

Función de los hongos micorrícicos arbusculares en la biorremediación de metales pesados

Carreón-Abud Yazmín , Rojas-Jacuinde Nancy R, Alvarado-Herrejón Mónica, García-Rueda Sandra E

Laboratorio de Genética y Microbiología, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Francisco J. Múgica s/n. Col. Felicitas del Río. Morelia, Michoacán.

Resumen

En esta revisión se examinan los mecanismos potenciales de los hongos micorrícicos arbusculares (HMA) y su papel en la simbiosis que forman con la mayoría de las plantas terrestres, así como su beneficio en la fitorremediación. Aunque muchos de los Metales Pesados (MP) son componentes esenciales de las funciones metabólicas para las plantas y presentan una biodisponibilidad dentro de los rangos de concentración apropiados, el exceso de MP en el ambiente, (por ejemplo, en los suelos o los sistemas acuáticos), sin duda, causa efectos de toxicidad directa, y desequilibrios de la captura y disponibilidad de nutrientes. En consecuencia, el aumento de MP contaminantes proporciona un desafío ecológico considerable, resultado de los impactos directos e indirectos en la función de los ecosistemas. Se ha demostrado que la unión de metales con HMA puede reducir significativamente la absorción del exceso de metales potencialmente dañinos, lo que reduce la carga de estrés al metal para la planta que se refleja en la salud de la planta. La simbiosis MA en la fitorremediación de metales se relaciona de nuevo con el papel de la micorrizosfera en la estabilización de la matriz del suelo a través de la agregación de suelos inducida por micorrizas.

Palabras clave: metales pesados, hongos micorrícicos arbusculares, fitorremediación.

Function of arbuscular mycorrhizal fungi in bioremediation of heavy metals

Abstract

This review examines the potential mechanisms of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and their role in the symbiosis with most terrestrial plants, and also their benefit in phytoremediation. Although many of the Heavy Metals (HM) are essential components of the metabolic functions for plants and have a bioavailability within the appropriate concentration ranges, the excess of HM in the environment (e.g. in soils or aquatic systems) undoubtedly causes direct toxicity effects as well as potentially induces nutrient imbalances. As a result, the increase in pollutant HM provides a considerable ecological challenge resulting from direct and indirect impacts on the function of ecosystems. It has been shown that metal bonding to AMF can significantly reduce the absorption of potentially harmful excess metals, which reduces stress of the metal to plants, and is reflected in the health of the plant. The symbiosis MA in the phytoremediation of metals is again related to the role of mycorrhizal in the stabilization of the soil matrix through the aggregation of soils induced by mycorrhizae.

Key words: Heavy metals, arbuscular mycorrhizal fungi, phytoremediation.

Introducción

La contaminación por metales pesados (MP) es producto de las actividades antropogénicas modernas, debido al uso intensivo de combustibles fósiles y recursos minerales no renovables, a través de gran cantidad de procedimientos del desarrollo industrial y agrícola contemporáneo (Alkorta *et al.*, 2004, Wuana y Okieimen, 2011). En el contexto de la minería y la manufactura industrial, el aumento de los MP en el medio ambiente se derivan generalmente a partir del refinamiento de los materiales crudos, el consumo de combustibles (por ejemplo, carbón), y durante este proceso existe además, la producción concomitante de aguas residuales industriales y la utilización de materiales contaminantes. Del mismo modo, en la agricultura, la introducción de contaminantes de metales en los agroecosistemas, por lo general se deriva de la aplicación de pesticidas químicos, aditivos de granja, fertilizantes y su persistencia en suelos agrícolas. Tras su liberación en el medio ambiente (a menudo en exceso de sus rangos típicos de origen natural o de concentración), los MP persisten en los ecosistemas en función de su constitución química y biodisponibilidad relativa (Audet, 2014).

Aunque muchos de los MP, son componentes esenciales de las funciones metabólicas para las plantas y presentan una biodisponibilidad dentro de los rangos

de concentración apropiados, el exceso de MP en el medio ambiente (por ejemplo, en los suelos o los sistemas acuáticos), sin duda, causa efectos de toxicidad directa, así como induce potencialmente desequilibrios de nutrientes. En consecuencia, el aumento de MP contaminantes proporciona un desafío ecológico considerable que resulta de los impactos directos e indirectos en la función de los ecosistemas, ya que afectan a casi todos los tipos de ambientes terrestres y acuáticos. Por estas razones, la remediación de ambientes contaminados con metales se ha convertido en una de las estrategias de investigación esencial aplicada en todo el mundo, con el objeto de realizar los esfuerzos necesarios e incorporar diversos componentes de la ecotoxicología, biogeoquímica y microbiología del suelo (Audet, 2014).

Uno de los aspectos importantes en la investigación tecnológica para contrarrestar el estrés abiótico y biótico de las plantas es la simbiosis micorrícica que se considera por algunos autores como “raíces de hongos” que se encuentran “viviendo juntos” o bien, hongos que viven en las raíces de plantas (Boucher *et al.*, 1982; Leung y Poulin, 2008). Esta antigua asociación mutualista entre los hongos del suelo y las raíces de las plantas vasculares representa una compleja dinámica constituida por una diversidad de interacciones que desempeñan un papel fundamental en la nutrición de las plantas y la estabilización del suelo a través de una variedad de condiciones del medio (Koide, 1991, 1993), incluyendo la deficiencias de metales y/o de nutrientes (Leyval *et al.*, 1997; Gähre y Pazkowski de 2006).

✉ Dra. Yazmín Carreón Abud, ycabud@gmail.com, ycabud@umich.mx
Laboratorio de Genética y Microbiología, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Francisco J. Múgica s/n, Col. Felicitas del Río. Tel: (443) 3 22 35 00 Ext. 4224, Fax: (443) 3 04 08 09.

Este tipo de relación conforma un componente importante en la estructura y fertilidad de los suelos (Van der Heijden *et al.*, 1998, 2003), ya que los hongos micorrícicos son bien conocidos como contribuyentes para una mejor absorción de macronutrientes (fósforo y nitrógeno), además de la absorción de micronutrientes que se encuentran en cantidades traza como algunos metales y cuya limitación en las plantas, provoca un crecimiento deficiente en las mismas.

Por otra parte, los hongos micorrícicos (HMA) pueden limitar la translocación de los MP, y así mitigar los efectos de su toxicidad (Corradi y Charest, 2011). Como se evidencia a través de una variedad de contextos de investigación, estas propiedades combinadas comúnmente han sugerido a los HMA como componentes beneficiosos en el funcionamiento y la recuperación de los ecosistemas contaminados con metales, y muchos autores han sugerido que las asociaciones de micorrizas podrían aprovecharse en el marco de las estrategias de fitorremediación y facilitar la recuperación de los sistemas afectados (Joner *et al.*, 2000; Miransari, 2011; Audet, 2012; Meier *et al.*, 2012a, b; Rajkumar *et al.*, 2012; Zare-Maivan, 2013). Este tipo de procesos multilaterales (aunque a veces benigna dependiendo de las condiciones ambientales) son fundamentales para el funcionamiento de los ecosistemas naturales y, cuando se combina con las propiedades intrínsecas de la planta tolerancia al estrés (por ejemplo, fitoextractores e hipertolerancia), podrían aumentar la eficiencia de la fitorremediación (Meier *et al.*, 2012a, b; Pongrac *et al.*, 2013).

Hongos micorrícicos arbusculares y la tolerancia a estrés de la planta

Los hongos micorrícicos arbusculares (HMA) aparecieron por lo menos hace 450 millones de años (según el registro fósil), y supuestamente pudieron haber tenido un origen común con los hongos parásitos y saprofitos (Purin y Rillig, 2008).

La simbiosis micorrícica arbuscular es una interacción antigua que se produce entre numerosas especies fúngicas del phylum Glomeromycota y aproximadamente el 90% de todas las plantas (Remy *et al.*, 1994; Redecker *et al.*, 2000; Schüßler *et al.*, 2001). Una característica distintiva de todos los tipos de simbiosis de micorrizas (Peterson *et al.*, 2004) es el desarrollo de la micorrizósfera (**Figura 1**), la cual constituye un microambiente de la interacción biológica, que consiste de las zonas combinadas de la raíz (rizósfera) e hifas extra radicales (hifósfera). Este microambiente, abarca una interfaz altamente activa y multilateral entre las plantas hospedantes, hongos micorrícicos arbusculares, el suelo y su ambiente más próximo a la planta (Garbaye, 1991; Duponnois *et al.*, 2008).

Los beneficios de la interacción micorrícica, se deben al intercambio bidireccional de recursos entre ambos simbioses (componente micobionte y componente ficobionte) (Audet, 2012). El hongo o componente (micobionte) lleva a cabo la transferencia de los nutrientes del suelo hacia la planta hospedera, y ésta a su vez (componente ficobionte) le proporciona a cambio carbono para su nutrición en forma de carbohidratos, producto de

su metabolismo. Por el contrario, los beneficios indirectos de la interacción de los procesos periféricos que provocan las condiciones de impacto o circunstancias del crecimiento proximal en el microambiente pueden beneficiar indirectamente no solamente a la planta hospedera, sino también a especies de microorganismos adyacentes (por ejemplo, la modificación de la solubilidad de los nutrientes del suelo o la estabilización de la matriz del suelo) (Audet, 2014).

Captación de nutrientes y MP

La productividad de las plantas en sistemas naturales y agrícolas está generalmente limitada por la disponibilidad de nitrógeno y/o fósforo del suelo (Viloušek y Howarth, 1991; George *et al.*, 1995; Fitter *et al.*, 2011) y, por supuesto, depende también de factores abióticos como el clima, zona geografía, y el tipo de suelo. La deficiencia de cualquiera de estos macronutrientes ocasiona una disminución en el crecimiento de las plantas, además de otros síntomas generales de su función metabólica (Mengel *et al.*, 2001; Cleveland *et al.*, 2002). El papel de HMA en la adquisición de N y P se ha descrito bien a través de varias etapas, en particular por la asimilación de HMA para el intercambio de los mismos en las plantas hospederas, incluyendo transportadores y enzimas (Schachtman *et al.*, 1998; Jin *et al.*, 2005; Chalot *et al.*, 2006; Govindarajulu *et al.*, 2005; Javot *et al.*, 2007).

En relación a la captación de micronutrientes tales como MP, la deficiencia de éstos en las plantas, pueden ocurrir por el tipo de suelo que se presente, y la zona geográfica, y suelen presentarse en ambientes templados (suelos vertisoles) o en ambientes tropicales (suelos ultisoles y oxisoles). Por el contrario, en condiciones de exceso de concentraciones de MP en los suelos (por ejemplo suelos derivados de minas o contaminados de MP por industrias) la micorrizósfera de HMA permite a las plantas contrarrestar a través del aumento de la capacidad de absorción de la rizósfera (Schwab *et al.*, 1991; Eckhard *et al.*, 1994; Marschner, 1995; Liu *et al.*, 2000), y la hifósfera expansiva, que le permite una mayor eficiencia en la captación de nutrientes dentro de la micorrizósfera debido a la exudación de los quelantes orgánicos a través del micelio del hongo y la planta hospedera (Cahill y McNickle, 2011) (**Figura 2**).

Aunque pueda parecer contradictorio que los HMA pueden aumentar la absorción de metales tóxicos y conducirlos a las plantas, con efectos fisiológicos perjudiciales para ellas, esto se debe al hecho de que las hifas extraradicales e intraradicales se encuentren involucradas activamente en la captación de MP, y por lo mismo los MP son transportados en todo el micelio del hongo y transferirlas a la planta hospedera, lo que puede ser un indicador de un mutualismo altamente selectivo (González-Guerrero *et al.*, 2009). Mientras tanto, en condiciones de exceso de MP, la unión HMA con el metal, a menudo amortigua el ambiente del suelo y ofrece efectos fitoprotectores en la toxicidad de metales y los desequilibrios de nutrientes (Rangel *et al.*, 2013).

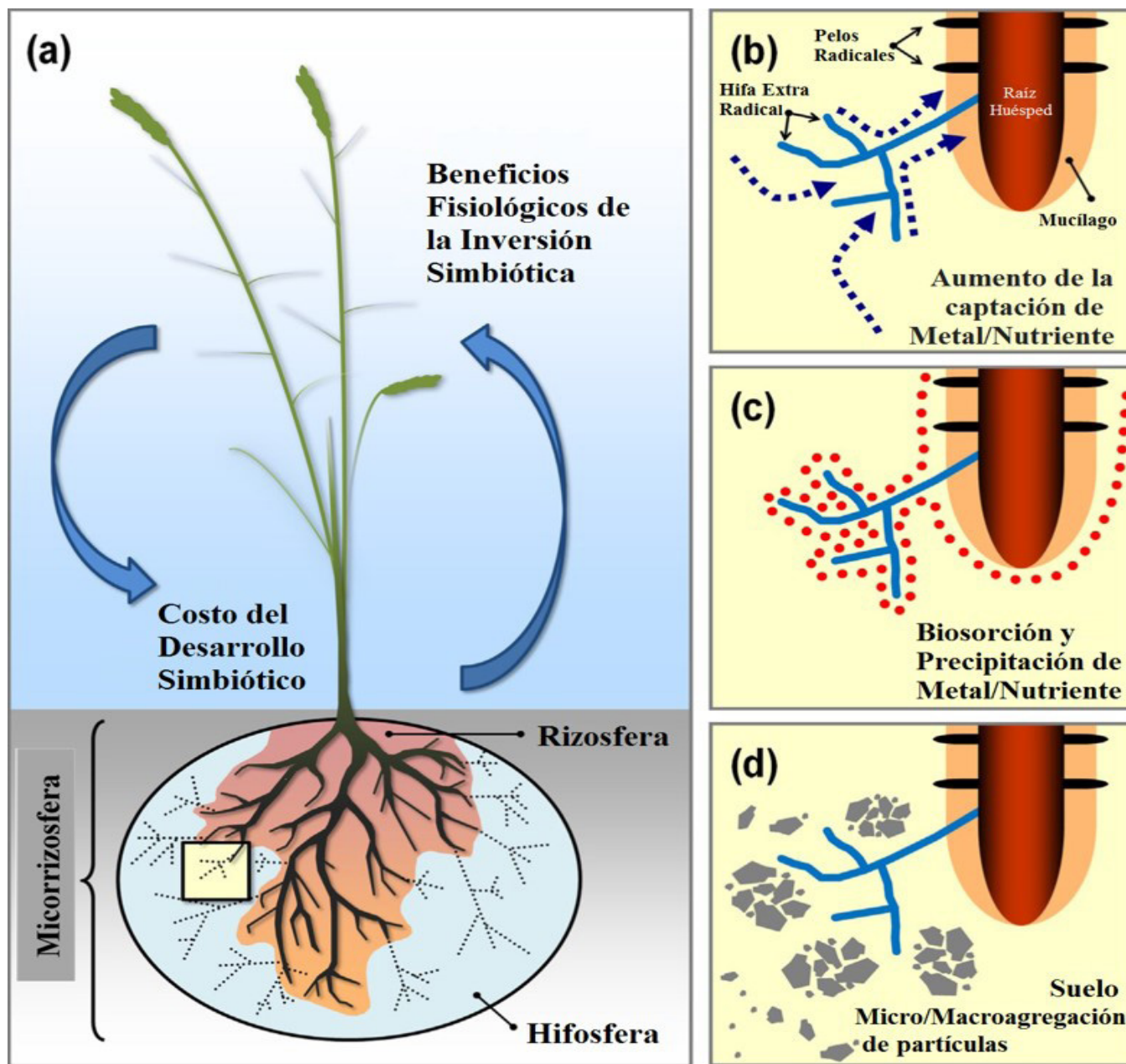


Figura 1. Flujos de energía que sustentan la simbiosis micorrizica. a) rizosfera, hifosfera y micorrizosfera en la zona del suelo. Representaciones mecánicas del b) incremento en la absorción de metales/ nutrientes, c) biosorción y precipitación de metales/nutrientes, y d) micro- y macroagregación de las partículas del suelo. Audet (2012)

Audet y Charest (2006, 2009, 2010, 2013), demostraron que la unión de metales con HMA puede reducir significativamente hasta el 50% la absorción del exceso de metales potencialmente dañinos, lo que reduce la carga de estrés al metal para la planta, lo cual se refleja en la salud de la misma. Esto ha sido demostrando tanto para los metales esenciales y no esenciales a través de una amplia gama de especies de plantas y hongos (Christie *et al.*, 2004; Hildebrandt *et al.*, 2007; Cavagnaro *et al.*, 2010).

Miransari (2011) en su última revisión de los mecanismos de tolerancia al estrés planta de metal, sugirió que existen especies de plantas y especies de HMA hiperacumuladoras de MP, y que a su vez, juntos, deben ser como “una

solución clave para el problema de la contaminación por metales pesados”, en función de sus “habilidades propias”. Más específicamente, se propuso que las adaptaciones fisiológicas atribuidas a plantas hiperacumuladoras de MP, podrían complementar las funciones de la HMA (y en particular la función de la micorrizosfera) de una forma sinérgica para mejorar las prácticas actuales de biorremediación.

Sin embargo, algunos autores (Audet, 2012) argumentan que este tipo de interacciones sinérgicas es paradójico, debido a que las especies de plantas hiperacumuladoras más eficientes, pertenecen a la familia Brassicaceae (Schreiner y Koide 1993a, 1993b) la cuales no son micotróficas, ni se

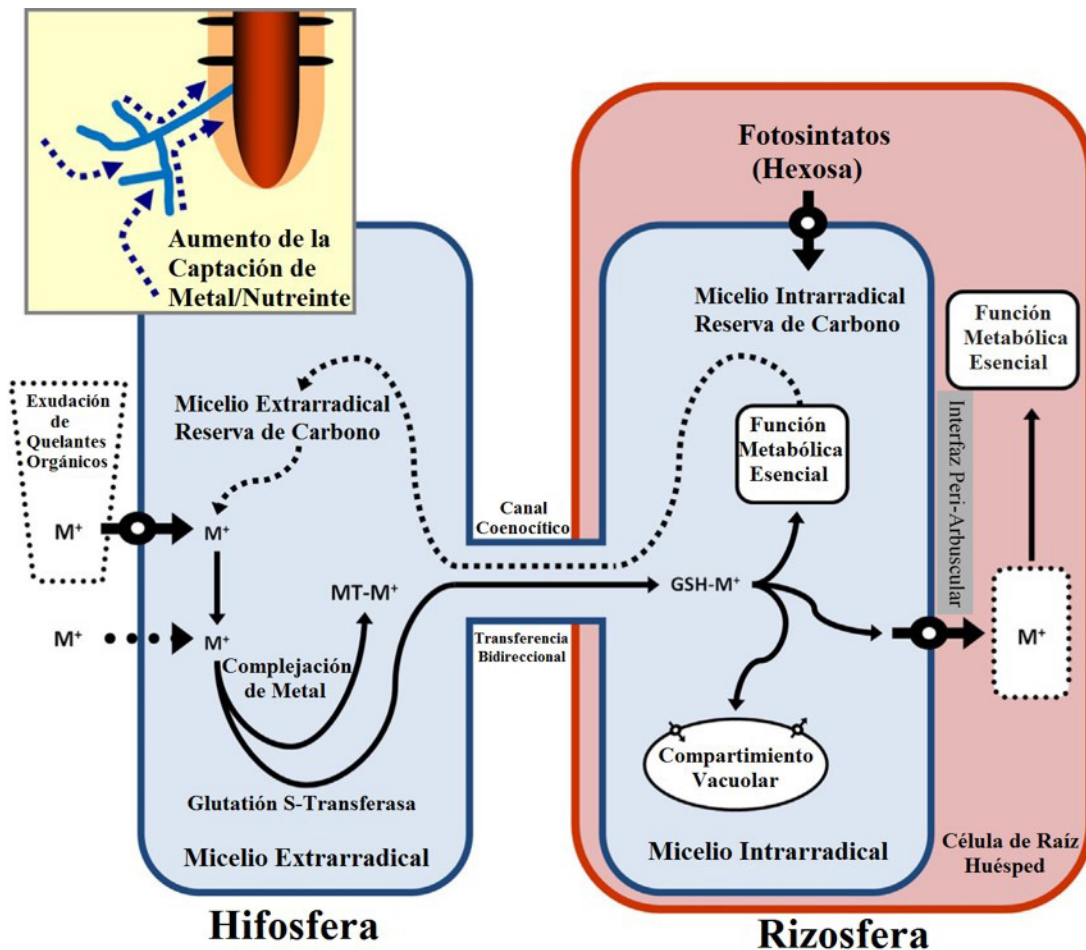


Figura 2. Ruta bioquímica generalizada para la absorción de metales y o nutrientes a través de la asociación micorrízica. Los nutrientes o metales son tomados de la solución del suelo, a través de las hifas micorrízicas (micelio intra y extrarradical) y luego a las raíces. Gaiühre y Pazkowski (2006)

asocian en ninguna etapa de su ciclo de vida con los HMA. Y a su vez, las especies de HMA más exitosas para absorber MP y limpiar los ambientes contaminados, se encuentran en ambientes extremadamente metalíferos (Del Val *et al* 1999; Meharg y Cairney 1999; Leyval *et al* 2002). Por lo tanto, se podría argumentar que el contexto ambiental de HMA y plantas-metaló-hiperacumuladoras es paradójico debido a la división fundamental de sus respectivos nichos ecológicos naturales.

Mediante la identificación de mecanismos de tolerancia al estrés se podrían proporcionar alternativas adecuadas para la aparente dicotomía que existente entre las plantas hiperacumuladoras y estrategias de vida de los HMA (Audet y Charest 2007a, 2007b, 2008), en el contexto de biorremediación.

Agregación de partículas de suelo

La simbiosis MA en la fitorremediación de metales se relaciona de nuevo con el papel de la micorrizosfera en la estabilización de la matriz del suelo a través de la agregación de suelos inducida por micorrizas. En este sentido, la proliferación de la micorrizosfera implica la penetración de raíces e hifas fúngicas en los microporos del suelo para

luego mejorar significativamente las propiedades de agregación del suelo y posteriormente mejorar la retención de agua y la capacidad de retención de nutrientes (Beare *et al.*, 1995; Rillig, 2006, Rillig *et al.*, 2010). El mayor grado de ramificación de micorrizas produce fuerzas locales que facilitan la formación de microagregados debido a la alineación de la materia del suelo y a por tanto, la formación de macroagregados debidos al enmarañamiento micorrízico (Miller y Jastrow, 1990; Piotrowski *et al.*, 2004; Rillig y Mummey, 2006) (**Figura 3**). En ambos casos, la matriz del suelo y su estructura, se refuerza conduciendo a una mayor resiliencia en relación, por ejemplo, con el secado del suelo, la inundación, la compactación, la lixiviación y erosión de los nutrientes (Augé, 2004), sin mencionar los efectos adicionales asociados con el metal, que es la capacidad de retención de nutrientes.

Otra consecuencia de la proliferación micorrízica y la exudación del mucílago de las raíces y de los compuestos relacionados con la glomalina, la cual es una proteína del suelo, formada por los HMA, y que funciona en la micro modificación del pH y en las interacciones activas o reclutamiento de los microbios presentes del suelo (Newsham *et al.*, 1995, Wardle *et al* 1998, 2004, Bonfante

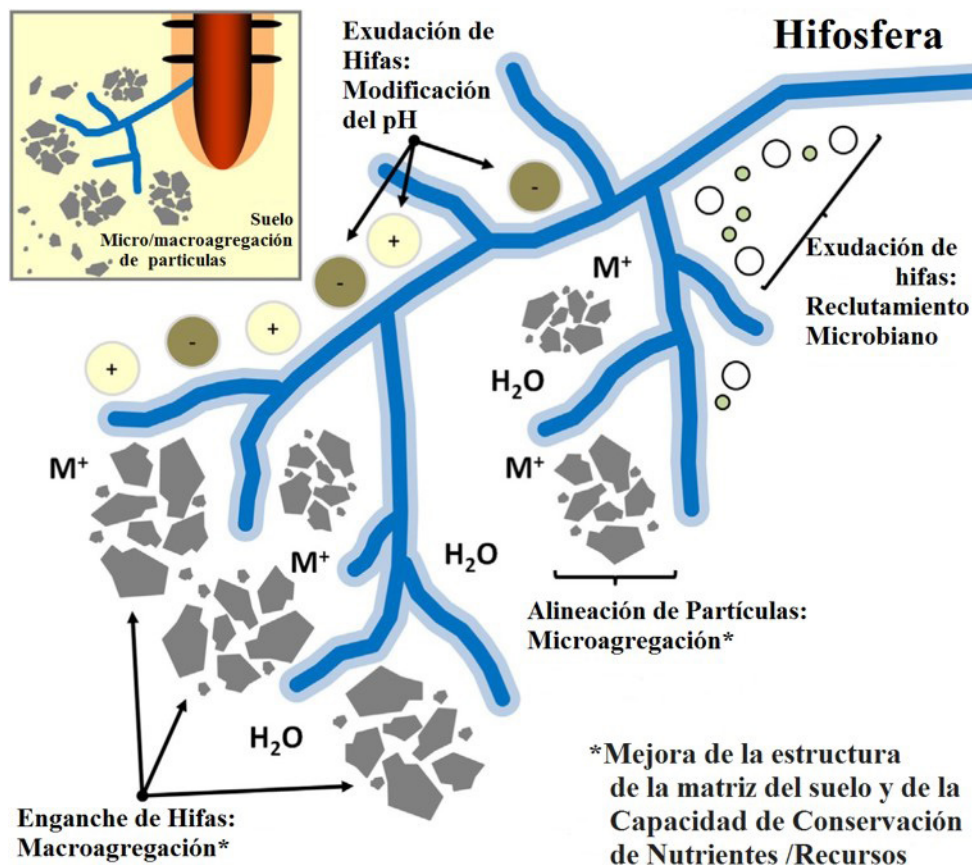


Figura 3. Representación generalizada de micro y macroagregación de partículas de suelos. El aumento de la estructura de la matriz del suelo y de la capacidad de retención de nutrientes, se muestra en los procesos de exudación de hifas (por ejemplo, conduce a la modificación del pH y reclutamiento microbiano), alineación de partículas del suelo (por ejemplo, microagregación). Rillig y Mummey (2006)

y Anca, 2011). Estos cambios sutiles pueden no alterar drásticamente los patrones de absorción de nutrientes/metales, o la biodisponibilidad del suelo hasta el punto de afectar los atributos fisiológicos de las plantas per se, pero todavía se considera que están más influenciados a los factores abióticos y bióticos del suelo en favor de las plantas hospedantes.

Conclusiones

En esta revisión se examinaron los mecanismos potenciales de los HMA y su extensa simbiosis con la mayoría de las plantas, como componentes beneficiosos en la fitorremediación de entornos contaminados con metales. Al evaluar estos procesos desde una perspectiva combinada y multilateral, se establece una base conceptual para el funcionamiento dinámico de la simbiosis micorrícica a través de una gama de condiciones de exposición de metal, con el objeto de hacerlo menos tóxico a las plantas. Esto se ve reflejado por los procesos de captación mejorada de metal y/o nutrientes, biosorción y precipitación de metal y/o nutrientes y micro y macroagregación de partículas del suelo. De hecho, hay consenso de que estos atributos podrían ser altamente favorables para mejorar la eficiencia de la fitorremediación de metales.

Referencias

- Alkorta I, Hernandez-Allica J, Becerril JM, Amezcua I, Albizu I, Garbisu C** (2004) Recent findings on the phytoremediation of soils contaminated with environmentally toxic heavy metals and metalloids such as zinc, cadmium, lead and arsenic. *Rev. Environ. Sci. Biotech.* 3: 71-90.
- Audet P** (2014) Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Metal Phytoremediation: Ecophysiological Complementarity in Relation to Environmental Stress. In P Ahmad, S Rasool (eds.), *Emerging Technologies and Management of Crop Stress Tolerance Volume II A Sustainable approach*. United State of America: Elsevier-Academic Press, pp 133-160.
- Audet P** (2012) AM symbiosis and other plant-soil interactions in relation to environmental stress. In P Ahmad, MNV Prasad (eds.), *Environmental Adaptations and Stress Tolerance of Plants in the Era of Climate Change*. New York: Springer, pp 233-264.
- Audet P, Charest C** (2006) Effects of AM colonization on "wild tobacco" plants grown in zinc contaminated soil. *Mycorrhiza*. 16: 277-283.
- Audet P, Charest C** (2007a) Dynamics of AM symbiosis in heavy metal phytoremediation: meta analytical and conceptual perspectives. *Environ. Pollut.* 147: 609-614.
- Audet P, Charest C** (2007b) Heavy metal phytoremediation from a meta analytical perspective. *Environ. Pollut.* 147: 231-237.

- Audet P, Charest C** (2008) Allocation plasticity & metal partitioning: meta analytical perspectives in phytoremediation. *Environ. Pollut.* 156: 290-296.
- Audet P, Charest C** (2009) Contribution of AM symbiosis to in vitro root metal uptake: from trace to toxic metal conditions. *Botany*. 87: 913-921.
- Audet P, Charest C** (2010) Determining the impact of the AM mycorrhizosphere on "dwarf" sunflower Zn uptake and soil Zn bioavailability in a compartmental growth environment. *J. Bot* (2010) Article ID 268540, 11 p
- Audet P, Charest C** (2013) Assessing the AM mycorrhizosphere's stratum of influence: plant metal uptake and soil metal bioavailability in a compartmental growth environment. *Arch. Agron. Soil Sci.* 59: 533-548.
- Augé RM** (2004) Arbuscular mycorrhizae and soil/plant water relations. *Can. J. Soil Sci.* 84: 373-381.
- Beare MH, Coleman DC, Crossley DA, Hendrix PF, Odum EP** (1995) A hierarchical approach to evaluating the significance of soil biodiversity and no-tillage ultisols. *Plant Soil*. 170: 5-22.
- Bonfante P, Anca IA** (2011) Plants, mycorrhizal fungi, and bacteria: a network of interactions. *Ann. Rev. Microbiol.* 63: 363-386.
- Boucher DH, James S, Keeler KH** (1982) The ecology of mutualism. *Ann. Rev. Ecol. Sys.* 13: 315-347.
- Cahill JF, McNickle GG** (2011) The behavioral ecology of nutrient foraging in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 42: 289-311.
- Cavagnaro TR, Dickson RS, Smith FA** (2010) Arbuscular mycorrhizas modify plant responses to soil zinc addition. *Plant Soil*. 329: 307-313.
- Chalot M, Blaudez D, Brun A** (2006) Ammonia: a candidate for nitrogen transfer at the mycorrhizal interface. *Trends Plant Sci.* 11: 263-266.
- Christie P, Li XL, Chen BD** (2004) Arbuscular mycorrhiza can depress translocation of zinc to shoots of host plants in soils moderately polluted with zinc. *Plant Soil*. 261: 209-217.
- Cleveland CC, Townsend AR, Schmidt SK** (2002) Phosphorus limitation of microbial processes in moist tropical forests: evidence from short-term laboratory incubations and field studies. *Ecosystems*. 5: 680-691.
- Corradi N, Charest C** (2011) Some like it toxic. *Mol. Ecol.* 20: 3289-3290.
- Del Val C, Barea JM, Azco'n-Aguilar C** (1999) Diversity of arbuscular mycorrhizal fungus populations in heavy-metal-contaminated soils. *Appl Environ Microbiol.* 65: 718-723.
- Duponnois R, Galiana A, Prin Y** (2008) The mycorrhizosphere effect: a multitrophic interaction complex improves mycorrhizal symbiosis and plant growth. In SZ Anwar, AM Sayeed, F Kazuyoshi (eds.), *Mycorrhizae: Sustainable Agriculture and Forestry*. Berlin: Springer, pp 227-240.
- Eckhard G, Römheld V, Marschner H** (1994) Contribution of mycorrhizal fungi to micronutrient uptake by plants. In J Manthey, DE Crowley, GL Luster (eds.), *Biochemistry of Metal Micronutrients in the Rhizosphere*. Boca Raton: CRC Press, pp 93-110.
- Fitter AH, Helfason T, Hodge A** (2011) Nutritional exchanges in the arbuscular mycorrhizal symbiosis: implications for sustainable agriculture. *Fungal Biol. Rev.* 25: 68-72.
- Garbaye J** (1991) Biological interactions in the mycorrhizosphere. *Cell. Mol. Life. Sci.* 47: 370-375.
- George E, Marschner H, Jakobsen I** (1995) Role of arbuscular mycorrhizal fungi in uptake of phosphorus and nitrogen from soil. *Crit. Rev. Biotech.* 15: 257-270.
- González-Guerrero M, Benabdellah K, Ferrol N, Azco'n-Aguilar C** (2009) Mechanisms underlying heavy metal tolerance in arbuscular mycorrhizas. In C Azcón-Aguilar, JM Barea, S Gianinazzi, V Gianinazzi-Pearson (eds.), *Mycorrhizas: Functional Processes and Ecological Impact*. Berlin: Springer, pp 1-16.
- Govindarajulu M, Pfeffer PE, Jin H, Douds DD, Allen JW, Bucking H** (2005) Nitrogen transfer in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Nature* 435: 819-823.
- Gaühre V, Pazkowski U** (2006) Contribution of the arbuscular mycorrhizal symbiosis to heavy metal phytoremediation. *Plant*. 223: 1115-1122.
- Hildebrandt U, Regvar M, Bothe H** (2007) Arbuscular mycorrhiza and heavy metal tolerance. *Phytochemistry*. 68: 139-146.
- Javot H, Pumplin N, Harrison MJ** (2007) Phosphate in the arbuscular mycorrhizal symbiosis: transport properties and regulatory roles. *Plant Cell Environ.* 30: 310-322.
- Jin H, Pfeffer PE, Douds DD, Piotrowski E, Lammers PJ, Shachar-Hill Y** (2005) The uptake, metabolism, transport and transfer of nitrogen in an arbuscular mycorrhizal symbiosis. *New Phytol.* 168: 687-696.
- Joner EJ, Briones R, Leyval C** (2000) Metal-binding capacity of arbuscular mycorrhizal mycelium. *Plant Soil* 226: 227-234.
- Koide RT** (1991) Nutrient supply, nutrient demand and plant response to mycorrhizal infection. *New Phytol.* 117: 365-386.
- Koide RT** (1993) Physiology of the mycorrhizal plant. *Adv. Plant Pathol.* 9: 33-54.
- Leung TLF, Poulin R** (2008) Parasitism, commensalism and mutualism: exploring the many shades of symbiosis. *Vie Milieu*. 58: 107-115.
- Leyval C, Joner EJ, del Val C, Haselwandter K** (2002) Potential of arbuscular mycorrhizal fungi for bioremediation. In S Gianinazzi, H Schuëpp, JM Barea, K Haselwandter (eds.), *Mycorrhizal technology in agriculture: from genes to bioproducts*. Birkhauser: Verlag, pp 175-186.
- Leyval C, Turnau K, Haselwandter K** (1997) Effect of heavy metal pollution on mycorrhizal colonization and function: physiological, ecological, and applied aspects. *Mycorrhiza*. 7: 139-153.
- Liu A, Hamel C, Hamilton RI, Ma BL, Smith DL** (2000) Acquisition of Cu, Zn, Mn and Fe by mycorrhizal maize (*Zea mays* L.) grown in soil at different P and micronutrient levels. *Mycorrhiza*. 9: 331-336.
- Marschner H** (1995) *Mineral Nutrition of Higher Plants*. Second ed. Berlin : Springer.
- Meharg AA, Cairney JWG** (1999) Co-evolution of mycorrhizal symbionts and their hosts to metal-contaminated environments. *Adv Ecol Res.* 30: 69-112.
- Meier S, Borie F, Bolan N, Cornejo P** (2012a) Phytoremediation of metal-polluted soils by arbuscular mycorrhizal fungi. *Crit. Rev. Environ. Sci. Tech.* 42: 741-775.
- Mengel K, Kosegarten H, Kirkby EA, Appel T** (2001) *Principles of Plant Nutrition*. Berlin: Springer.
- Miller RM, Jastrow JD** (1990) Hierarchy of root and mycorrhizal fungal interactions with soil aggregation. *Soil Biol. Biochem.* 22: 579-584.

- Miransari M** (2011) Hyperaccumulators, arbuscular mycorrhizal fungi and stress of heavy metals. *Biotech. Adv.* 29: 645-653.
- Newsham KK, Fitter AH, Watkinson AR** (1995) Multi-functionality and biodiversity in arbuscular mycorrhizas. *Trends Ecol. Evol.* 10: 407-411.
- Pawlowska TE, Charvat I** (2004) Heavy-metal stress and developmental patterns of arbuscular mycorrhizal fungi. *Appl Environ Microb.* 70: 6643-6649.
- Peterson LR, Massicotte HB, Melville LH** (2004) *Mycorrhizas: Anatomy and Cell Biology*. Ottawa: NRC Research Press.
- Piotrowski JS, Denich, T, Klironomos JN, Graham JM, Rillig MC** (2004) The effects of arbuscular mycorrhizae on soil aggregation depend on the interaction between plant and fungal species. *New Phytol.* 164: 365-373.
- Pongrac P, Vogel-Mikus K, Poschenrieder C, Barcelo J, Tolra R, Regvar M** (2013) Arbuscular mycorrhiza in glucosinolate-containing plants: the story of the metal hyperaccumulator *Noccaea* (*Thalpsia*) *praecox* (Brassicaceae). In FJ Bruijn (ed.), *Molecular Microbial Ecology of the Rhizosphere*. Vol. 2, New York: Wiley and Sons, pp 1023-1032.
- Purin S, Rillig MC** (2008) Parasitism of arbuscular mycorrhizal fungi: reviewing the evidence. *FEMS Microbiol. Lett.* 279: 8-14.
- Rajkumar M, Sandhya S, Prasad MNV, Freitas H** (2012) Perspectives of plant-associated microbes in heavy metal phytoremediation. *Biotech. Adv.* 30: 1562-1574.
- Rangel, WDM, Schneider J, Costa ETDS, Soares CRFS, Guilherme LRG, Moreira FMDS** (2013) Phytoprotective effect of arbuscular mycorrhizal fungi species against arsenic toxicity in tropical leguminous species. *Int. J. Phytorem.* 16: 840-858.
- Redecker D, Kodner R, Graham LE** (2000) Glomalean fungi from the Ordovician. *Science* 289: 1920-1921.
- Remy W, Taylor TN, Hass H, Kerp H** (1994) Four hundred-million-year-old vesicular arbuscular mycorrhizae. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 91: 11841-11843.
- Rillig MC, Mummey DL** (2006) Mycorrhizas and soil structure. *New Phytol.* 171: 41-53.
- Rillig MC, Mardatin NF, Leifheit EF, Antunes PM** (2010) Mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi increases soil water repellency and is sufficient to maintain water-stable soil aggregates. *Soil Biol. Biochem.* 42: 1189-1191.
- Schachtman DP, Reid RJ, Ayling SM** (1998) Phosphorus uptake by plants: from soil to cell. *Plant Physiol.* 116: 447-453.
- Schreiner RP, Koide RT** (1993a) Antifungal compounds from the roots of mycotrophic and non-mycotrophic plant species. *New Phytol.* 123: 99-105.
- Schreiner RP, Koide RT** (1993b) Mustards, mustard oils and mycorrhizas. *New Phytol.* 123: 107-113.
- Schüßler A, Schwarzott D, Walker C** (2001) A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycol. Res.* 105: 1413-1421.
- Schwab SM, Menge JA, Tinker PB** (1991) Regulation of nutrient transfer between host and fungus in vesicular-arbuscular mycorrhizas. *New Phytol.* 117: 387-398.
- Van der Heijden MGA, Klironomos JN, Ursic M, Moutoglis P, Streitwolf-Engel R, Boller T, Sanders IR** (1998) Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 396: 69-72.
- Van der Heijden MGA, Wiemken A, Sanders IR** (2003) Different arbuscular mycorrhizal fungi alter coexistence and resource distribution between co-occurring plants. *New Phytol.* 157: 569-578.
- Vilousek PM, Howarth RW** (1991) Nitrogen limitation on land and in the sea: how can it occur. *Biogeochemistry* 13: 87-115.
- Wardle DA, Barker GM, Bonner KI, Nicholson KS** (1998) Can comparative approaches based on plant ecophysiological traits predict the nature of biotic interactions and individual plant species effects in ecosystems? *J. Ecol.* 86: 405-420.
- Wuana RA, Okieimen FE** (2011) Heavy metals in contaminated soils: a review of sources, chemistry, risks and best available strategies for remediation. *ISRN Ecol* Article ID 402647, 20 p.
- Zare-Maivan H** (2013) Mycorrhizae adsorb and bioaccumulate heavy and radioactive metals. In EM Goltapeh, YR Danesh, A Varma (eds.), *Fungi as Bioremediators*. Berlin: Springer, pp 269-281.