifal, raíces y suelo, Wright y Upadhyaya (1996) produjeron un anticuerpo monoclonal de hongos en activo crecimiento utilizando un ensayo de inmunofluorescencia, el cual facilitó su identificación. Esta prueba inmunológica mostró que la glomalina se deposita en la pared hifal más externa (Figura 2a), en las raíces colonizadas (Figura 2b), las partículas del suelo o del sustrato de crecimiento (Figura 2c) y sobre macroagregados (Figura 2d). Esta proteína parece tener actividad cementante estable que reduce la ruptura de macroagregados durante los eventos de humedecimiento y secado del suelo. Asimismo, es una proteína insoluble en su estado natural y con posible carácter hidrofóbico; más aún, puede permitir la penetración de aire y un eficiente drenaje de agua, así como cubrir los agregados y proteger el material iniciando la agregación, minerales del suelo, otros

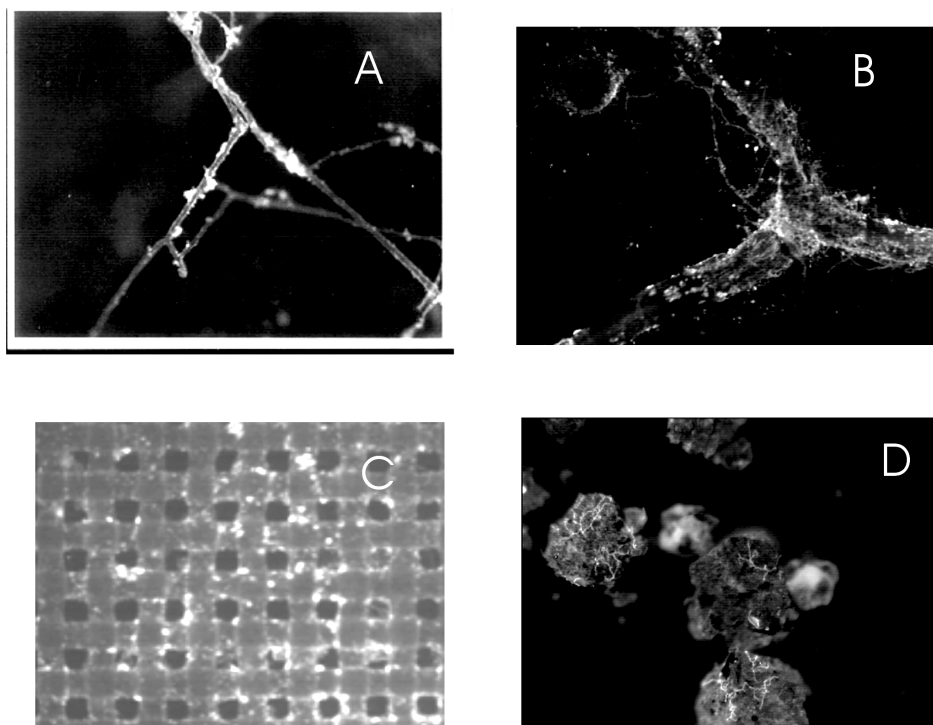


Figura 2. Glomalina, en hifas, raíces y agregados, que se revela por inmunofluorescencia (reacción con el anticuerpo monoclonal 32B1). El color blanco en las hifas y en la superficie es glomalina. A) Hifas externas de hongos arbusculares con glomalina (100x). B) acumulación de glomalina en una raíz de sorgo activamente colonizada por *Glomus mosseae* (50x). C) Glomalina depositada en mallas de nylon de un cultivo de propagación (100x). D) Glomalina en la superficie de un agregado del suelo (25x).

microorganismos y materia orgánica (Wright y Upadhyaya, 1998).

Miller y Jastrow (2000) sugirieron que la glomalina, al cubrir a los agregados, impide el movimiento del agua en los poros dentro de la estructura del agregado y los hace más estables. La asociación de partículas de arcilla unidas a los polisacáridos se ha ilustrado convincentemente con microscopía electrónica (Marshall, 1976; Tisdall y Oades, 1979). Es probable que el potencial de presión que ejerce el agua en los poros internos del agregado se disminuya con el polisacárido y evite que las arcillas se expandan y que los agregados se rompan. Con este mismo esquema, la glomalina puede funcionar; sin embargo, esta hipótesis requiere confirmación.

El almacén de glomalina en el suelo se deriva de la proteína producida directamente por las hifas de los HMA, la presente en las raíces colonizadas y la excretada al suelo (Figura 2). Para su cuantificación, el análisis se basa en la determinación de proteínas totales, glomalina fácilmente extraíble (GFE) y glomalina total (GT). Los valores de proteínas totales

se utilizan como un parámetro confiable, debido a que los extractos crudos representan en su mayoría el contenido de glomalina. Para la GFE, la glomalina se libera fácilmente por extracción y calentamiento en autoclave; esta fracción considera proteína de recién producción. La GT involucra a la proteína que se produce, excreta y acumula por un período mayor, por lo que se requiere de numerosas extracciones para obtener el mayor rendimiento de proteína.

Wright y Upadhyaya (1998) reportaron concentraciones de GT de 4.8 a 21 mg g⁻¹ de suelo. Sin embargo, Nichols (2003) mencionó que estas concentraciones pueden ser aun mayores, debido a que, en algunos suelos, la glomalina se enlaza fuertemente a partículas del suelo y estos valores pueden estar subestimados.

Nichols (2003) reportó que la vida media de la glomalina puede ser entre siete y 42 años; siendo mayor a la vida media de diferentes productos del suelo de origen microbiano. De esta manera, esta molécula, al estar fuertemente atrapada dentro de micro y macroagregados, representa un importante reservorio de C en el suelo.

Wright y Upadhyaya (1998) y Rillig *et al.* (2001) reportaron que la glomalina se asocia con Fe, el cual puede ser el cromóforo que imparte el color a los extractos de suelo resultantes con citrato de sodio, que son pardo rojizos. Wright (2000) demostró que la glomalina puede contener desde 1 a 9% de Fe. Tisdall y Oades (1982) y Emerson y Greenland (1990) mencionaron que los materiales asociados con metales polivalentes y polímeros están involucrados en la persistencia de los agregados.

Wright y Upadhyaya (1998) trabajaron con suelos de Estados Unidos, principalmente Ultisoles, Alfisoles, Inceptisoles y algunos Molisoles. Estos autores encontraron que los suelos de bosques con pH ácidos presentaron el más alto contenido de glomalina, mientras que en suelos calcáreos hay poca glomalina. La explicación se refirió a que los suelos presentaron deficiencias de Fe. Los suelos de Texas están limitados por agua (régimen de humedad cercano al arídico), hay poca producción de materia orgánica, además el pH es alcalino; condiciones ambientales más limitativas para el desarrollo de los hongos y la formación de agregados, que el contenido de Fe en el suelo.

La información anterior se relaciona con el comportamiento de la glomalina en cuatro órdenes de suelo; sin embargo, la Taxonomía de Suelos de la Escuela Americana (Soil Survey Staff, 1999) reportó 12 órdenes de suelos, por lo que falta mucho que estudiar sobre esta glicoproteína en las diferentes condiciones ambientales. Al respecto, Nichols (2003) mencionó que es necesario entender más sobre las propiedades físico-químicas de enlace de la glomalina en el suelo para comprender mejor por qué algunos tipos de suelo requieren numerosas extracciones.

Por otra parte, cuando se identificó la glomalina, se cuestionó si esta glicoproteína variaba en el mismo suelo y con diferentes tipos de labranza. Franzluebbbers *et al.* (2000) encontraron que la distribución y estabilidad de los agregados es mayor en pastizales y con labranza de conservación. Wright *et al.* (1999) reportaron que en el sistema de labranza tradicional la producción de glomalina disminuye, no así en campos de maíz con labranza cero. Aunque hay una ligera tendencia a aumentar la glomalina en un sistema de labranza de conservación, el porcentaje de agregados estables es inferior con respecto al de los pastizales, debido principalmente al corto tiempo en que el sistema se implantó (cuatro años). No obstante, la labranza cero es una actividad agrícola recomendable para incrementar la producción de la

glomalina y, como ya se mencionó, ésta mejora la estabilidad de agregados.

RECIENTES CONSIDERACIONES DE LA FUNCIÓN DE LA GLOMALINA EN EL SUELO

Miller y Jastrow (1992) mencionaron que el proceso de agregación se ha identificado no sólo como un mecanismo por el cual el suelo resiste las fuerzas erosivas del aire y del agua, sino también como un mecanismo trascendental por el cual el suelo acumula materia orgánica y carbono. La acumulación ocurre porque los residuos orgánicos son encapsulados por arcilla, limo y bioproductos protectores durante el proceso de la agregación. Así, los productos carbonados se protegen de la acción degradativa de microorganismos. En este contexto, la glomalina puede participar en el recubrimiento de los residuos orgánicos, lo que impide su rápida degradación. Debido al alto contenido de C (30 a 50%), recalcitrancia, hidrofobicidad y fácil producción, la glomalina representa una fuente de secuestro de carbono en el suelo.

Rillig *et al.* (1999) observaron que valores altos de CO₂ estimulan a los hongos a producir más glomalina. Estos autores estudiaron, durante tres años, un área semiárida y, durante seis años, un pastizal en San Diego, California, USA. Cuando los valores de CO₂ se incrementaron a 675 • L L⁻¹ (valor predicho para la mitad de este siglo), se observó producción de tres veces más hifas y cinco veces más glomalina, en comparación con valores de 370 • L L⁻¹ de CO₂ (valor actual de CO₂).

La razón por la cual todos los HMA producen la glomalina es incierta; Rillig y Steinberg (2002) formularon como hipótesis que su producción puede ser una estrategia del hongo para mejorar su espacio físico, aunque su producción y secreción pueden constituir alto costo de C y N para el hongo. Estos autores observaron que el uso de partículas pequeñas (perlas de vidrio > 106 µm para simular un suelo no agregado) disminuyó la longitud hifal en 80%, en comparación con partículas de mayor tamaño (710 a 1180 µm), las cuales simulaban un suelo agregado, pero el rendimiento de glomalina fue siete veces mayor cuando el hongo se desarrolló en las partículas pequeñas.

Finalmente, es necesario mencionar que los HMA se deberían considerar como un importante componente para el éxito de las prácticas de conservación del suelo, donde la creación y el

mantenimiento de la estructura del suelo son trascendentales. El beneficio de la participación de los hongos dependerá del grado de degradación del suelo (Miller y Jastrow, 1992), debido a que los agregados del suelo son relevantes en el proceso de conservación, no sólo por el control que ejercen sobre la erosión, sino porque representan reservas nutrimentales.

AGRADECIMIENTOS

Ma. del Carmen González-Chávez expresa su gratitud a la Fundación México-Estados Unidos para la Ciencia y a la Academia Mexicana de las Ciencias por el apoyo económico para su estancia de investigación en el USDA-ARS, Beltsville, MD, USA con la Dra. S. Wright.

LITERATURA CITADA

- Acton, C.J., D.A. Rennie y E.A. Paul. 1963. The relationship of polysaccharides to soil aggregation. *Can. J. Soil Sci.* 43: 201-209.
- Allison, F.E. 1968. Soil aggregation: Some facts and fallacies as seen by a microbiologist. *Soil Sci.* 106: 136-143.
- Allison, F.E. 1973. Soil organic matter and its role in crop production. Elsevier. Amsterdam, The Netherlands.
- Aspiras, R.B., O.N. Allen, G. Chesters y R.F. Harris. 1971. Chemical and physical stability of microbial stabilized aggregates. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 35: 283-286.
- Brady, N.C. y R.R. Weil. 1999. The nature and properties of soils. 20th ed. Prentice Hall. Upper Saddle River, NJ.
- Chenu, C. 1989. Influence of a fungal polysaccharide, scleroglucan, on clay microstructures. *Soil Biol. Biochem.* 21: 299-305.
- Dodd, J.C., C.L. Boddington, A. Rodriguez, C. González-Chávez e I. Mansur. 2000. Mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) from different genera: Form, function and detection. *Plant Soil* 226: 131-151.
- Emerson, W.W. y D.J. Greenland. 1990. Soil aggregates: Formation and stability. pp. 485-511. *In: De Boodt, M.F., M.H.B. Hayes y A. Herbillon (eds.). Soil colloids and their associations in aggregates.* Plenum Press. New York.
- Franzluebbers, A.J., S.F. Wright y J.A. Stuedemann. 2000. Soil aggregation and glomalin under pastures in the Southern Piedmont USA. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 64: 1018-1026.
- Gonzalez-Chavez, M.C. 2000. Arbuscular mycorrhizal fungi from As/Cu polluted soils, contribution to plant tolerance and importance of the external mycelium. PhD Thesis. University of Reading. Reading, UK.
- Harley, J.L. 1989. The significance of mycorrhiza. *Mycol. Res.* 92: 129-139.
- Hillel, D. 1982. Introduction to soil physics. Academic Press. San Diego, CA.
- Kabir, Z, I.P. O'Halloran y C. Hamel. 1997. The proliferation of fungal hyphae in soils supporting mycorrhizal and non-mycorrhizal plants. *Mycorrhiza* 6: 477-480.
- Marshall, K.C. 1976. Interfaces in microbial ecology. Harvard University Press. Cambridge, MA.
- Mehta, N.C., H. Streuli, M. Muller y H. Deuel. 1960. Role of polysaccharides in soil aggregation. *J. Sci. Food Agric.* 11: 40-47.
- Miller, R.M. y J.D. Jastrow. 1990. Hierarchy or root and mycorrhizal fungal interactions with soil aggregation. *Soil Biol. Biochem.* 22: 579-584.
- Miller, R.M. y J.D. Jastrow. 1992. The role of mycorrhizal fungi in soil conservation. Special Publication 54. American Society of Agronomy. Madison, WI.
- Miller, R.M. y J.D. Jastrow. 2000. Mycorrhizal fungi influence soil structure. pp. 4-18. *In: Kapulnik, Y. y D. Douds (eds.). Arbuscular mycorrhizas: Physiology, molecular biology and ecology.* Kluwer. Dordrecht, The Netherlands.
- Morton, J.B. y G.L. Benny. 1990. Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Zygomycetes): A new order, Glomales, two new suborders, Glominaeae and Gigasporineae, and two new families, Acaulosporaceae and Gigasporaceae, with an emendation of Glomaceae. *Mycotaxon* 37: 471-491.
- Nichols, K. 2003. Characterization of glomalin, a glycoprotein produced by arbuscular mycorrhizal fungi. PhD dissertation. University of Maryland. College Park, MD.
- Oades, J.M. 1989. An introduction to organic matter in mineral soils. pp. 89-159. *In: Dixon, J.B. y S.B. Weed (eds.). Minerals in soil environments.* 2nd ed. Soil Science Society of America. Madison, WI.
- Rillig, M.C. y P.D. Steinberg. 2002. Glomalin production by an arbuscular mycorrhizal fungus: A mechanism of habitat modification? *Soil Biol. Biochem.* 34: 1371-1374.
- Rillig, M.C., S.F. Wright, M.F. Allen y C.B. Field. 1999. Rise in carbon dioxide changes soil structure. *Nature* 400: 628.
- Rillig, M.C., S.F. Wright, K.A. Nichols, W.F. Schmidt y M.S. Tom. 2001. Large contribution of arbuscular mycorrhizal fungi to soil carbon pools in tropical forest soils. *Plant Soil* 233: 167-177.
- Sims, G.K. 1990. Biological degradation of soil. *Adv. Soil Sci.* 11: 289-330.
- Smith, S.E. y D.J. Read. 1997. Mycorrhizal symbiosis. 2nd ed. Academic Press. Cambridge, Great Britain.
- Soil Survey Staff. 1999. Soil Taxonomy. Second edition. US Department of Agriculture, Natural Resources Conservation Service. Washington, DC.
- Thomas, R.S., R.L. Franson y G.J. Bethlenfalvay. 1993. Separation of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus and root effect on soil aggregation. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 57: 77-81.
- Tisdall, J.M. 1991. Fungal hyphae and structural stability of soil. *Aust. J. Soil Res.* 29: 729-743.
- Tisdall, J.M. y J.M. Oades. 1979. Stabilization of soil aggregates by the root systems of ryegrass. *Aust. J. Soil Res.* 17: 429-441.
- Tisdall, J.M. y J.M. Oades. 1980. The effect of crop rotation on aggregation in a red-brown earth. *Aust. J. Soil Res.* 18: 423-433.
- Tisdall, J.M. y J.M. Oades. 1982. Organic matter and water-stable aggregates in soils. *J. Soil. Sci.* 33: 141-163.
- Van der Heijden, M., J.N. Klironomos, M. Ursic, P. Moutoglis, R. Streitwolf-Engle, T. Boller, A. Wiemkem e I.R. Sanders. 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant

- biodiversity ecosystem variability and productivity. *Nature* 396: 69-72.
- Voronin, A.D. y N.A. Sereda. 1976. Composition and structure of the microaggregate fractions of certain type of soils. *Moscow Univ. Soil Sci. Bull.* 31: 100-107.
- Wright, S.F. 2000. A fluorescent antibody assay for hyphae and glomalin from arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Soil* 226: 171-177.
- Wright, S. y A. Upadhyaya. 1996. Extraction of an abundant and unusual protein from soil and comparison with hyphal protein of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Sci.* 161: 575-586.
- Wright, S. y A. Upadhyaya. 1998. A survey of soils for aggregate stability and glomalin, a glycoprotein produced by hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Soil* 198: 97-107.
- Wright, S., A. Upadhyaya y J.S. Buyer. 1998. Comparison of N-linked oligosaccharides of glomalin from arbuscular mycorrhizal fungi and soils by capillary electrophoresis. *Soil Biol. Biochem.* 30: 1853-1857.
- Wright, S.F., J.L. Starr e I.C. Paltineanu. 1999. Changes in aggregate stability and concentration of glomalin during tillage management transition. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 63: 1825-1829.