

Revisión bibliográfica LA ACTIVIDAD DE LOS HONGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES EN LA ESTRUCTURA DEL SUELO

F. Morell[✉], A. Hernández, Yenia Borges y Francly L. Marentes

ABSTRACT. Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) are symbionts associated to most terrestrial plants and have an important role in soil aggregation. However, there is a debate regarding how much soil aggregates depend primarily on particle grinded by fungal hyphae or organic substrate exudation such as glomalin. This review also considers whether glomalin really plays a key role on soil aggregation or if it is simply a fungal physiological function byproduct.

RESUMEN. Los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) son simbiontes asociados con la mayoría de las plantas terrestres, los cuales tienen un rol importante en la agregación del suelo. Sin embargo, existe un debate con respecto a la magnitud en la que los agregados del suelo dependen primariamente del enrejado de partículas por las hifas de estos hongos o la exudación de sustratos orgánicas como la glomalina. Esta revisión también hace referencia a si la glomalina actualmente juega un papel primario en la agregación del suelo o si es simplemente un subproducto de la función fisiológica del hongo.

Key words: arbuscular mycorrhizae, mycelium, soil structural units

Palabras clave: micorrizas arbusculares, micelio, unidades estructurales del suelo

INTRODUCCIÓN

Los cambios globales ocurren en todas las regiones del planeta, principalmente en las zonas tropicales, debido a la incidencia variable del clima (altas temperaturas, humedad y lluvias con alta intensidad), así como la aplicación de grandes paquetes tecnológicos en la agricultura, que propician el incremento de estos problemas (1). Estos factores conllevan a una rápida destrucción de la materia orgánica del suelo (MOS), con el subsecuente deterioro de la estructura de su capa superficial arable (2), influyendo en el ecosistema, principalmente en el suelo y sus propiedades.

En los suelos tropicales, los procesos de transformación de sus propiedades, por el cambio de uso de la tierra y su subsiguiente explotación,

conllevan a su degradación, ruptura de agregados y pérdida de su estructura (3). Aunque numerosos factores (mineralogía del suelo, clima, contenido de materia orgánica y cultivo intensivo) pueden intervenir favorable o desfavorablemente en la estructura del suelo, la actividad biológica es conocida como uno de los principales elementos que alteran o intervienen en la agregación del suelo.

Un paradigma actual en la ecología se enfoca en la importancia de la respuesta de los microorganismos a su ambiente, pero se tiene muy poco conocimiento en cuanto a cómo los microorganismos pueden modificar el ambiente, con el objetivo de obtener condiciones más favorables para su crecimiento (4).

La actividad biológica de los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) juega un papel importante en la estructura del suelo y formación de agregados estables a través de diferentes mecanismos (1). Sin embargo, existe un gran debate acerca de cuán extendida es esta contribución de los HMA a estos fenómenos.

La presente revisión se enfoca en la relación entre la agregación del suelo, su estructura y los HMA, ade-

más de abordar la reciente controversia acerca de si la actividad biológica de hongos ejerce o no una función primaria en la formación de los agregados de suelo y mejora de su estructura.

AGREGACIÓN Y ESTRUCTURA DEL SUELO

El proceso de agregación del suelo es complejo y jerárquicamente estructurado, en el cual numerosos organismos y agentes cementantes juegan su papel (2, 5) así como también los factores abióticos, tales como los ciclos de sequía, humedad, congelamiento, etc. Todos estos procesos son capaces de orientar las partículas finas del suelo y atraerlas tan cerca unas a otras, que las fuerzas físicas entre ellas unen estas partículas muy firmemente (6).

Los agregados del suelo son importantes para mantener la porosidad del suelo y proveer estabilidad contra la erosión (7), y la estabilidad de los agregados tiene el potencial de servir como un indicador sensible de la degradación del suelo (8).

Ms.C. F. Morell, Investigador, Dr.C. A. Hernández, Investigador Titular y Yenia Borges, Especialista del departamento de Biofertilizantes y Nutrición de las Plantas, Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas (INCA), gaveta postal 1, San José de las Lajas, La Habana, Cuba, CP 32 700, Francly L. Marentes, Maestrante, I. A. Universidad Nacional de Colombia-Sede Bogotá, Colombia.

✉ fmorell@inca.edu.cu

Rillig definió la estructura del suelo como el arreglo y tamaño de partículas y poros (5). Es la condición más favorable para el crecimiento de las plantas (9, 10), ya que tiene una influencia beneficiosa sobre el estado de humedad del suelo y la dinámica de los nutrientes (11). Esta también reduce la pérdida de nutrientes a través de la erosión del suelo y escorrentía superficial. Sin embargo, la estructura del suelo constituye un importante índice genético-agronómico y tiene una gran significación en la evaluación de la fertilidad; además, con la estructura están relacionados los regímenes hídricos, aéreos y de nutrientes de los suelos (3).

Se han clasificado los agentes cementantes en tres grupos: transitorios, temporales y persistentes (6). Los transitorios son materiales orgánicos, que se descomponen rápidamente por los microorganismos: el grupo más importante son los polisacáridos, el efecto de estos puede durar semanas. Los temporales son raíces e hifas, particularmente provenientes de hongos micorrízicos arbusculares, que persisten por meses o años y son afectados por el manejo. Los persistentes consisten en materiales húmicos degradados asociados con hierro amorfo, aluminio y aluminosilicatos.

Por otra parte, se plantea un modelo de agregación, donde en dependencia del tamaño de los agregados varía el agente (6, 12). Agregados $>2000 \mu\text{m}$ son sostenidos por una fina red de raíces e hifas, en suelos con altos contenidos de carbono orgánico $>2\%$. Agregados entre 20 y $250 \mu\text{m}$ consisten mayormente en partículas entre $2-20 \mu\text{m}$ de diámetro, unidos por varios materiales cementantes como compuestos orgánicos, óxidos cristalinos y aluminosilicatos. Agregados estables en agua de $2-20 \mu\text{m}$ consisten en partículas $>2 \mu\text{m}$ de diámetro, unidas fuertemente entre sí por agentes orgánicos. En los agregados entre $2-20 \mu\text{m}$ existe una asociación entre células de bacterias vivas y partículas de arcilla.

De acuerdo con el modelo jerárquico de organización de los agregados, los macroagregados ($>0.25 \text{ mm}$) están promovidos por raíces e hifas en la mayoría de los casos, mientras que en la formación de microagregados ($<0.25 \text{ mm}$) intervienen compuestos húmicos.

Las diferencias en el tamaño de estos agregados han sido asociadas al efecto de diferentes prácticas de manejo (13), aunque pocas referencias existen sobre su uso en la evaluación de su efecto sobre la estabilidad de los agregados del suelo (14, 15) y el secuestro del carbono en estos agregados (16).

La estructura del suelo es importante para los ciclos biogeoquímicos y procesos de descomposición, formación y secuestro del carbono orgánico del suelo (COS), (12); además, los agregados estables en agua juegan un papel indispensable en la resistencia contra la erosión e intensos aguaceros tropicales (3, 4).

La estructura del suelo puede verse como el espacio en donde se desarrolla la actividad de los microorganismos. Cambios en las propiedades físicas o químicas del suelo frecuentemente afectan esta actividad biológica (11), la cual puede modificar la agregación del suelo y su estructura para hacer más favorable el medio para su crecimiento (4). Por consiguiente, los organismos del suelo juegan un papel importante en la formación y estabilización de su estructura (17).

Durante la transformación microbiana de los residuos orgánicos dentro de los microagregados estables, las partículas de materia orgánica fragmentada (PMO) gradualmente comienzan a incrustarse con la arcilla y el mucílago microbiano, resultando en la formación de microagregados estables, los que presentan una descomposición más lenta que los macroagregados y están mejor protegidos contra la descomposición microbiana (18). Esta deposición y posible protección del material orgánico del suelo, dentro de los agregados estables, puede ser un mecanismo importante biológicamente regulado para la acu-

mulación y el mantenimiento de la materia orgánica (19).

Las propiedades biológicas del suelo son esenciales para su sustentabilidad y son indicadores importantes de la calidad (20). Así, la continua aplicación de residuos al suelo y presencia de una población microbiana activa, que produce estos agentes cementantes, son vitales para la creación y retención de una estructura adecuada.

PAPEL DE LOS HMA EN LA ESTRUCTURA DEL SUELO

Entre los microorganismos del suelo, los HMA son importantes en la formación y estabilización de los agregados del suelo (5, 21). Los hongos son frecuentemente el mayor componente de la biomasa microbiana en los suelos cultivables, el tamaño y la distribución de la población fúngica del suelo está relacionada con la cantidad y calidad de la materia orgánica aportada y los métodos de manejo del suelo empleados (19, 22).

Dentro de estos, los HMA son simbiontes asociados a la mayoría de las plantas terrestres (23, 24). Sus efectos sobre la agregación del suelo han recibido recientemente atención especial (25). Sin embargo, la implicación actual de este fenómeno no está todavía clara. Existen muchas consideraciones teóricas que dan particular importancia a los HMA sobre la agregación del suelo (5).

Primero, son muy abundantes y son organismos inocuos (26). Segundo, a diferencia de los hongos saprofitos del suelo, los HMA presentan acceso intraradical directo al carbono de la planta, por lo que no tienen que competir por el carbono de la materia orgánica. Tercero, la forma de crecimiento de las hifas favorece la formación o unión de los agregados del suelo, y la relativa persistencia de las hifas y sus productos (glomalina, etc.), hacen a los HMA importantes estabilizadores de los agregados a largo plazo (27).

Por otro lado, los HMA producen, en las hifas, una copiosa cantidad de una sustancia insoluble,

glomalina, que presenta propiedades semejantes a un agente cementante (28, 29, 30, 31). La glomalina es un componente abundante de la materia orgánica del suelo y ha sido estrechamente relacionada con la estabilidad de los agregados; actúa como un agente cementante uniendo las partículas del suelo entre sí (25, 32, 33).

Aunque se ha creído que los HMA generalmente son más efectivos en la estabilización de los agregados que otros microorganismos del suelo, muchos estudios han concluido que su contribución primaria a la agregación es a través del enrejado de hifas, uniendo las partículas del suelo. Las hifas se extienden a través del suelo, su adhesión a la superficie de las partículas resulta en un enrejado físico y la formación de agregados del suelo (19, 34).

Muchos describen el enrejado hifal como una contribución efímera a la estabilidad de los agregados (35, 36, 37, 38). Otros sugieren que la estabilización de los agregados depende principalmente de microorganismos, debido al efecto combinado del enrejado de las partículas del suelo por las hifas de los HMA y actinomicetos, y la exudación de biopolímeros cementantes, especialmente polisacáridos (2).

De acuerdo con esto, se ha postulado que el enrejado de hifas puede ser subestimado y la contribución fúngica, mediada por polisacáridos, puede jugar un papel primario en la estabilización de los macroagregados (19, 39). Probaron que al eliminarse la actividad fúngica en la superficie del suelo, hubo un cambio significativo en la distribución de los agregados estables, incluido un 40 % de reducción en los macroagregados (>2000 μm) y una redistribución de las partículas en tamaños más pequeños. Esto sugiere que la influencia del hongo sobre la agregación del suelo puede estar más directamente relacionada a la producción de carbohidratos del suelo, en lugar del enrejado de hifas. Además, otros han mostrado que los polisacáridos fúngicos, como la scleroglucanasa,

pueden incrementar la estabilización de los microagregados con la arcilla.

ROL DE LA GLOMALINA EN LA AGREGACIÓN DEL SUELO

Inicialmente, se pensó que el aglutinante que le proporcionaba estabilidad a los agregados era producido por bacterias que crecían en la materia orgánica, las cuales proporcionan polisacáridos cementantes como una protección ante la desecación. Posteriormente, aparece otro componente abundante de la materia orgánica, que es producido por los HMA, y se ha ligado a la estabilidad de los agregados del suelo, la glomalina (4, 22, 25, 32, 33, 40, 41). Esta también se usa para cuantificar la actividad de los HMA en los suelos (42) y tiene la potencialidad de servir como biomarcador específico para la rápida detección de los HMA (43).

La hipótesis original plantea que la glomalina es secretada, o de cierta forma liberada, por los HMA en el suelo, donde esta ayudaría en la agregación del suelo (44). Tres años después, los propios autores expusieron que la glomalina es una glicoproteína que se forma en las hifas del hongo, que aparentemente es segregada y se adhiere a las partículas del suelo (45). Ellos informaron que la glomalina está presente en los suelos en concentraciones tan grandes e incluso mayores que las concentraciones de ácidos húmicos. La glomalina es persistente y está generalmente asociada al humus insoluble o la fracción mineral, después de ser tratado el suelo con hidróxido de sodio (46).

No se conocen muchos detalles sobre las propiedades moleculares de la glomalina, pero se sabe que la proteína contiene hierro (47) y parece tener oligosacáridos con nitrógeno enlazado (48, 49), es insoluble y posiblemente hidrofóbica en su estado nativo (9, 44).

Por otra parte, se plantea que la glomalina es una sustancia proteica, insoluble en agua, que actúa como

pegamento en su estado nativo y es producida por las hifas de los hongos, la cual se libera en el suelo mediante el proceso de descomposición de las hifas fúngicas (28, 29, 30, 31 y 50). Es por ello que puede actuar como agente cementante uniendo las partículas finas formando microagregados (51, 52).

Empleando cultivos *in vitro* de *Glomus intraradices*, se mostró que la glomalina no es en efecto secretada o pasivamente liberada por el micelio en crecimiento en grandes cantidades (28), solo pequeñas porciones son secretadas, mientras que la mayor parte (>80 %) de la glomalina producida por el hongo es fuertemente retenida y firmemente incorporada a las paredes de las hifas y esporas, por lo que la vía principal de su deposición en el medio es a través del proceso de descomposición de la hifa (53).

También se ha determinado la localización celular de la glomalina en el micelio, usando microscopía inmunoelectrónica (54). Ellos observaron que existía mayor concentración de esta proteína en las paredes de las hifas que en el citoplasma. Sus datos sobre la localización de la glomalina en la pared de la hifa fúngica son fuertemente sugestivos de funciones no citoplasmáticas y apuntan a la posibilidad de mediar interacciones con los ambientes bióticos y abióticos del suelo, tales como la defensa, palatabilidad, colonización de la superficie por microbios, así como las interacciones con la superficie del suelo: enrejado de hifas, interacción con nutrientes, etc.

Experimentos llevados a cabo con el objetivo de probar la relación entre la producción de glomalina y el estado de agregación del suelo indicaron que, en condiciones de suelo menos favorables representando a un suelo no agregado, cantidades crecientes de glomalina son secretadas en el medio de crecimiento, a pesar de un crecimiento hifal mucho menor (4).

Otros resultados que confirman lo expresado anteriormente (42), en los cuales no se encontró una rela-

ción lineal significativa entre la longitud de la hifa y glomalina producida, mostraron que la producción de glomalina declinó con el incremento de la longitud de la hifa, lo que parece reafirmar que existe una relación estrecha entre la producción de glomalina por los HMA y el estado estructural del suelo.

Se han examinado agregados a la profundidad de 0-5 cm de tres sistemas de manejo (39): no laboreo (NL), labor de aradura (CT) y un sistema orgánicamente manejado e intensamente disturbado (ORG), y se han demostrado diferencias en la concentración y distribución de proteínas relacionadas con glomalina (PSRG) en diferentes fracciones del suelo, debido al manejo, sugiriendo que esta puede contribuir a la formación de microagregados. Basado en esta hipótesis, la glomalina constituye uno de los muchos mecanismos de interacción bioquímicos, físico-químicos y biológicos mediados por los HMA, que contribuyen a la agregación del suelo (25, 33, 52).

También se ha encontrado que el proceso de extracción por citrato de sodio no eliminaba todas las fuentes de proteínas diferentes a glomalina (55). Por consiguiente, el material extraído del suelo es una amalgama de proteínas y posiblemente otras moléculas orgánicas, por lo que sugieren el término "Proteínas del suelo reactivas al Bradford" para el total de proteínas cuantificadas por dicho método, pero se han designado como "Proteínas totales reactivas al Bradford" (56) y algunos reservan el término glomalina al producto genético, empleando "Proteínas del suelo relacionadas con glomalina" (PSRG) para todas las que sobreviven a la extracción, incluso se piensa que quedan otras proteínas que no están relacionadas estructuralmente con la glomalina (29, 53, 54, 57).

Estudios usando técnicas de microscopía de luz fluorescente indicaron la presencia de PSRG sobre la superficie de las raíces y los agregados del suelo (29, 44). Dos estudios recientes han mostrado que la

coextracción con ácidos húmicos (49, 58) soportan la hipótesis de que extractos de PSRG pueden representar asociaciones complejas de sustancias polifenólicas con unas proteínas de origen micorrízico asociadas. En otros estudios realizados, se probó que existen evidencias que soportan la hipótesis de que al menos alguna porción de las PSRG es de origen micorrízico arbuscular (59).

Sin embargo, los HMA también producen PSRG en suelos en los que la materia orgánica no es el principal agente cementante y donde las PSRG y la agregación del suelo no están correlacionadas (60). Esto sugiere que la promoción de la agregación del suelo no es la función primaria de la glomalina (52), es decir, mientras que se ha acumulado evidencia de correlación concerniente al papel de las PSRG en la agregación del suelo (4), la función de la glomalina en la biología y fisiología del hongo no está claramente comprendida, por lo que se estima que las modificaciones del hábitat con el objetivo de mejorar las condiciones del medio en el cual se desarrollan las hifas pueden ser un factor importante (27).

La glomalina está contenida dentro de las paredes de las hifas y esporas, donde pudiera cumplir una función fisiológica en el curso de la vida del organismo (28). Esto no implica que la glomalina del suelo no tenga también efectos beneficiosos para los HMA (4), pero estos efectos pudieran ser menos directos comparados con el rol que tiene la glomalina como componente de la pared del micelio en la vida de este (54).

Algunos expresan que las funciones de la glomalina no están aún definidas, quizás relacionadas con factores bióticos y abióticos del ambiente hifal. Este estudio ha mostrado que esta sustancia está fuertemente pegada dentro de las paredes de las hifas de los HMA, en lugar de ser primariamente liberada o secretada en el medio de crecimiento (54).

Otros demostraron que la relación entre PSRG y la estabilidad de los agregados del suelo es curvilínea

(48), lo que significa que más allá de cierta saturación en la concentración de PSRG en un suelo dado, las deposiciones adicionales de PSRG no resultarán en incrementos detectables en la estabilidad de los agregados (61).

Esta relación de las PSRG con la estabilidad de los agregados se aplica solo a los suelos jerárquicamente estructurados, en los cuales la materia orgánica es el principal agente cementante. En un suelo en el que los carbonatos son el principal agente cementante (Calcisoles), ninguna de las fracciones de PSRG fueron correlacionadas positivamente con la estabilidad de los agregados (62). Estos resultados contradictorios con respecto al desempeño de la glomalina en la agregación del suelo, han generado un debate acerca de la principal contribución de las PSRG en la formación de agregados del suelo.

Una hipótesis alternativa es que los HMA pueden ayudar a grupos de organismos del suelo, para obtener una estructura de suelo mejorada (23, 62). Esto hace improbable quizás que la promoción de la agregación del suelo sea la función primaria de la glomalina y esta molécula pudiera surgir secundariamente como un bioproducto de la función fisiológica primaria de los HMA (24); de hecho, otros factores, dentro de los que se incluyen los físicos, biológicos y bioquímicos, pudieran influir en la agregación del suelo (25).

Producir esta proteína y secretarla en el ambiente constituye un gran costo de carbono y nitrógeno para los HMA, y la importancia funcional de la producción de glomalina para el hongo está lejos de conocerse, por lo que la hipótesis de que estos hongos pudieran beneficiarse directamente de la producción de glomalina a través del mejoramiento del entorno físico donde se desarrollan, pudiera justificar este costo energético (4).

A pesar del progreso, la controversia permanece abierta y más esfuerzo se necesita para determinar por qué mecanismo las PSRG contribuyen a la estabilidad de los agre-

gados de suelo. En particular, existe la necesidad de extender el estudio del rol de las PSRG en la agregación de otras clases de tamaños de agregados entre 1 y 2 mm, los cuales han sido el foco de mayores discusiones. No obstante, la correlación típicamente fuerte entre estas dos variables puede ser explotada en el manejo de los agroecosistemas.

REFERENCIAS

- Morell, F.; Hernández, A.; Fernández, F. y Toledo, Y. Caracterización agrobiológica de los suelos Ferralíticos Rojos Lixiviados de la región de San José de las Lajas, en relación con el cambio en el manejo agrícola. *Cultivos Tropicales*, 2006, vol. 27, no. 4, p. 13-18.
- Durodoluwa, J.; Per Schjønning, O.; Sibbesen, E. y Deboz, K. Aggregation and organic matter fractions of three Nigerian soils as affected by soil disturbance and incorporation of plant material. *Soil & Tillage Research*, 1999, vol. 50, no. 9, p. 105-114.
- Hernández, A.; Ascanio, O.; Morales, M.; Bojórquez, I.; Norma, E. y García, J. El suelo: Fundamentos sobre su formación, los cambios globales y su manejo. Nayarit: Universidad Autónoma, 2006. 255 p. ISBN 968833072-8.
- Rillig, M. C. y Steinberg, P. D. Glomalin production by an arbuscular mycorrhizal fungus: a mechanism of habitat modification. *Soil Biology & Biochemistry*, 2002, vol. 34, p. 1371-1374.
- Rillig, M. C. Arbuscular mycorrhizae, glomalin, and soil aggregation. *Canadian Journal of Soil Science*, 2004, vol. 84, p. 355-363.
- Boix-Fayos, C.; Calvo-Cases, A.; Imeson, A. C. y Soriano-Soto, M. D. Influence of soil properties on the aggregation of some Mediterranean soils and the use of aggregate size and stability as land degradation indicators. *Catena*, 2001, vol. 44, p. 47-67.
- Lupwayi, N. Z.; Arshad, M. A.; Rice, W. A. y Clayton, G. W. Bacterial diversity in water-stable aggregates of soils conventional and zero tillage management. *Applied Soil Ecology*, 2001, vol. 16, p. 251-261.
- Cerdá, A. Aggregate stability against water forces under different climates on agriculture land and scrubland in southern Bolivia. *Soil & Tillage Research*, 2000, vol. 57, p. 159-166.
- Wright, S.; Nichols, K.; Jawson, L.; McKenna, L. y Almendras, A. Glomalin- manageable soil glue (on line). Soil Science Society of America Special Publication Book, 2001. Disponible: (<http://www.nps.usda.gov/publication/htm/07/8/02>).
- Hillel, D. Introduction to Environmental Soil Physics. Elsevier Science, Oxford, UK, 2004.
- Whalen, K. y Hendershot, W. H. No-tillage and manure applications increase aggregation and improve nutrient retention in a sandy-loam soil. *Geoderma*, 2006, vol. 134, p. 24-33.
- Zang, A.; Noellemeyer, E. y Tiessen, H. Carbon turnover and C¹³ natural abundance under land use change in the semiarid La Pampa, Argentina. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 2006, vol. 70, p. 1541-1546.
- Hevia, G. G.; Méndez, M. y Buschiazzi, D. E. Tillage affects soil aggregation parameters linked with wind erosion. *Geoderma*, 2007, vol. 140, p. 90-96.
- Eynard, A.; Schumacher, T. E.; Lindstrom, M. J. y Malo, D. D. Aggregate sizes and stability in cultivated South Dakota prairie Ustolls and Usterts. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 2004, vol. 68, p. 1360-1365.
- Martens, D. A. Management and crop residue influence soil aggregate stability. *J. Environ. Qual.*, 2000, vol. 29, p. 723-727.
- Holeplass, H.; Singh, B. R. y Lal, R. Carbon sequestration in soil aggregates under different crop rotations and nitrogen fertilization in an inceptisol in southeastern Norway. *Nutr. Cycl. Agroecosys*, 2004, vol. 70, p. 167-177.
- Davidson, D. A. y Grieve, I. C. Relationships between biodiversity and soil structure and function: Evidence from laboratory and field experiments. *Applied Soil Ecology*, 2006, vol. 33, p. 176-185.
- Pulleman, M. M.; Six, J.; Uyl, A.; Marinissen, J. C. Y. y Jongmans, A. G. Earthworms and management affect organic matter incorporation and microaggregate formation in agricultural soils. *Applied Soil Ecology*, 2005, vol. 29, p. 1-15.
- Beare, M. H.; Hu, S.; Coleman, D. C. y Hendrix, P. F. Influences of mycelial fungi on soil aggregation and organic matter storage in conventional and no-tillage soils. *Applied Soil Ecology*, 1997, vol. 5, p. 211-219.
- Green, V. S.; Cavigelli, M. A.; Dao, T. H. y Flanagan, D. C. Soil physical properties and aggregate-associated C, N and P distributions in organic and conventional cropping systems. *Soil Sci.*, 2005, vol. 170, p. 822-831.
- O'Dea, M. E. Fungal mitigation of soil erosion following burning in a semi-arid Arizona savanna. *Geoderma*, 2007, vol. 138, p. 79-85.
- Preger, A. C.; Rillig, M. C.; John, A. R.; Du Preez, C. y Amelung, I. W. C. Losses of glomalin-related soil protein under prolonged arable cropping: A chronosequence study in sandy soils of the South African Highveld. *Soil Biology & Biochemistry*, 2007, vol. 397, p. 445-453.
- Rillig, M. C.; Lutgen, E. R.; Ramsey, P. W.; Klironomos, J. N. y Gannon, J. E. Microbiota accompanying different arbuscular mycorrhizal fungal isolates influence soil aggregation. *Pedobiologia*, 2005, vol. 49, p. 251-259.
- Rillig, M. C. y Purin, S. The arbuscular mycorrhizal fungal protein glomalin: Limitations, progress and a new hypothesis for its function. *Pedobiologia*, 2007, vol. 51, p. 123-130.
- Rillig, M. C. y Mummey, D. L. Mycorrhizas and soil structure. *New Phytol.*, 2006, vol. 171, p. 41-53.
- Miller, R. M.; Reinhart, D. R. y Jastrow, J. D. External hyphal production of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in pasture and tall grass prairie communities. *Oecologia*, 1995, vol. 103, p. 17-23.
- Miller, R. M. y Jastrow, J. D. Mycorrhizal fungi influence soil structure. En: Kapulnik, Y., Douds, D. D. (Eds.), *Arbuscular Mycorrhizae: Molecular Biology and Physiology*. The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2000, p. 3-18.
- Driver, J. D.; Holben, W. E. y Rillig, M. C. Characterization of glomalin as a hyphal wall component of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biology & Biochemistry*, 2005, vol. 37, p. 101-106.

29. Wright, S. F. A fluorescent antibody assay for hyphae and glomalin from arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Soil*, 2000, vol. 226, p. 171-177.
30. Wright, S. F.; Green, V. S. y Cavigelli, M. A. Glomalin in aggregate size classes from three different farming systems. *Soil & Tillage Research*, 2007, vol. 94, p. 546-549.
31. Rosier, C. L.; Piotrowski, J. S.; Hoyer, A. T. y Rillig, M. C. Intraradical protein and glomalin as a tool for quantifying arbuscular mycorrhizal root colonization. *Pedobiologia*, 2008, vol. 52, no. 8, p. 41-50.
32. Nichols, K. A. y Wright, S. F. Comparison of glomalin and humic acid in eight native US soils. *Soil Sci.*, 2005, vol. 170, p. 985-997.
33. Purin, S.; Matthias, C. y Rillig, M. C. The arbuscular mycorrhizal fungal protein glomalin: Limitations, progress, and a new hypothesis for its function. *Pedobiologia*, 2007, vol. 51, p. 123-130.
34. Whalen, K. y Hendershot, W. H. No-tillage and manure applications increase aggregation and improve nutrient retention in a sandy-loam soil. *Geoderma*, 2006, vol. 134, p. 24-33.
35. Balesdent, J.; Chenu, C. y Balabane, M. Relationship of soil organic matter dynamics to physical protection and tillage. *Soil Till. Res.*, 2000, vol. 53, p. 213-230.
36. Paustian, K.; Six, J.; Elliott, E. T. y Hunt, H. W. Management options for reducing CO₂ emissions from agricultural soils. *Biogeochemistry*, 2000 vol. 48, p. 147-163.
37. Six, J.; Elliott, E. T. y Paustian, K. Soil macroaggregate turn-over and microaggregate formation: A mechanism for C sequestration under no-tillage agriculture. *Soil Biol. Biochem.*, 2000, vol. 32, p. 2099-2013.
38. Bedini, S.; Pellegrino, E.; Avio, L.; Pellegrini, S.; Bazzoffi, P.; Argese, E. y Giovanetti, M. Changes in soil aggregation and glomalin-related soil protein content as affected by the AMF species *Glomus mosseae* and *Glomus intraradices*. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, vol. 41, p. 1491-1496.
39. Degens B. P.; Spading G. P. y Abbott L. K. Increasing the length of hyphae in a sandy soil increases the amount of water-stable aggregates. *Applied Soil Ecology*, 1996, vol. 3, p. 149-159.
40. Rillig, M. C.; Maestre, F. T. y Lamit, L. J. Microsite differences in fungal hyphal length, glomalin, and soil aggregate stability in semiarid Mediterranean steppes. *Soil Biol. Biochem.*, 2003, vol. 35, p. 1257-1260.
41. Janos, D. P.; Gáramszegi, S. y Beltrán, B. Glomalin extraction and measurement. *Soil Biology & Biochemistry*, 2008, vol. 40, p. 728-739.
42. Lovelock, C.; Wright, S. y Nichol, K. Using glomalin as an indicator for arbuscular mycorrhizal hyphal growth: an example from a tropical rain forest soil. *Soil Biology & Biochemistry*, 2004, vol. 36, p. 1009-1012.
43. Rosier, C. L.; Hoyer, A. T. y Rillig, M. C. Glomalin-related soil protein: assessment of current detection and quantification tools (online). *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, vol. 38, p. 2205-2211.
44. Wright, S. F. y Upadhyaya, A. Extraction of an abundant and unusual protein from soil and comparison with hyphal protein of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Science*, 1996, vol. 161, p. 575-586.
45. Chumming Bai; Xueli He; Hoglang Tang; Boagin Shan y Lili Zhao. Spatial distribution of AMF, glomalin and soil enzymes under the canopy of *Astragalus adsurgens* Pall in the Mu US Sandland, China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, vol. 41, p. 942-947.
46. Coraracu, F.; Barea, J. M.; Figueroa, D. y Roldán, A. Assessing the effectiveness of mycorrhizal inoculation and soil compost addition for enhancing reforestation with *Olea europaea* subsp. *Sylvestris* through changes in soil biological and physical parameter. *Applied Soil Ecology*, 2002, vol. 20, p. 107-118.
47. Rillig, M. C.; Wright, S. F.; Nichols, K. A.; Schmidt, W. F. y Torn, M. S. Large contribution of arbuscular mycorrhizal fungi to soil carbon pools in tropical forest soils. *Plant and Soil*, 2001, vol. 233, p. 167-177.
48. Wright, S. F.; Upadhyaya, A. y Buyer, J. S. Comparison of N-linked oligosaccharides of glomalin from arbuscular mycorrhizal fungi and soils by capillary electrophoresis. *Soil Biology and Biochemistry*, 1998, vol. 30, p. 1853-1857.
49. Schindler, F. V.; Mercer, E. J. y Rice, J. A. Chemical characteristics of glomalin-related soil protein (GRSP) extracted from soils of varying organic matter content. *Soil Biology & Biochemistry*, 2007, vol. 39, p. 320-329.
50. Rillig, M. y Steinberg, P. Differential decomposition of arbuscular mycorrhizal fungal hyphae and glomalin. *Soil Biology and Biochemistry*, 2003, vol. 35, no. 1, p. 191-194.
51. Rosier, C. L.; Piotrowski, J. S.; Hoyer, A. I. y Rillig, M. Intraradical protein and glomalin as a tool for quantifying AM root colonization. *Pedobiología*, 2008, vol. 29, p. 156-166.
52. Staddon, P. L.; Ramsey, C. B.; Ostle, N.; Ineson, P. y Fitter, A. H. Rapid turnover of hyphae of mycorrhizal fungi determined by AMS microanalysis of C¹⁴. *Science*, 2003, vol. 300, p. 1138-1140.
53. Purin, S. y Rillig, M. C. Immunocytolocalization of glomalin in the mycelium of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. *Soil Biology & Biochemistry*, 2008, vol. 40, p. 1000-1003.
54. Rosier, C. L.; Hoyer, A. T. y Rillig, M. C. Glomalin-related soil protein: assessment of current detection and quantification tools (on line). *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, vol. 38, p. 2205-2211.
55. Wright, S. F.; Nichols, K. A. y Schmidt, W. F. Comparison of efficacy of three extractants to solubilize glomalin on hyphae and in soil. *Chemosphere*, 2006, vol. 64, p. 1219-1224.
56. Rillig, M. C. Arbuscular mycorrhizae, glomalin and soil quality. *Can. J. Soil Sci.*, 2004, vol. 84, p. 355-363.
57. Whiffen, L. K.; Midgley, D. J. y McGee, P. A. Polyphenolic compounds interfere with quantification of protein in soil extracts using the Bradford method. *Soil Biol. Biochem.*, 2006, vol. 39, p. 691-694.
58. Rillig, M. C. Arbuscular mycorrhizae and terrestrial ecosystem processes. *Ecol. Lett.*, 2004, vol. 7, p. 740-754.

59. Rillig, M. C.; Ramsey, P. W.; Morris, S. y Paul, E. A. Glomalin, an arbuscular-mycorrhizal fungal soil protein, responds to land-use change. *Plant Soil*, 2003, vol. 253, p. 293-299.
60. Kemper, W. D. y Rosenau, R. C. Aggregate stability and size distribution. En: A. Klute, ed. *Methods of soil analysis (Part I)*. Madison: ASA, 1986. 452 p.
61. Rillig, M. y Steinberg, P. Differential decomposition of arbuscular mycorrhizal fungal hyphae and glomalin. *Soil Biology and Biochemistry*, 2003, vol 35, no. 1, p. 191-194.
62. Niklaus, P. A.; Alphei, J.; Ebersberger, D.; Kampichler, C.; Kandeler, E. y Tschirko, D. Six years of *in situ* CO₂ enrichment evoke changes in soil structure and soil biota of nutrient-poor grassland. *Global Change Biol.*, 2003, vol. 9, p. 585-600.

Recibido: 24 de diciembre de 2008

Aceptado: 4 de agosto de 2009

CONTIENE:

Revista "Cultivos Tropicales" (1979-2009). Índice completo de autores y materias. Tablas de contenido. Listado Cronológico (1979-2009)

Glosario de Términos Agrícolas (Inglés-Español; Español-Inglés) con más de 20 000 términos

Folletos publicados sobre resultados de investigaciones
Otras informaciones de nuestro Instituto

INCA EDICIONES

Versión Electrónica

Si desea adquirir este CD, puede contactarnos a través de:
revista@inca.edu.cu
El precio de venta es 25.00 CUC