



Universidad de Valladolid

ESCUELA TÉCNICA SUPERIOR DE INGENIERÍAS
AGRÁRIAS

Titulación:

Grado en Enología

La microbiota del suelo: micorrizas arbusculares y sus efectos en el viñedo

Alumna: Miriam Bastida Rodríguez

Tutora: María Elena Hidalgo Rodríguez

Palencia, Julio de 2022

ÍNDICE

1. RESUMEN.....	1
2. INTRODUCCIÓN.....	2
2.1. ANTECEDENTES.....	2
2.2. JUSTIFICACIÓN	3
3. OBJETIVOS.....	4
4. METODOLOGÍA.....	4
4.1. BÚSQUEDA Y CLASIFICACIÓN DE LA BIBLIOGRAFÍA	4
4.2. ELABORACIÓN DEL TRABAJO	4
5. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA.....	5
5.1. LOS HONGOS MICORRÍCICOS ARBUSCULARES	5
5.1.1.- <i>Definición y características</i>	5
5.1.2.- <i>Clasificación de los HMA</i>	6
5.1.3.- <i>Simbiosis entre el hongo y la vid</i>	8
5.2. EFECTOS DE LA SIMBIOSIS PLANTA-HONGO	9
5.2.1. <i>En la absorción de nutrientes</i>	9
5.2.2. <i>En la tolerancia a factores abióticos</i>	13
5.2.3. <i>Resistencia a estreses bióticos</i>	16
6. CONCLUSIONES.....	19
7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	20

1. Resumen.

En los últimos años, la concienciación sobre las amenazas que ponen en peligro el medio ambiente está creciendo y muchas bodegas optan por realizar vinos más respetuosos con él. Por ello, el mantenimiento de los viñedos tiene que ser riguroso, evitando el uso tradicional de productos químicos de síntesis para su mantenimiento, sino a través de otras opciones más respetuosas con el medio ambiente y que evite el posible efecto pernicioso sobre el viñedo y sobre el vino. En este contexto, este trabajo va dirigido a analizar diferentes alternativas existentes para llevar a cabo un control biológico en el viñedo a través de micorrizas arbusculares, una simbiosis entre la planta y el hongo, un control que sea beneficioso tanto para el viñedo como para el medio ambiente. Estas micorrizas arbusculares nos van a permitir obtener del suelo una mayor cantidad de nutrientes, luchar contra plagas y enfermedades e incluso tolerar mejor las distintas formas de estrés abiótico como la sequía o la clorosis férrica.

Palabras clave:

Viñedo; vid; micorrizas; hongos micorrícicos arbusculares; control de enfermedades; captación de nutrientes

Abstract

In recent years, awareness of the environment is growing and many wineries choose to make organic wines. For this reason, the maintenance of the vineyards must be rigorous, avoiding the traditional use of synthetic chemical products and using other options more respectful towards the environment and that avoid the possible pernicious effect on the vineyard and on the wine. In this context, this work is aimed at analysing different existing alternatives to carry out biological control in the vineyard through arbuscular mycorrhizae, a symbiosis between plants and fungi that is beneficial both for the vineyard and for the environment. These arbuscular mycorrhizae will allow us to obtain a greater amount of nutrients from the soil, fighting against pests and diseases and even better tolerate the different forms of abiotic stress such as drought or iron chlorosis.

Keywords:

Vineyard; vine; mycorrhizae; arbuscular mycorrhizal fungi; disease control; nutrient uptake

2. Introducción

2.1. Antecedentes

En la agricultura, entendemos como "suelo", según la definición ofrecida por la Real Academia Española, "el conjunto de materias orgánicas e inorgánicas de la superficie terrestre, capaz de sostener vida vegetal" (RAE). Pero en enología, más que al suelo nos referimos a otro concepto clave que es el de "*terroir*" (o terruño). Siguiendo lo dispuesto en la Resolución OIV/VITI 333/2010, podemos definir el "*terroir*" como "un espacio sobre el cual se desarrolla un saber colectivo de las interacciones entre un medio físico y biológico identificable y las prácticas vitivinícolas aplicadas, que confieren unas características distintivas a los productos originarios de este espacio". De este modo, el "*terroir*" incluye características específicas del suelo, de la topografía, del clima, del paisaje y de la biodiversidad (RESOLUCIÓN OIV/VITI 333/2010).

Dentro de este campo, se ha estudiado en los últimos años, fruto de la preocupación por el medioambiente y el desarrollo de técnicas de cultivo sostenibles, cómo el uso de ciertos productos químicos, como fertilizantes, pesticidas y herbicidas, afectan al terruño y, en concreto, al componente biológico del mismo, la microbiota.

Hemos de tener en cuenta que la viticultura ocupa un lugar importante en la agricultura de nuestro país, y del mundo en general. En concreto, en España el cultivo de la vid ocupa un total de 961.000 ha de la superficie total cultivada y, en el mundo, un total de 7,3 millones de hectáreas (últimos datos publicados en el año 2020 por la OIV).

Por tanto, la preocupación por el cuidado de los terrenos destinados a la viticultura no puede considerarse un tema baladí. De hecho, se recomienda utilizar métodos de cuidado naturales, como métodos alternativos a los químicos, ya que pueden proporcionar una eficacia incluso mayor.

Estos métodos alternativos se basan en los avances habidos en los últimos años sobre la biodiversidad y la actividad microbiana que existe en el suelo que hasta ahora habían pasado desapercibidas, ya que solo se ponen de manifiesto con estudios de metagenómica y secuenciación nucleotídica masiva.

Entre los organismos del suelo más importantes se encuentran los hongos (capaces de coexistir con el 90% de las raíces de todo tipo de plantas (Aslanpour et al., 2019)) y, en concreto, los hongos simbióticos que forman micorrizas arbusculares (también denominados hongos micorrícicos arbusculares) (Balestrini et al., 2010). Podemos decir que los hongos micorrícicos arbusculares son biotrofos obligados que viven dentro de las células corticales activas de la mayoría de las plantas terrestres (Vukicevich et al., 2019).

La asociación que se produce entre estos hongos y la vid es simbiótica, adhiriéndose los hongos a las raíces de la planta. De esta forma, las raíces se tornan más gruesas y largas, pudiendo éstas explorar más extensión del suelo (Holland et al., 2014). Como en toda asociación simbiótica entre organismos, ambos se benefician de la relación: el hongo micorrícico obtiene carbono y otras sustancias orgánicas esenciales que le proporciona la planta (Ozdemir et al., 2010) y la planta mejora la absorción de nutrientes (principalmente fósforo y nitrógeno) y consigue un uso más eficiente del agua que se encuentra en el suelo (Holland et al., 2019). Asimismo, la planta micorrizada es capaz de tolerar mejor las condiciones de estrés abiótico (como sequía, salinidad o metales pesados) y de estrés biótico, ya que estará mejor protegida de los patógenos que se transmiten a través del suelo (Van Geel et al., 2017).

Según datos del estudio realizado por Brunetto et al. (2019), esta asociación simbiótica de plantas con hongos micorrícicos arbusculares se observa en casi el 80% de las especies de plantas, siendo el orden más representado de estos hongos en el cultivo de la vid Glomerales.

2.2. Justificación

La enología, como cualquier otra ciencia, ha de adaptarse a los cambios sociales e históricos que se producen en las sociedades contemporáneas. Entre ellos, destaca en las últimas décadas la preocupación por el estado del medio ambiente y la necesidad de conseguir un desarrollo agrícola más sostenible.

En este sentido, merece la pena señalar que históricamente el uso de fertilizantes, herbicidas y pesticidas ha sido la tónica general. Actualmente, se sabe que el uso indiscriminado de estos productos, puede generar daños irreversibles en el medio ambiente y, en especial, en los ecosistemas del suelo, que pueden verse gravemente afectados.

De esta preocupación por el medio ambiente se ha hecho eco la normativa europea. En concreto, el Reglamento (UE) 2019/1009 del Parlamento Europeo y del Consejo Europeo, de 5 de junio de 2019, por el que se establecen disposiciones relativas a la puesta a disposición en el mercado de los productos fertilizantes UE y se modifican los Reglamentos (CE) nº 1069/2009 y (CE) nº 1107/2009 y se deroga el Reglamento (CE) nº 2003/2003.

Entre los objetivos del citado reglamento, se encuentra el de establecer “condiciones armonizadas para la puesta a disposición en el mercado de los fertilizantes producidos a partir de tales materiales reciclados u orgánicos”, con el fin de promover su uso, con lo cual “se contribuiría más a desarrollar la economía circular y se permitiría un uso más eficiente de los nutrientes en general” (Considerando 1 del Reglamento).

Por su parte, el Considerando 2 del Reglamento, señala que existen determinados productos “que se usan en combinación con los abonos para mejorar la eficiencia nutricional, con el efecto beneficioso de reducir la cantidad de abonos utilizada y, por consiguiente, su impacto medioambiental”. Se establece, de este modo, como otro de los objetivos del Reglamento, facilitar la libre circulación en el mercado interior de la Unión de estos productos.

En relación con los pesticidas, herbicidas y demás productos fitosanitarios, la Directiva 2009/128/EC pretende la consecución del uso sostenible de estos productos, con el fin de reducir sus riesgos y efectos para la salud humana y el medioambiente. (<https://www.mapa.gob.es/es/agricultura/temas/sanidad-vegetal/productos-fitosanitarios/uso-sostenible-de-productos-fitosanitarios/>)

Esta Directiva ha sido transpuesta a nuestro ordenamiento jurídico a través del Real Decreto 1702/2011, de 18 de noviembre, de inspecciones periódicas de los equipos de aplicación de productos fitosanitarios, y el Real Decreto 1311/2012, de 14 de septiembre, por el que se establece el marco de actuación para conseguir un uso sostenible de los productos fitosanitarios.

Por ello, y como consecuencia de este cambio de paradigma, en las últimas décadas son necesarios estudios encaminados a analizar y desarrollar métodos alternativos para el cuidado de los cultivos, más respetuosos con el medio ambiente y que promuevan un desarrollo sostenible. Entre estos medios alternativos, se encuentran las micorrizas arbusculares, objeto de estudio de este Trabajo.

3. Objetivos

El principal objetivo de la presente revisión bibliográfica es el estudio de los hongos micorrícicos arbusculares y, en concreto, los efectos de la simbiosis que se producen entre estos y la vid en los siguientes ámbitos:

- La nutrición de la planta.
- La tolerancia de la vid a factores abióticos.
- La resistencia de ésta a agentes bióticos.

4. Metodología

4.1. Búsqueda y clasificación de la bibliografía

La presente revisión bibliográfica se ha elaborado utilizando diferentes bases de datos para así conseguir la información necesaria. Entre las bases de datos utilizadas se pueden destacar algunas de mayor interés como Science Direct, Web of Science (WOS), Dialnet, Scientific Electronic Library Online (SciELO) y Google Académico. Estas bases de datos han permitido la búsqueda de los artículos empleados. A mayores se ha tenido en cuenta la página del Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación para citar la normativa vigente.

La metodología para encontrar la información ha consistido en la búsqueda de palabras clave (keywords) como viñedo, micorrizas, hongos micorrícicos arbusculares, captación de nutrientes y control de enfermedades, tanto en inglés como en castellano. Posteriormente, se ha ajustado la fecha entre el año 2010 y la actualidad con el fin de encontrar estudios e investigaciones más recientes. También, a raíz de los artículos seleccionados, se ha podido obtener más bibliografía de las referencias citadas y que tenían algún interés en la redacción de este trabajo.

Por otra parte, se ha realizado una clasificación de la bibliografía según los temas a tratar:

- 1) Marco general: qué son los hongos micorrícicos arbusculares, sus características y sus aplicaciones.
- 2) Artículos que se centran en la relación del HMA con la absorción de los nutrientes.
- 3) Artículos relacionados con los efectos de los HMA frente a factores abióticos, centrándonos en la sequía, la salinidad y la toxicidad de metales pesados; y
- 4) Artículos relacionados con los efectos de los HMA frente a factores bióticos, centrándonos en los patógenos que pueden causar enfermedades en el viñedo.

4.2. Elaboración del trabajo

Una vez ordenada la información necesaria, la redacción de la revisión bibliográfica se ha llevado a cabo con el apoyo de documentos que indican las normas que se deben utilizar para hacer un elaboración correcta del trabajo: “Normas de Estilo y Formato de TFG Enología” y “Normas de Revisión bibliográfica para Enología” (Aprobado en la Junta del Centro en Junio de 2018).

Por otro lado, han sido aportados por la tutora de este TFG varios archivos que han servido de ayuda para empezar a elaborar el documento de forma ordenada y correcta. Entre ellos están:

- ☞ “Para empezar a entendernos” de Fernández et al. (2008) donde se expone qué técnicas se han de seguir para que el documento quede bien redactado, controlar la ortografía y editar formalmente, cómo se debe buscar la bibliografía y las normas para referenciarla.
- ☞ “Elaboración de trabajos académicos y técnicos: taller/seminario de comunicación” elaborado por la propia tutora M^a Elena Hidalgo Rodríguez con el fin de seguir un orden estructurado para la elaboración.

5. Revisión Bibliográfica

5.1. Los hongos micorrícicos arbusculares

5.1.1.- Definición y características

Los hongos micorrícicos arbusculares (en adelante, HMA) son microorganismos del suelo que viven dentro de las células corticales de las raíces de la mayoría de las plantas formando filamentos llamados hifas.

Etimológicamente, el término "micorriza" proviene del griego, y se compone de las palabras "Myco" (hongo) y "Rhiza" (raíces), refiriéndose de este modo a la simbiosis entre el hongo y las raíces de las plantas.

Estos hongos son biótrophos obligados, es decir, necesitan de la asociación con las plantas para completar su ciclo vital. En concreto, la disponibilidad de carbohidratos, principalmente sacarosa, existente en las plantas es fundamental para el crecimiento y la reproducción de los HMA.

Además, son organismos simbiotes y, por tanto, se unen a las plantas formando una asociación simbiótica, de la que ambos salen beneficiados. Así, como se ha señalado, los hongos micorrícicos se benefician de los carbohidratos que reciben de las plantas, derivados de la fotosíntesis, para sobrevivir. Por su parte, las plantas reciben nutrientes de los hongos (principalmente fósforo); asimismo, esta unión les permite una mejor absorción del agua y de los nutrientes existentes en el suelo y de esta manera estar mejor preparados para resistir a factores de estrés abióticos y bióticos.

Los HMA se unen a las plantas formando arbusculos y vesículas. Los arbusculos son hifas que se dividen dicotómicamente, son invaginados por la membrana plasmática de las células corticales, y participan así en el intercambio de nutrientes, mientras que las vesículas son estructuras de almacenamiento, principalmente de lípidos, que se forman en la parte terminal de las hifas (Barrer, 2009).

En el ámbito concreto que nos ocupa, el de la vid, las raíces absorbentes que son colonizadas por los HMA son efímeras, pues su ciclo de vida no suele durar más de dos semanas y, se producen durante la época de crecimiento de la planta, pudiéndose producir cambios en la simbiosis a medida que estas raíces colonizadas envejecen y se vuelven menos funcionales, ya que el potencial de colonización es menos potente y por tanto, la capacidad de absorción disminuye (Vukicevich et al., 2019).

5.1.2.- Clasificación de los HMA

Los hongos micorrícicos arbusculares pertenecen al filo Glomeromycota, dentro del cual podemos distinguir cuatro órdenes distintos:

- a) Glomerales
- b) Diversisporales
- c) Paraglomerales
- d) Archaeosporales

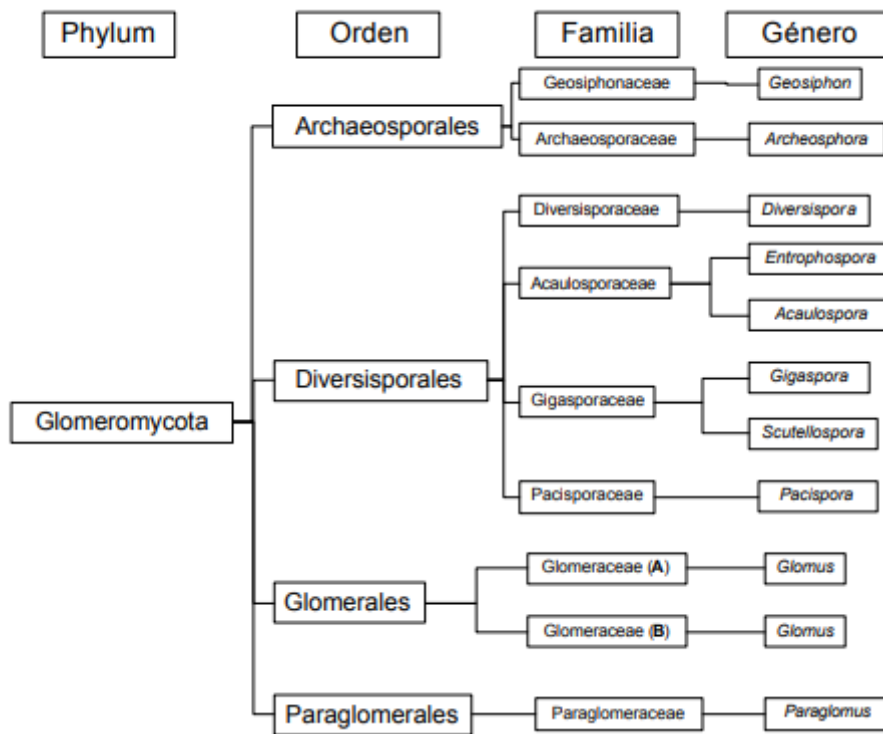


Figura 1. Diagrama sinóptico de la clasificación de HMA (Montaño Arias et al., 2007)

En función del orden al que pertenezcan, los HMA presentan diferencias en las estrategias de colonización radicular de los hongos. Así, los hongos del orden Glomerales colonizan principalmente a través de un fragmento de hifas, mientras que los del orden Diversisporales inician la colonización normalmente a través de esporas (Hart y Reader, 2002a). Esto implica que los hongos del orden Diversisporales colonizan de forma más lenta que los del orden Glomerales (Hart y Reader, 2002b).

También se pueden observar diferencias entre hongos dependiendo del manejo del suelo que se aplique, del tipo del suelo donde están plantados los viñedos y, en menor medida, de la planta en la que se hospeden. Si bien la mayoría de las vides crecen en suelos arcillosos o pedregosos, serán los HMA del orden Glomerales los que predominen, mientras que en suelos arenosos encontraremos HMA del orden Diversisporales (Balestrini et al., 2010).

La forma que tienen los hongos de expandirse por el suelo a través del micelio y unirse a la raíz de la vid va a depender de la especie del hongo que esté colonizando el suelo, esto implica que, dependiendo de la especie, la planta obtenga diferentes beneficios.

Cuando se utiliza un inóculo micorrícico, el efecto positivo de los hongos micorrícicos en el crecimiento de las plantas depende en gran medida de su composición, y una combinación

de hongos micorrícicos es más eficaz que un inóculo mono-específico (Gustafson y Casper, 2005; Jansa et al., 2008; Sharma et al., 2009; Gogoi y Singh, 2011). Por ejemplo, en *Vitis vinifera*, el uso de un inóculo mixto fue más eficiente que un inóculo mono-específico con respecto a los aumentos en el número de hojas o en la superficie de las hojas (Krishna et al., 2005). La inoculación con HMA incluso aumentó los componentes fenólicos totales en las hojas hasta en un 800% (Krishna et al., 2005).

En varios estudios realizados se pueden observar que los HMA detectados varían según la variedad, el tipo de suelo y la zona, pero también según la metodología que se utilice, el manejo del suelo... Ejemplos de los estudios:

- ❖ Schreiner y Mihara (2009) detectaron principalmente secuencias de filotipos (Grupos taxonómicos definidos por el grado de similitud entre secuencias de ADN y no por características fenotípicas (<https://www.elprobiotico.com/glosario/>)) asignados a la familia Glomeraceae en un conjunto de diez viñedos en Oregón (EE. UU.). Entre ellas se encontraba sólo una especie conocida, *Rhizophagus irregularis*, así como muy pocas secuencias de Claroideoglomeraceae y Gigasporaceae. La familia Acaulosporaceae no se encontró en las raíces, aunque algunas especies de la familia estaban presentes como esporas y su capacidad para colonizar las raíces de la vid se demostró en un experimento independiente utilizando suelo esterilizado. La mayoría de las raíces de la vid en los viñedos estaban dominadas por los mismos tres o cuatro filotipos, con diferencias sutiles entre los diferentes tipos de suelo y edades de los viñedos. Además, se detectaron especies de las familias Paraglomeraceae y Archaeosporaceae utilizando cebadores dirigidos específicamente a estas familias. *Scutellospora calospora* fue la especie encontrada con más frecuencia en forma de esporas, pero rara vez se encontró en las raíces. *Funnelformis mosseae*, aunque abundante como espora, no se detectó en absoluto dentro de las raíces.
- ❖ Balestrini et al. (2010) realizaron un estudio en dos viñedos en Piamonte (Italia). La familia Glomeraceae dominó las comunidades de HMA detectadas en raíces utilizando marcadores de ADN, mientras que la Acaulosporaceae estuvo completamente ausente. Las comunidades de HMA en los dos sitios diferentes diferían fuertemente, lo que se atribuyó a los diferentes suelos.
- ❖ Usando una tecnología de pirosecuenciación (Tecnología de determinación de secuencia de DNA a gran escala, aplicable a genomas completos, mediante luminiscencia (<https://diccionario.raing.es/es/lema/pirosecuenciacion>)), Holland et al. (2014) abordaron la cuestión de si las comunidades de HMA en las raíces de la vid eran diferentes de las detectadas en la vegetación entre hileras acompañantes en los viñedos de la Columbia Británica (Canadá). Aunque ambos hábitats eran similares en diversidad de especies a nivel regional y composición cualitativa de las comunidades de HMA, se encontraron diferencias significativas en términos de abundancia de secuencias después de descartar los posibles efectos de la química del suelo. Los autores interpretaron estos hallazgos como un efecto de la identidad del hospedante y concluyeron que la presencia de vegetación entre hileras de las calles en el viñedo tuvo un efecto en la comunidad de HMA del viñedo en general. Sin embargo, debemos tener en cuenta que todas las plantas entre hileras eran herbáceas y, por lo tanto, diferían mucho en la morfología de las raíces y el contenido de lignina de las raíces leñosas de la vid. Los taxones identificados en este estudio pertenecían a los géneros *Rhizophagus*, *Funnelformis* y *Claroideoglomus*, junto con muchas especies de la familia Glomeraceae no identificadas.

5.1.3.- Simbiosis entre el hongo y la vid

La simbiosis que se produce entre el hongo micorrícico y la planta comienza con la colonización por parte del hongo de la raíz de la planta. Esta colonización se produce en una secuenciación de varias etapas.

El ciclo de vida de los hongos micorrícicos empieza cuando se produce una primera infección a través de esporas producidas asexualmente, que se desarrollan en la punta del micelio o en el interior de la raíz según la especie. Cuando maduran, las esporas se separan del hongo y se dispersan. Si las esporas se producen en el suelo, pueden propagarse por el viento, el agua u otros organismos del suelo y, en ausencia de plantas, pueden persistir durante varios años (Smith y Read, 1997). Debido a que las esporas tienen altas cantidades de núcleos y de lípidos, la germinación se ve favorecida al responder las esporas a la presencia de raíces.

Una vez que las esporas germinan, el crecimiento fúngico se inicia hacia los pelos radiculares de la planta huésped y, al entrar en contacto con ellos, se forma un apresorio (Estructura adhesiva, achatada, a partir de la cual se origina una hifa afilada que rompe la cutícula de una célula epidérmica del huésped por punción permitiendo la penetración del micelio para establecer la infección de un hongo parásito de plantas superiores. (<https://glosarios.servidor-alicante.com/biologia-vegetal/apresorio#:~:text=Estructura%20adhesiva%2C%20achatada%2C%20a%20partir,ho%20par%C3%A1sito%20de%20plantas%20superiores>)) que actúa como unión con la superficie de la raíz (Carreón-Abud et al., 2013). A partir de este apresorio, se desarrolla el micelio entre las células corticales y la cutícula de la raíz, el micelio produce arbusculos por fisión y la planta, al mismo tiempo, responde por penetración de la membrana plasmática (Friberg, 2001). A través de la superficie del arbusculo se libera carbono, lo que favorece el crecimiento de hongos y la formación de una red extensa filamentosa de hifas en el suelo. Los nutrientes captados y el agua son transportados y liberados en el interior de la planta a través de las hifas del exterior. Cuando consiguen colonizar gran parte del suelo y ciertas cantidades de reservas de carbono, los hongos micorrícicos comienzan a reproducirse nuevamente.

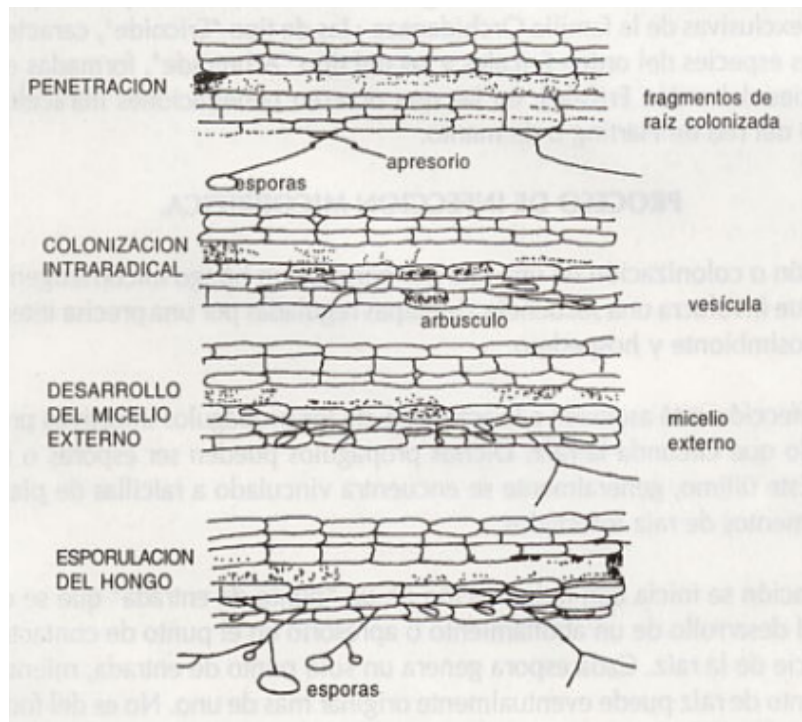


Figura 2. Proceso de micorrización (Guerrero, 1996)

Este proceso de reproducción puede transferirse a otros sistemas radiculares cercanos de la misma o distinta especie vegetal. Se ha demostrado que los HMA pueden desplazarse por el suelo a razón de 0,6-3,2 m/año (Guerrero, 1996), lo que indica la posibilidad de propagación de enfermedades fúngicas.

Otro punto importante a tratar en la simbiosis hongo-planta es lo que ocurre según la raíz va envejeciendo. Las raíces más delgadas pierden la facultad de absorción con la edad y a su vez también disminuye la actividad metabólica. Por tanto, las raíces senescentes pueden presentar una menor funcionalidad de la simbiosis entre la planta y el hongo. La respuesta de los HMA a una raíz envejecida puede depender no solo del flujo de carbono de la planta al hongo, sino también de la funcionalidad de la raíz envejecida (Vukicevich et al., 2019).

5.2. Efectos de la simbiosis planta-hongo

Como se ha señalado, son múltiples los beneficios que aporta la asociación simbiótica entre el hongo y la planta para esta última, reduciendo así la necesidad de utilizar productos fitosanitarios para mejorar las condiciones de la planta.

A continuación, se hará referencia a los efectos beneficiosos que más estudios han producido.

5.2.1. En la absorción de nutrientes

La nutrición en la vid, así como en otros cultivos, la absorción de nutrientes es esencial, pues no solo influye en el funcionamiento de la vid, sino también en la calidad de la uva y, por tanto, del vino elaborado con ella.

La mejora en la absorción de nutrientes resultante de la asociación entre planta y hongo, se produce gracias al mayor crecimiento que se da en las hifas de los hongos en comparación con el crecimiento de la raíz de las plantas. Las hifas de los hongos permiten ampliar el volumen de suelo explorado al unirse a las raíces de las plantas. Además, el poder de penetración de las hifas en los poros del suelo es mayor que el de los pelos radiculares, pudiendo penetrar en áreas del suelo impenetrables por las raíces. De igual modo, la presencia de hifas permite aumentar el nivel de contacto con los nutrientes (Trouvelot et al., 2015).

Así, mediante el sistema de micorrizas, varios elementos, como el fósforo, el nitrógeno, el potasio, el zinc, el cobre, el azufre, el magnesio, el manganeso, el calcio y el hierro, son absorbidos por las hifas y transferidos a la planta.

1.- Mejora en la absorción de fósforo en la vid

El fósforo (P) es un macronutriente necesario para que los organismos puedan desempeñar sus funciones vitales. Forma parte de la estructura de los ácidos nucleicos, de los fosfolípidos y de diversas enzimas y coenzimas y, además, está involucrado en el metabolismo energético, en la activación de metabolitos intermedios, en cascadas de transducción de señales y en la regulación de la actividad enzimática (Karandashov y Bucher, 2005). Todas estas funciones son esenciales y, si bien en la mayoría de los suelos el fósforo se encuentra en grandes cantidades, no suele estar disponible para las plantas, puesto que se encuentra en forma insoluble o es inmovilizado por precipitación o adsorción debido a su alta reactividad con algunos complejos metálicos como Fe, Al y Ca (Igual et al., 2001; Gyaneshwar et al., 2002).

En el suelo, este elemento puede encontrarse tanto en forma inorgánica (Pi) como orgánica (Po), y su disponibilidad depende de varios factores, como el pH, la humedad, la profundidad del suelo y la presencia de microorganismos (Quiñones et al., 2012). Con carácter general, la deficiencia de P se da en suelos ácidos que son favorables para la fijación de fósforo, así como en áreas de mayor precipitación o después de realizar fumigaciones en suelos con bajo contenido de fósforo (Trouvelot et al., 2015).

Estas deficiencias raramente se observan en la vid, ya que, con carácter general, esta planta no requiere grandes cantidades de fósforo y, además, los suelos de los viñedos suelen ser ricos en fósforo y en ellos se produce una removilización de la corteza, madera y raíces durante períodos de alta demanda de P, lo cual disminuye su necesidad. Sin embargo, cuando se producen estas deficiencias, los síntomas observables son un crecimiento atrofiado de los brotes y una disminución de la materia seca y racimos.

Debido a los efectos negativos que la deficiencia de fósforo puede provocar en la vid, se suelen utilizar, con carácter general, fertilizantes ricos en fósforo. No obstante, las propias plantas han desarrollado estrategias adaptativas para poder adquirir o hacer más eficiente el uso del P presente en el suelo, haciendo innecesario el uso de fertilizantes. Una de estas estrategias es la simbiosis con HMA.

Generalmente, las plantas absorben P en su forma inorgánica soluble (HPO_4^{2-}), que resulta de la descomposición del Po metabolizado por la microbiota del suelo. Sin embargo, la disponibilidad del Pi suele ser baja, debido a su lenta difusión a través de la solución del suelo. De hecho, la disponibilidad puede reducirse mediante la fijación en suelos ricos en calcio o mediante la unión a materia orgánica o partículas del suelo. Adicionalmente, una vez que las raíces han absorbido el P, se puede generar alrededor de la planta una zona de

fatiga que provoca que disminuyan los nutrientes y no crezca bien la planta (Trouvelot et al., 2015). En las raíces asociadas a HMA, las hifas forman una extensa red fuera del área de fatiga o agotamiento de la raíz que permite alcanzar más fácilmente el P inorgánico que necesitan. De hecho, se observó un aumento en los niveles de P en raíces u hojas en la mayoría de las vides estudiadas en presencia de HMA (Trouvelot et al., 2015).

Por su parte, Koide y Kabir (2000) informaron que los HMA, de la especie *Glomus intraradices*, pueden absorber Po directamente, ya que pueden secretar fosfatasa extracelular, hidrolizarlo y liberarlo como Pi, el cual puede ser transportado a la planta huésped y absorbido por ésta.

Con todo esto, se puede concluir que los HMA ayudan a que la mayoría de las plantas absorban por las células de la raíz fósforo inorgánico, si bien, dependerá en mayor o menor medida de la especie de hongo que esté colonizando a la planta, mayormente *Glomus intraradices*.

2.- Mejora en la absorción de nitrógeno en la vid

Otro de los nutrientes más importantes que conforman la vid es el nitrógeno (N). Este elemento, en general, está relacionado en mayor medida con el crecimiento de la planta y su metabolismo, ya que participa en la formación de la baya y en la acumulación de reservas en la madera de la vid. Por ello, debe haber un aporte adecuado y necesario para que las vides jóvenes tengan un crecimiento bueno y rápido, sobre todo de brotes en primavera. Por el contrario, no se necesitará un suministro de nitrógeno adicional en aquellas plantas ya formadas y vigorosas, ya que esto podría acarrear el desarrollo de enfermedades y un crecimiento excesivo de la parte aérea de la planta.

Pese a que existen menos estudios que se refieren al papel de los HMA en la absorción de N en comparación con los que estudian la absorción de P, existen evidencias de que estos hongos son capaces de absorber cantidades significativas de N del suelo y transferirlo a la planta hospedadora (Johansen et al., 1996).

Los HMA son capaces de absorber el nitrógeno tanto en forma de amonio (NH_4^+) como de nitratos (NO_3^-) y de N orgánico, si bien normalmente lo absorben en forma de amonio (NH_4^+) (Toussaint et al., 2004; Johansen et al., 1996). Este hecho se debe a que el hongo necesita aplicar mayor energía para reducir el NO_3^- a NH_4^+ antes de poder ser incorporado en compuestos orgánicos (Raven et al., 1992). Una vez incorporado el N por los hongos, en forma de aminoácidos, el N vuelve a transformarse en NH_4^+ en el arbusculo y, de esta forma, se transfiere a la planta (Govindarajulu et al., 2005).

Además de absorber nitrógeno en su forma inorgánica, los HMA también pueden extraer grandes cantidades de N de materia orgánica en descomposición (Hodge y Fiterr, 2010) y transferirlo igualmente a la planta. Sin embargo, aunque se haya comprobado que los HMA son capaces de absorber N orgánico, en forma de aminoácidos como la arginina (Fellbaum et al., 2012), se especula con la posibilidad de que los hongos no absorban directamente el N orgánico, sino que este puede haberse mineralizado antes de que ocurra la absorción (Hawkins et al., 2000; Smith et al., 2011).

Por lo tanto, los HMA permiten regular de forma natural la cantidad de N que absorben las plantas y que es necesaria para su desarrollo, a diferencia de los fertilizantes, principalmente los químicos, que no solo pueden producir un desequilibrio en la cantidad de N absorbida por la planta (como hemos señalado, el exceso de N en la vid, es perjudicial para ésta), sino que, además, puede contribuir a la contaminación de las aguas

subterráneas y del suelo, reduciendo la biodiversidad del mismo, y a la salud de las personas, entre otros problemas.

3.- Otros nutrientes

Aparte del fósforo y el nitrógeno, la vid necesita otros nutrientes a modo de fertilización para su crecimiento, como son el potasio, el boro, el zinc, el magnesio y el calcio, entre otros, que suelen aportarse en forma de fertilizantes. Otros, como el hierro, el azufre y el manganeso también son importantes para el crecimiento de la planta pero, en cambio, no es necesario aportarlo en la fertilización debido a que se encuentran normalmente disponibles en el suelo.

Cuando en los suelos existe un nivel elevado de calcio o magnesio se crea un antagonismo con el potasio produciendo un déficit de este nutriente. Este mismo efecto, ocurre cuando la zona se caracteriza por tener precipitaciones altas. Se ha comprobado que las vides con bajo contenido de potasio son más propensas a la sequía y más sensibles al frío (Reynolds, 2010).

La deficiencia de boro ocurre en suelos arenosos, donde hay lixiviación excesiva después de la lluvia o el riego (Jackson, 2014). Otras prácticas como la fertilización con nitrógeno también pueden conducir a una reducción de la absorción, por parte de la planta, de boro y manganeso.

Por su parte, el déficit de calcio, suele asociarse a un pH inferior a 4 (suelos muy ácidos). Sin embargo, el déficit de hierro se produce en suelos especialmente calcáreos, lo que conduce a que se genere una clorosis.

A continuación se muestran algunos estudios en los que se muestra la interacción entre los HMA y los nutrientes que se encuentran en el suelo.

- Un estudio muestra el efecto de la inoculación en un portainjerto de Kober 55B con tres especies diferentes de *Glomus* (*G. constrictum*, *G. deserticola* y *G. mosseae*) capaces de formar micorrizas arbusculares; En los tres casos, el contenido de calcio del suelo resultó en un aumento en el cobre de las hojas y en una disminución en las concentraciones de boro, manganeso y zinc, en el caso del manganeso y el zinc el efecto dependió de la especie de hongo inoculado (Bericolti et al., 1997).
- Otro conjunto de experimentos demostró un aumento de las concentraciones de calcio y potasio en vides micorrícicas de la variedad Victoria (uva de mesa) injertada sobre 3309C o 110R (Nikolaou et al., 2002).
- Otra investigación, de Petgen et al. en 1998, concluyó que la inoculación de diferentes patrones de vid con el hongo *Gigaspora margarita* tendió a aumentar los niveles de potasio en todos los patrones pero, por el contrario, la concentración de calcio y magnesio disminuyó en patrones tetraploides. También se encontró que el inóculo de hongo regulaba la absorción de nutrientes y el crecimiento de la vid. De hecho, las concentraciones de zinc y fósforo de la hoja y el peso seco de los brotes aumentaron significativamente cuando el inóculo se colocó en la capa superior del suelo, mientras que las concentraciones de zinc y cobre sólo aumentaron cuando el inóculo se colocó a una profundidad del suelo de 36 a 45 cm. Por lo tanto, el nivel de inoculación actúa como un factor clave en la modulación de la absorción de nutrientes inducida por HMA y el crecimiento de las plantas.

5.2.2. En la tolerancia a factores abióticos

1.- Alivio del estrés hídrico de la vid (sequía)

A raíz del cambio climático que se está produciendo en los últimos años, la escasez de agua en todo el planeta se está haciendo notar. Aun cuando en España existen más hectáreas plantadas de viñedos de secano que de regadío, en ambos casos puede ser necesario aplicar ciertas dosis de riego debido a que el clima es más seco de lo que venía siendo normal.

La sequía puede provocar en el viñedo una disminución de la producción, una reducción del periodo de maduración, un descenso de la acidez, así como una variación en las concentraciones de azúcares. Por ello es muy importante tener en cuenta el nivel de agua que es capaz de absorber la planta para que no se produzca un estrés hídrico en el viñedo.

Según Hidalgo et al. (2011), el riego proporciona grandes beneficios a la vid:

- La acidez total aumenta, mayoritariamente el ácido málico y el tartárico, este último no de manera significativa. Al contribuir a aumentar el área foliar, se produce una mayor síntesis de los ácidos y éstos son menos propensos a degradarse.
- La nutrición hídrica tiene poco efecto sobre el equilibrio entre los componentes. El aumento de la expresión vegetativa da más capacidad de productividad.
- Las concentraciones de polifenoles, antocianinas y aromas están altamente correlacionadas con el tamaño de la uva: si el tamaño de la uva aumenta, disminuye su concentración. Como norma general en el regadío, el volumen de la baya tiende a aumentar, por lo que habrá menor concentración de estos compuestos.
- Mejora fisiológica general: el desarrollo de las raíces, la nutrición mineral, la absorción de los nutrientes, su aprovechamiento y su transporte por la savia aumenta el área foliar y la producción de madera.
- Mejora la producción de materia seca de la planta en general, y aumenta el vigor, el rendimiento y la composición de la uva.
- Aumenta la fertilidad de las yemas, el tamaño de la baya y el peso del racimo.

Una de las estrategias que se puede aplicar para evitar que la planta no llegue a alcanzar un estado de estrés hídrico, sin necesidad de regar, es utilizar HMA asociados a las raíces de las vides, lo que permite que la planta se adapte y continúe absorbiendo nutrientes a lo largo de su desarrollo. Varios estudios fisiológicos han demostrado que los HMA alteran la circulación del agua dentro, a través, y hacia fuera de las plantas, con la consiguiente hidratación de los tejidos y la mejora en todos los procesos fisiológicos de las plantas (Augé, 2001). El crecimiento del micelio extraradical permite que las raíces de las plantas tengan un mejor acceso al agua del suelo y así aumenten su capacidad de hidratación, lo que mejora el metabolismo de la planta incluso en condiciones de estrés ambiental (Augé et al. 2003; Augé, 2004). Se puede decir que los suelos colonizados por HMA contienen compuestos más resistentes a la sequía que los suelos que no están colonizados por HMA (Harris-Valle et al., 2009), si bien la resistencia dependerá del tipo de especies que se encuentren formando las micorrizas y la capacidad que tengan éstas de producir más o menos hifas.

Si nos centramos en suelos de secano, la supervivencia de las plantas está asociada con la capacidad de sobrevivir a una mayor sequía. A medida que el suelo pierde agua por evaporación y su potencial hídrico disminuye, las plantas deben reducir el potencial hídrico

de sus tejidos para mantener un gradiente favorable en el flujo de agua hacia la raíz (Ruiz-Lozano, 2003; Augé et al., 2003). Varios estudios han demostrado cómo la simbiosis de la planta con los HMA mejora el estado hídrico de diferentes especies de plantas en condiciones de escasez de agua al aumentar la asimilación relativa del agua, las tasas de transpiración y de intercambio de dióxido de carbono (CO_2) y la eficiencia del uso del agua, ya que mejoran la ósmosis celular (Ruiz-Lozano, 2003). Por ejemplo, Amerian et al. (2001) demostraron que cuando el maíz (*Zea mays L.*) sometido a sequía y micorrizado con *Glomus intraradices* y *Glomus mosseae*, se recupera más rápido y presenta mayores valores de potencial hídrico en la hoja y de tasa de asimilación de CO_2 que las plantas no micorrizadas.

2.- Tolerancia de la vid a la salinidad del suelo.

Cuando hablamos de la salinidad del suelo nos referimos a la cantidad de sales disueltas que existen en el mismo y se trata de uno de los principales factores abióticos que son capaces de limitar la productividad vitivinícola, principalmente en las zonas áridas y semiáridas de la cuenca mediterránea (Belew et al., 2010). Obviamente, este tema está muy relacionado con la absorción de agua y el potencial hídrico tratados en el punto anterior.

Las condiciones de suelo salino se pueden dar naturalmente en algunos viñedos, debido a la denominada salinización primaria que se produce cuando el suelo inicial es rico en sales solubles. Estas condiciones, también, pueden encontrarse en viñedos de regadío, causadas por una lixiviación insuficiente, un riego inadecuado, un drenaje deficiente o la utilización de agua de riego con alto contenido de sales. En concreto, es la concentración de iones de sodio (Na^+) y cloro (Cl^-) la que determina la salinidad en los suelos. Por ello, las prácticas vitivinícolas deberían adaptarse para minimizar la absorción y acumulación de estos iones problemáticos en las vides (Trouvelot et al., 2015).

Una de las consecuencias de la alta salinidad es la disminución del potencial osmótico del medio y, en consecuencia, del potencial hídrico en el suelo. De igual modo, otros efectos de la salinidad son la toxicidad producida por la absorción excesiva de Na^+ y de Cl^- y un desequilibrio nutricional derivado de la interferencia de estos iones con los nutrientes esenciales (Medina, 2016). Todos estos efectos provocan en la vid una inhibición del crecimiento de sus brotes y un empeoramiento de la calidad de la baya (Trouvelot et al., 2015). Además, como consecuencia de estos efectos primarios, se pueden derivar otros estreses secundarios, como el daño oxidativo (Hasegawa et al., 2000).

En concreto, en presencia de estrés salino, la planta ve reducida su capacidad de absorción de agua. Esto se debe a que las células de la planta, al encontrarse en un medio salino, tratan de equilibrar su potencial hídrico perdiendo agua. Esto provoca una disminución del potencial osmótico y del de turgencia. Todo ello lleva a la planta a desencadenar respuestas adaptativas, como la reducción del área foliar y de la relación entre la parte aérea y la raíz, siendo, por tanto, perjudicial para la misma (Medina, 2016).

Asimismo, la presencia de una elevada concentración de iones Na^+ y Cl^- en el suelo y la consiguiente absorción de los mismos por la planta, puede ocasionar interferencias en la absorción de nutrientes esenciales para el desarrollo de la planta (como K^+ , Ca^{2+} o NO_3^-) impidiendo la captación de los mismos, pudiendo llegar, incluso, a alcanzar niveles tóxicos, de Na^+ y Cl^- , para el metabolismo celular (Chinnusamy et al., 2005).

Igualmente, en condiciones de alta salinidad también pueden existir problemas con la disponibilidad de micronutrientes, si bien su influencia sobre las concentraciones de éstos dependerá tanto de la planta como del micronutriente considerado (Treeby et al., 1988; El-Motaium et al., 1994).

En estos ambientes salinos, está bien documentado el beneficio que supone la presencia de HMA, que pueden contribuir a aliviar el estrés salino en las plantas a las que colonizan. Si bien se ha demostrado que los HMA tiene la capacidad de proteger a las plantas del estrés salino, no están del todo claros los mecanismos por los que esto sucede, debido a la escasez de estudios sobre este ámbito.

En particular, los HMA son capaces de reducir el estrés hídrico derivado del estrés salino, puesto que, como se ha señalado con anterioridad, las hifas de los HMA son capaces de explorar regiones del suelo a donde no alcanzan las raíces de la planta y, además, aumentan la superficie de absorción. Esto conduce a un aumento de la tolerancia de la planta a la salinidad, al ser capaz de absorber una mayor cantidad de agua del suelo.

Por otra parte, se ha señalado que los HMA mejoran la absorción de nutrientes por la planta, en especial, la absorción de P. De hecho, un aumento de las cantidades de P presentes en la planta contribuye considerablemente a mejorar la tolerancia de las plantas frente al estrés por salinidad (Giri et al., 2003).

3.- Tolerancia de la vid a metales pesados, en particular a la toxicidad del Cu

Históricamente, en Europa se han utilizado ampliamente fungicidas a base de cobre para controlar las enfermedades fúngicas de la vid, especialmente el mildiu. Hoy en día, se siguen utilizando fungicidas de este tipo, como la mezcla Burdeos o caldo bordelés, una mezcla entre sulfato cúprico y cal hidrata ($\text{CuSO}_4 + \text{Ca}(\text{OH})_2$) del que se realizan sucesivas aplicaciones a lo largo del ciclo productivo de la vid, lo que contribuye a aumentar los rendimientos y la calidad de la uva para la elaboración del vino (Brunetto et al., 2019). De hecho, el cobre es esencial para el crecimiento y desarrollo de las plantas, actuando como cofactor de enzimas como la superóxido dismutasa (SOD) de Cu-Zn o la citocromo oxidasa (Yruela, 2005).

No obstante, las altas concentraciones de cobre en los tejidos de las plantas pueden ser tóxicas, afectando a los transportadores de membrana y a los canales iónicos (Janicka-Russak et al., 2008).

El uso de estos fungicidas a lo largo del tiempo ha provocado que el cobre se acumule en grandes concentraciones en la capa superior del suelo de los viñedos y se convierta en una sustancia tóxica, debido a la escorrentía, la lluvia o la senescencia de las hojas (Brunetto et al., 2019).

Si bien con carácter general las altas concentraciones de cobre no producen efectos negativos sobre el estado nutricional de las vides, sí que puede causar daños en la biodiversidad de los suelos, provocar fitotoxicidad en suelos ácidos, estrés oxidativo en la hojas, pérdida de rendimiento y disminución de la calidad del vino (Ninkov et al. 2012). Cabe señalar, no obstante, que la fitotoxicidad parece no afectar a las vides maduras, pues, como se ha indicado, el cobre se concentra en la superficie de los terrenos y las raíces de estas vides se extienden por debajo de esta capa. Sin embargo, en el caso de las vides jóvenes, cuyas raíces son muy poco profundas, sí que se produciría esa toxicidad.

Una de las estrategias que se pueden aplicar para reducir la toxicidad tanto de cobre como de otros metales (como el cadmio) en las vides es la inoculación de HMA (por ejemplo, hay estudios que utilizan esta técnica combinada con la aplicación de fósforo al suelo).

En concreto, la formación de la simbiosis planta-hongo puede conducir a un efecto fitoprotector en suelos con alto contenido en cobre (Brunetto et al., 2019), reduciendo así la absorción de cobre por quelación y, por consiguiente, consiguiendo que no se produzca una translocación a los brotes. Esto se debe a que la red de hifas actúa como una barrera, ya que la quitina, que se encuentra en la pared celular de las hifas, tiene una gran capacidad para unirse a metales (Joner et al., 2000; Christie et al., 2004). Además, en el suelo se encuentra una glicoproteína producida por los HMA, la glomalina, que actúa como quelante de los metales y, por tanto, reduce la disponibilidad de metales para las plantas (González-Chávez et al., 2004; Khan, 2006). No obstante, los efectos positivos de los HMA en la protección de las plantas varían según la especie de hongos, los metales pesados y las variedades de portainjertos (Meyer et al., 2016) y pueden verse afectados por la disponibilidad de fósforo en el suelo (Cabral et al., 2015).

Un estudio realizado por Brunetto et al. (2019), muestra los efectos al utilizar una estrategia para reducir, en vides jóvenes, la toxicidad por cobre. Para ello, inocularon *Rhizophagus clarus* y observaron que la fuerte colonización de *R. clarus* en las vides facilita a la planta mayores concentraciones de P en raíces y brotes, lo que permite la formación de un mayor número de hifas que exploran un mayor volumen de suelo (Ambrosini et al., 2015) y los beneficios que se alcanzan están relacionados con la mejora del estado nutricional de la planta. A parte, un aumento de fósforo en los tejidos es capaz de reducir el transporte de metales pesados desde la raíz hasta los brotes, ya que permite que el fosfato se combine con iones de metales libres en el interior de la célula, consiguiendo así reducir los efectos tóxicos de exceso de metales pesados (en general cobre).

En otro estudio realizado por Trouvelot et al. (2015), se concluye que los HMA juegan un papel ecológico importante en la fitoestabilización de suelos contaminados con oligoelementos potencialmente tóxicos a través del mecanismo de absorción, ayudando a las raíces a sobrevivir en suelos contaminados. Asimismo, destaca el papel de estos hongos en la fitorremediación de suelos contaminados con metales pesados, lo cual puede ser beneficioso en suelos de viñedos contaminados con cobre. Además, se señala que una buena herramienta para reducir la toxicidad en ecosistemas perturbados podría ser la de aislar HMA adjuntos a las raíces de plantas que crecen en suelos contaminados e inocularlos en aquellos que se pretende rescatar.

5.2.3. Resistencia a estreses bióticos

Como se ha venido diciendo anteriormente, es habitual la presencia excesiva de contaminantes químicos usados tanto para la fertilización como para la protección frente a organismos nocivos en los cultivos a través de productos fitosanitarios, prácticas que causan evidentes daños a los ecosistemas. Por consiguiente, en los últimos años, se están incrementando los estudios que permitan desarrollar estrategias que puedan reducir el uso de insumos químicos en la agricultura.

Una práctica que se lleva a cabo, y que cada vez causa mayor interés entre los profesionales de la agricultura, es el control biológico de plagas, una práctica que consiste en utilizar mecanismos biológicos para proteger de determinadas enfermedades y

patógenos a las plantas. Varios grupos de microorganismos pueden proteger a las plantas a través de distintos mecanismos. Entre estos organismos, los HMA son muy prometedores debido a su amplia distribución en la naturaleza y los ecosistemas agrícolas (Jeffries y Barea, 2001).

Son muchos los beneficios que se han observado en los cultivos al aplicar esta interacción planta-hongo, si bien hay que tener en cuenta una serie de factores que van a determinar la capacidad de esta simbiosis para prevenir las enfermedades y proteger frente a los patógenos:

- La especie de hongo micorrícico arbuscular.
- El patógeno y su nivel de virulencia.
- La especie de planta hospedadora.
- Los niveles de nutrientes existentes en el suelo y planta.
- Las condiciones climáticas y del medio existentes en la zona del cultivo.

El mecanismo a través del cual las plantas desarrollan una capacidad defensiva mejorada tras la asociación con HMA se denomina “resistencia inducida por micorrizas” (MIR, por sus siglas en inglés). En concreto, Cameron et al. (2013) señalan que la MIR podría proporcionar a las plantas protección sistémica frente a patógenos biotróficos y necrotrofos, nematodos y artrópodos herbívoros. En concreto, esta resistencia inducida puede deberse a diversos aspectos (Jaizme Vega et al., 2006):

a) Mejor nutrición de la vid y reducción del impacto de los daños

Como se ha señalado en anteriores apartados, los HMA permiten a las plantas colonizadas una mejor absorción de nutrientes del suelo y, por tanto, una mejor nutrición. Como consecuencia, los daños causados por los patógenos y las enfermedades en la planta pueden verse disminuidos al mejorar la salud general de la planta.

b) Competencia por los productos fotosintetizados y zonas de colonización

Tanto el microorganismo patógeno como el HMA necesitan los productos de la fotosíntesis realizada por la planta para su desarrollo. La posición privilegiada en que se encuentra el hongo permite que, en situación de competencia con el patógeno, este último se vea debilitado y no llegue a invadir a la planta ni causar daños. No obstante, hay que señalar que aún no se han encontrado evidencias claras acerca de este hecho.

No obstante, sí que existen suficientes evidencias cuando hablamos de competición por el nicho ecológico. En efecto, hay estudios que demuestran que cuando una planta se asocia a un HMA los patógenos no son tan capaces de colonizarla.

c) Cambios en los elementos químicos de los tejidos vegetales

En algunos estudios se han observado cambios fisiológicos en raíces micorrizadas ante la presencia de patógenos en el suelo. Así, por ejemplo, se ha reportado un incremento en las concentraciones de quitinasas, una acumulación de arginina en raíces y un aumento de isoflavonoides, que son capaces de inducir resistencia frente a nematodos en raíces.

Asimismo, los HMA son capaces de producir elicitores que provocan respuestas de defensa en las plantas.

Entre los estudios que han revelado el éxito de la utilización de HMA para la protección frente a patógenos, podemos destacar el realizado por Carreón-Abud et al. (2013) en cultivos de tomate infectados por *Phytophthora capsici* responsable de la putrefacción de la raíz. Se detectó que la simbiosis con el hongo micorrícico ayudó a las plantas infectadas a

absorber mejor los nutrientes, manteniendo las concentraciones de C, N y P a unos niveles apropiados para la supervivencia de las plantas de tomate.

Si nos centramos en el caso de la vid, un estudio realizado por Holland et al. (2019), se centra en la protección contra la enfermedad del pie negro a través de HMA, en condiciones de vivero.

La enfermedad del pie negro afecta al tronco de la vid y afecta en un menor crecimiento o incluso la muerte en vides jóvenes. Distintos géneros son los que pueden causar la enfermedad, entre ellos, *Ilyonectria*, *Campylocarpon*, *Cylindrocarpon* y *Cylindrocladiella*. La enfermedad del pie negro infecta a las vides jóvenes durante su establecimiento en el campo al ocupar los tejidos vasculares desde la base hasta el extremo de la raíz, o las nuevas raíces en vides autoenraizadas, lo que limita el movimiento de agua y nutrientes (Úrbez-Torres et al., 2014; Agusti-Brisach et al., 2013; Hallen et al., 2006). Las vides jóvenes trasplantadas son muy susceptibles a estos patógenos debido a que los agentes causantes de esta enfermedad se encuentran como saprófitos facultativos o latentes en el suelo. Además, los portainjertos que vienen de viveros pueden haber sido infectados con el agente causante previamente aunque no presenten síntomas. La gravedad y la prevalencia de la enfermedad aumenta con el estrés ambiental y, aunque las prácticas de manejo pueden mejorar los rendimientos de las vides enfermas, aún no se ha encontrado una práctica efectiva que erradique por completo la enfermedad del pie negro (Gramaje et al., 2011).

No obstante, en este estudio, en el que se utilizó portainjerto de Riparia Gloire de Montpellier y una mezcla comercial de HMA, no se pudo eliminar *Ilyonectria*. Además se apreció un efecto contrario, ya que se incrementó la presencia del patógeno.

Pese a los resultados negativos en los estudios realizados sobre la protección de HMA frente a la enfermedad del pie negro, podemos concluir que, con carácter general, la presencia de HMA en las plantas previene de forma eficaz frente a enfermedades y patógenos.

6. Conclusiones

Los viñedos (al igual que otras tierras agrícolas) requieren que se ejerza un control sobre las enmiendas (aporte de nutrientes, agua, salinidad...), así como sobre las plagas y enfermedades para conseguir unas condiciones de vida adecuadas para la vid, ya que posteriormente va a influir en el proceso de vinificación y el producto final que es el vino.

Estas actuaciones se suelen llevar a cabo mediante el uso de compuestos químicos (fertilizantes, plaguicidas, fungicidas...) que mejoran las condiciones de vida de la vid, pero pueden tener efectos adversos en la naturaleza y medio ambiente. Por ello, es necesaria la búsqueda de estrategias alternativas al uso de productos fitosanitarios de síntesis. Entre ellas, podemos concluir que el uso de los hongos micorrícicos arbusculares conforman una estrategia biológica muy importante para el cultivo de los viñedos.

Se ha comprobado, mediante diferentes investigaciones, que el uso de hongos micorrícicos arbusculares asociados a las raíces de las plantas de vid tiene un efecto positivo en la absorción de nutrientes, en mayor medida de fósforo y nitrógeno, dos componentes esenciales para el crecimiento de la vid. También las micorrizas crean una red de hifas extensa, que permite a la planta disponer de más agua y nutrientes.

De igual forma, los hongos micorrícicos arbusculares han ayudado a reducir la toxicidad de metales pesados, el más importante el cobre, y evitar que las raíces sean atacadas por organismos patógenos causantes de enfermedades en la vid.

Por tanto, los hongos micorrícicos arbusculares pueden cumplir plenamente con la función que realizan los productos fitosanitarios y los fertilizantes, pudiendo sustituir a estos en numerosas situaciones. Con ello, podemos reducir el impacto medioambiental de la utilización de los productos químicos en plantaciones vitivinícolas.

No obstante, se necesita realizar más investigaciones para saber qué especies de hongos micorrícicos arbusculares son las que pueden aportar mejores beneficios a la vid y sus diferentes portainjertos.

7. Referencias bibliográficas

- Agusti-Brisach, C., Armengol, J. (2013). *Black-foot disease of grapevine: An update on taxonomy, epidemiology and management strategies*. *Phytopathol Meiterr.* 52, 245–261.
- Ambrosini, V.G., Rosa, D.J., Prado, J.P.C., Borghezani, M., Melo, G.W.B., Soares, C.R.F.S., Comin, J.J., Simão, D.G., Brunetto, G. (2015). *Reduction of copper phytotoxicity by liming: A study of the root anatomy of young vines (Vitis labrusca L.)*. *Plant Physiol. Biochem.* 96, 270–280.
- Amerian, M.R., Stewart, W.S., Griffiths, H. (2001). *Effect of two species of arbuscular mycorrhizal fungi on growth, assimilation and leaf water relations in maize (Zea mays)*. *Asp. Appl. Biol.* 63:1-6.
- Aslanpour, M., Doulati Baneh, H., Tehranifar, A., Shoor, M. (2019). *Effect of Mycorrhizal Fungi on Macronutrients and Micronutrients in the White Seedless Grape Roots Under the Drought Conditions*. 10(3), 397–408. <https://doi.org/10.14456/ITJEMAST.2019.39>
- Augé, R. M., Moore, J.L., Cho, K., Sylvia, D.M., Al-Agely, A.K., Saxton, A.M. (2003.) *Relating foliar dehydration tolerance of mycorrhizal Phaseolus vulgaris to soil and root colonization by hyphae*. *J. Plant Physiol.* 160:1147-1156.
- Augé, R.M. (2001). *Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis*. *Mycorrhiza* 11:3–42
- Augé, R.M. (2004). *Arbuscular mycorrhizae and soil/plant water relations*. *Can. J. Soil Sci.* 84:373-381.
- Balestrini, R., Magurno, F., Walker, C., Lumini, E., Bianciotto, V. (2010). *Cohorts of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) in Vitis vinifera, a typical Mediterranean fruit crop*. *Environmental Microbiology Reports*, 2(4), 594–604. <https://doi.org/10.1111/j.1758-2229.2010.00160.x>
- Barrer, S. E. (2009). *El Uso De Hongos Micorrizicos Arbusculares Como Una Alternativa Para La Agricultura*. *Facultad de Ciencias Agropecuarias*, 7(1), 124–132.
- Belew, D., Astatkie, T., Mokashi, M.N., Getachew, Y., Patil, C.P. (2010). *Effects of salinity and mycorrhizal inoculation (Glomus fasciculatum) on growth responses of grape rootstocks (Vitis spp.)*. *S. Afr. J. Enol. Vitic.* 31, 82–88.
- Biricolti, S., Ferrini, F., Rinaldelli, E. (1997). *VAM fungi and soil lime content influence rootstock growth and nutrient content*. *Am J Enol Vitic* 48:93–99
- Brunetto, G., Rosa, D.J., Ambrosini, V.G., Heinzen, J., Ferreira, P.A.A., Ceretta, C.A., Soares, C.R.F.S., Melo, G.W.B., Soriani, H.H., Nicoloso, F.T., Farias, J.G., De Conti, L., Silva, L.O.S., Santana, N., Couto, R.R., Jacques, R.J.S., Tiecher, T.L. (2019). *Use of phosphorus fertilization and mycorrhization as strategies for reducing copper toxicity in young grapevines*. *Scientia Horticulturae*, 248(October 2018), 176–183. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.01.026>

- Cabral, L., Soares, C.R.F.S., Giachini, A.J., Siqueira, J.A., 2015. *Arbuscular mycorrhizal fungi in phytoremediation of contaminated areas by trace elements: mechanisms and major benefits of their applications*. World J. Microbiol. Biotechnol. 31, 1655–1664.
- Cameron, D.D., Neal, A.L., van Wees, S.C.M., Ton, J. (2013). *Mycorrhiza-induced resistance: more than the sum of its parts?* Trends Plant Sci 18:539–545. doi:10.1016/j.tplants.2013.06.004
- Carreón-Abud, Y., Gómez Dorantes, N., Martínez Trujillo, M. (2013). *Las micorrizas arbusculares en la protección vegetal*. Revista Biológicas, 10(1), 60–70.
- Chinnusamy, V., Jagendorf, A., Zhu, J. K. (2005). *Understanding and Improving Salt Tolerance in Plants*. Crop Science, vol. 45, no. 2, p. 437, ISSN 1435-0653, DOI 10.2135/cropsci2005.0437
- Christie, P., Li, X., Chen, B. (2004). *Arbuscular mycorrhiza can depress translocation of zinc to shoots of host plants in soils moderately polluted with zinc*. Plant Soil 261:209–217. doi:10.1023/B:PLSO.0000035542.79345.1b
- Directiva 2009/128/CE del Parlamento Europeo y del Consejo, de 21 de octubre de 2009, por la que se establece el marco de la actuación comunitaria para conseguir un uso sostenible de los plaguicidas. Diario Oficial de la Unión Europea L nº 309, de 24 de noviembre de 2009, páginas 71 a 86.
- El-Motaium, R., Hu, H., Brown, P. H. (1994). *The Relative Tolerance of Six Prunus Rootstocks to Boron and Salinity*. Journal of the American Society for Horticultural Science, vol. 119, no. 6, pp. 1169-1175, ISSN 0003- 1062, 2327-9788.
- Fellbaum, C.R., Gachomo, E.W., Beesetty, Y. (2012). *Carbon availability triggers fungal nitrogen uptake and transport in arbuscular mycorrhizal symbiosis*. Proc Natl Acad Sci U S A 109:2666–2671. doi:10.1073/pnas.1118650109
- Friberg, S. (2001). *Distribution and diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in traditional agriculture on the Niger island delta, Mali west Africa*. CBM:s Skriftserie 3: 53-80. Gaur A, Adh
- Giri, B., Kapoor, R., Mukerji, K.G. (2003). *Influence of arbuscular mycorrhizal fungi and salinity on growth, biomass, and mineral nutrition of Acacia auriculiformis*. Biol Fertil Soils 38:170–175. doi:10.1007/s00374-003-0636-z
- Gogoi, P., Singh, R.K. (2011). *Differential effect of some arbuscular mycorrhizal fungi on growth of Piper longum L. (Piperaceae)*. Indian J Sci Tech 4:119–125
- González-Chávez, M.C., Carrillo-González, R., Wright, S.F., Nichols, K.A. (2004). *The role of glomalin, a protein produced by arbuscular mycorrhizal fungi, in sequestering potentially toxic elements*. Environ Pollut 130:317–323. doi:10.1016/j.envpol.2004.01.004
- Govindarajulu, M., Pfeffer, P.E., Jin, H.R., Abubajer, J., Douds, D.D., Allen, J.W.B., Bücking, H., Lammers, P.J., Shachar-Hill, Y. (2005). *Nitrogen transfer in the arbuscular mycorrhizal symbiosis*. Nature 435: 819– 823.

- Gramaje, D., Armengol, J. (2011). *Fungal trunk pathogens in the grapevine propagation process: Potential inoculum sources, detection, identification, and management strategies*. Plant Dis. 95, 1040–1055.
- Guerrero, F.E. (1996). *Micorrizas. Recurso biológico del suelo*. FEN. Santafé de Bogotá, pp 22-23.
- Gustafson, D.J., Casper, B.B. (2005). *Differential host plant performance as a function of soil arbuscular mycorrhizal fungal communities: experimentally manipulating co-occurring Glomus species*. Plant Ecol 183:257–263. doi:10.1007/s11258-005-9037-8
- Gyaneshwar, P., Kumar, G.N., Parekh, L.J., Poole, P.S. (2002). *Role of soil microorganisms in improving P nutrition of plants*. Plant Soil 245: 83-93.
- Halleen, F., Fourie, P.H., Crous, P.W. (2006). *A review of black foot disease of grapevine*. Phytopathol. Mediterr. 45, S55–S67.
- Harris-Valle, C., Esqueda, M., Valenzuela-Soto, E. M., Castellanos, A. E. (2009). *Tolerancia al estrés hídrico en la interacción planta-hongo micorrízico arbuscular: metabolismo energético y fisiología*. Revista fitotecnia mexicana, vol. 32, nº 4, pp. 265-271.
- Hart, M.M., Reader, R. (2002a). *Does percent root length colonization and soil hyphal length reflect the extent of colonization for all AMF?* Mycorrhiza 12:297–301. doi:10.1007/s00572-002-0186-5
- Hart, M.M., Reader, R.J. (2002b). *Taxonomic basis for variation in the colonization strategy of arbuscular mycorrhizal fungi*. New Phytol 153:335–344
- Hasegawa, K., Matsushita, M., Kitajima, A. (2000). *Effect of trunk strapping time on fruit set and quality in Persimmon cv. Matsumotowase fuyu*. II International Persimmon
- Hawkins, H-J., Johansen, A., George, E. (2000). *Uptake and transport of organic and inorganic nitrogen by arbuscular mycorrhizal fungi*. Plant Soil 226:275–285
- Hidalgo Fernández-Cano, L., Hidalgo Togores, J. (2011). *Tratado de Viticultura (Tomo II)* (pp. 1179-1180) Madrid, España: Ediciones Mundi-Prensa.
- Hodge, A., Fitter, A.H. (2010). *Substantial nitrogen acquisition by arbuscular mycorrhizal fungi from organic material has implications for N cycling*. Proc Natl Acad Sci U S A 107:13754–13759. doi:10.1073/pnas.1005874107/-DCSupplemental
- Holland, T., Bowen, P., Kokkoris, V., Urbez-Torres, J.R., Hart, M. (2019). *Does inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi reduce trunk disease in grapevine rootstocks?* Horticulturae, 5(3), 1–12. <https://doi.org/10.3390/horticulturae5030061>
- Holland, T.C., Bowen, P., Bogdanoff, C., Hart, M.M. (2014). *How distinct are arbuscular mycorrhizal fungal communities associating with grapevines?* Biology and Fertility of Soils, 50(4), 667–674. <https://doi.org/10.1007/s00374-013-0887-2>
- Igual, J. M., Valverde, A., Cervantes, E., Velázquez, E. (2001). *Phosphate solubilizing bacteria as inoculants for agriculture: use of updated molecular techniques in their study*. Agronomie 21: 561-568.

- Jackson, R.S. (2014). *Wine science: principle and applications*. Science, Elsevier
- Jaimez-Vega, M.C., Rodríguez-Romero, A.S., (2006). *Uso potencial de hongos micorrícicos en sanidad vegetal*. Vida Rural nº 229 (págs. 28-30).
- Janicka-Russak, M., Kabała, K., Burzyński, M., Kłobus, G., (2008). *Response of plasma membrane H⁺-ATPase to heavy metal stress in Cucumis sativus roots*. J. Exp. Bot. 59, 3721–3728.
- Jansa, J., Smith, F.A., Smith, S.E. (2008). *Are there benefits of simultaneous root colonization by different arbuscular mycorrhizal fungi?* New Phytol 177:779–789. doi:10.1111/j.1469-8137.2007.02294.x
- Jeffries, P., Barea, J.M. (2001). *Arbuscular mycorrhizal, a key component of sustainable plant soil ecosites*. In: Hock. B. (ed) The mycota. Vol. IX fangal associations. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. Pp 95-113.
- Johansen, A., Finlay, R.D., Olsson, P.A. (1996). *Nitrogen metabolism of external hyphae of the arbuscular mycorrhizal fungus Glomus intraradices*. New Phytol 133:705–712
- Johansen, A., Jakobsen, I., Jensen, E.S. (1992). *Hyphal transport of 15N-labelled nitrogen by a vesicular—arbuscular mycorrhizal fungus and its effect on depletion of inorganic soil N*. New Phytol 122:281–288
- Joner, E.J., Briones, R., Leyval, C. (2000). *Metal-binding capacity of arbuscular mycorrhizal mycelium*. Plant Soil 226:227–234
- Karandashov, V., Bucher, M. (2005). *Symbiotic phosphate transport in arbuscular mycorrhizas*. Trends Plant Sci. 10: 22-29.
- Khan, A.G. (2006). *Mycorrhizo remediation an enhanced form of phytoremediation*. J Zhejiang Univ (Sci B) 7:503–514
- Koide, R.T., Kabir, Z. (2000). *Extraradical hyphae of the mycorrhizal fungus Glomus intraradices can hydrolyse organic phosphate*. New Phytol. 148: 511-517.
- Krishna, H., Singh, S.K., Sharma, R.R., Khawale, R.N. (2005). *Biochemical changes in micropropagated grape (Vitis vinifera L.) plantlets due to arbuscular-mycorrhizal fungi (AMF) inoculation during ex vitro acclimatization*. Sci Hortic-Amsterdam 106:554–567
- Medina García, L. R. (2016). *Review The agriculture , salinity and arbuscular mycorrhizal fungi : a need , a problem and an alternative*. Cultivos Tropicales 37(3), 42–49. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.1117.9765>
- Meyer, S.T., Castro, S.R., Fernandes, M.M., Soares, A.C., Souza Freitas, G.A., Ribeiro, E., 2016. *Heavy-metal contaminated industrial soil: Uptake assessment in native plant species from Brazilian Cerrado*. Int. J. Phytoremediation 18, 832–838.
- Montaño, N.M., Camargo-Ricalde, S.L., García-Sánchez, R., Monroy, A. (2007). *Micorrizas arbusculares en ecosistemas áridos y semiáridos (Arbuscular mycorrhizae in arid and semiarid ecosystems)*. Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAT, Mundi-Prensa SA de CV, UAM Iztapalapa, FES Zaragoza, UNAM. Distrito Federal, México. 460 pp.

- Nikolaou, N., Karagiannidis, N., Koundouras, S., Fysarakis, I. (2002). *Effects of different P sources in soil on increasing growth and mineral up- take of mycorrhizal Vitis vinifera L. (cv. Victoria) vines*. J Int Sci Vigne Vin 36:195–204
- Ninkov, J., Paprić, Sekulić, P. (2012). *Copper content of vineyard soils at Sremski Karlovci (Vojvodina Province, Serbia) as affected by the use of copper-based fungicides*. Int J Environ An Chem 92: 592–600. doi:10.1080/03067310903428743
- Organización Internacional de la Viña y el Vino (2020). Superficie del viñedo. Disponible en: <https://www.oiv.int/public/medias/7903/actualidad-oiv-de-la-coyuntura-del-sector-vitivincola-mundi.pdf>
- Ozdemir, G., Akpınar, C., Sabir, A., Bilir, H., Tangolar, S., & Ortas, I. (2010). *Effect of inoculation with mycorrhizal fungi on growth and nutrient uptake of grapevine genotypes (Vitis spp.)*. European Journal of Horticultural Science, 75(3), 103–110.
- Petgen, M., Schropp, A., George, E., Römheld, V. (1998). *Einfluss unterschiedlicher Inokulationstiefen mit dem arbuskulären Mykorrhizapilz Glomus mosseae auf die Mykorrhizierung bei Reben (Vitis sp.) in Wurzelbeobachtungskäten*. Vitis 37:99–105
- Quiñones-Aguilar, E., Ferrera-Cerrato, R., Hernández-Acosta, E., & Rincón-Enríquez, G. (2012). *Interaction of Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Phosphorus Fertilization in Papaya*. Terra Latinoamericana, 30(2), 165–176.
- Raven, P.H., Evert, R.F., Eichhorn, S.E. (1992). *Biología de las plantas*. Editorial Reverté S.A.
- Real Decreto 1702/2011, de 18 de noviembre, de inspecciones periódicas de los equipos de aplicación de productos fitosanitarios. Boletín Oficial del Estado nº 296, de 9 de diciembre de 2011.
- Reglamento (UE) 2019/1009 del Parlamento Europeo y del Consejo, de 5 de junio de 2019, por el que se establecen disposiciones relativas a la comercialización de los productos fertilizantes UE y se modifican los Reglamentos (CE) nº 1069/2009 y (CE) nº 1107/2009 y se deroga el Reglamento (CE) nº 2003/2003. Diario Oficial de la Unión Europea L nº 170, de 25 de junio de 2019, páginas 1 a 114.
- Reynolds, A.G. (2010). *Managing wine quality: viticulture and wine quality*. Science, Elsevier
- Ruiz-Lozano, J.M. (2003). *Arbuscular mycorrhizal symbiosis and alleviation of osmotic stress. New perspectives for molecular studies*. Mycorrhiza 13:309–317. doi:10.1007/s00572-003-0237-6
- Schreiner, R.P., Mihara, K.L. (2009). *The diversity of arbuscular mycorrhizal fungi amplified from grapevine roots (Vitis vinifera L.) in Oregon vineyards is seasonally stable and influenced by soil and vine age*. Mycologia 101, 599–611.
- Sharma, D., Kapoor, R., Bhatnagar, A.K. (2009). *Differential growth response of Curculigo orchoides to native arbuscular mycorrhizal fungal (AMF) communities varying in number and fungal components*. Eur J Soil Biol 45:328–333. doi:10.1016/j.ejsobi.2009.04.005

- Smith, S.E., Jakobsen, I., Grønlund, M., Smith, F.A. (2011). *Roles of arbuscular mycorrhizas in plant phosphorus nutrition: interactions between pathways of phosphorus uptake in arbuscular mycorrhizal roots have important implications for understanding and manipulating plant phosphorus acquisition*. *Plant Physiol* 156:1050–1057. doi: 10.1104/pp.111.174581
- Smith, S.E., Read, D.J. (1997). *Mycorrhizal symbiosis*, 2nd ed. Academic Press Ltd., London, England. Sylvia DM
- Toussaint, J-P., St-Arnaud, M., Charest, C. (2004). *Nitrogen transfer and assimilation between the arbuscular mycorrhizal fungus Glomus intraradices Schenck & Smith and Ri T-DNA roots of Daucus carota L. in an in vitro compartmented system*. *Can J Microbiol* 50:251–260. doi:10.1139/w04-009
- Treeby, M.T., van Steveninck, R.F.M. (1988) *The influence of salinity on phosphate uptake and distribution in lupin roots*. *Physiologia Plantarum*, vol. 72, no. 3, pp. 617-622, ISSN 1399-3054, DOI 10.1111/j.1399- 3054.1988.tb09172.x.
- Trouvelot, S., Bonneau, L., Redecker, D., van Tuinen, D., Adrian, M., Wipf, D. (2015). *Arbuscular mycorrhiza symbiosis in viticulture: a review*. *Agronomy for Sustainable Development*, 35(4), 1449–1467. <https://doi.org/10.1007/s13593-015-0329-7>
- Úrbez-Torres, J.R., Haag, P., Bowen, P., O’Gorman, D.T. (2014). *Grapevine trunk diseases in British Columbia: Incidence and characterization of the fungal pathogens associated with black foot disease of grapevine*. *Plant Dis*. 98, 456–468.
- Van Geel, M., Verbruggen, E., De Beenhouwer, M., van Rennes, G., Lievens, B., Honnay, O. (2017). *High soil phosphorus levels overrule the potential benefits of organic farming on arbuscular mycorrhizal diversity in northern vineyards*. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 248(April), 144–152. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.07.017>
- Vukicevich, E., Lowery, D.T., Eissenstat, D., Hart, M. (2019). *Correction to: Changes in arbuscular mycorrhizal fungi between young and old Vitis roots* (*Symbiosis*, (2019), 10.1007/s13199-019-00598-3). *Symbiosis*, 1, 33–42. <https://doi.org/10.1007/s13199-019-00604-8>
- Yruela, I. (2005). *Copper in plants*. *Braz. J. Plant Physiol.* 171, 145–156.