

Tra i diversi tipi di micorrize esistenti in natura, le endomicorrize o micorrize arbuscolari (MA) sono quelle che trovano la maggior possibilità di impiego in campo agrario quale forma "ecologica" di fertilizzazione. Esse in sostanza incrementano le normali performance della pianta in termini di assorbimento idrico e di elementi nutritivi, ma svolgono anche un'azione indiretta di protezione della pianta medesima nei confronti degli attacchi di patogeni, instaurando tra l'altro interazioni sinergiche o antagonistiche con altri microrganismi della rizosfera.

Morfologia, fisiologia ed ecologia delle micorrize arbuscolari

di Adriana Hernandez Dorrego

La reciprocità presuppone una relazione benefica per entrambi gli organismi coinvolti: il fungo colonizza le radici della pianta, fornendole nutrienti minerali e acqua, che estrae dal suolo attraverso la sua rete esterna di ife, mentre la pianta fornisce al fungo substrati energetici e carboidrati derivati dalla via fotosintetica.

Viene chiamata micorriza l'associazione simbiotica tra le radici della maggior parte delle piante (agrarie e forestali) e alcuni funghi del suolo. Si tratta di una simbiosi in pratica universale, non solo perché quasi tutte le specie vegetali sono suscettibili di essere micorrizzate, ma anche perché possono essere presenti nella maggioranza degli habitat naturali.

Le micorrize sono tanto antiche quanto le piante e sono conosciute da oltre cento anni; si stima che circa il 95% delle specie vegetali note stabilisca una forma naturale e costante di simbiosi con questi funghi del suolo.

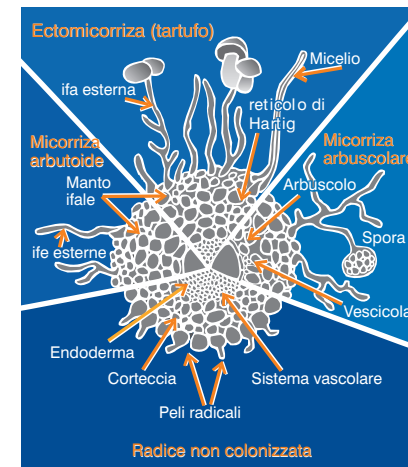


Fig. 1 - Rappresentazione schematica dei principali tipi di micorriza.

Esistono sette tipi di micorrize, classificati secondo criteri strutturali, funzionali e tassonomici in: ectomicorrize, endomicorrize o micorrize arbuscolari (MA), ectoendomicorrize, arbutoidi, monotropoidi, elicoidi e orquidioidi (Figura 1).

Per quanto riguarda le strutture sviluppate, il tipo di colonizzazione e il numero di specie vegetali e fungine coinvolte, si può affermare che le micorrize arbuscolari siano le più importanti e le più diffuse (sia a livello geografico che all'interno delle specie vegetali).

Questo tipo di micorrize si trova, in natura, nella maggior parte delle coltivazioni tropicali e subtropicali di interesse agronomico (Sieverding, 1991).

Sono presenti nella maggioranza delle Angiosperme, fatta eccezione per le famiglie delle *Chenopodiaceae* e delle *Cruciferae* (Francl, 1993),



e si formano in numerose specie perenni legnose, incluse molte Gimnosperme, eccezion fatta per le *Pinaceae* (Harley e Smith, 1983).

Le micorrize arbuscolari sono costituite da funghi che appartengono alla classe Zygomycetes; questi si caratterizzano perché producono, durante il loro ciclo vitale, strutture conosciute come *arbuscoli* (tutti) e *vescicole* (la maggioranza di essi).

Le vescicole sono organi di riserva lipidica, mentre gli arbuscoli sono le strutture responsabili del trasporto bidirezionale di nutrienti tra i simbionti, che si verifica nell'interfaccia pianta-fungo prodotta a questo livello (Franci, 1993).

Morfologia e sviluppo della simbiosi nelle micorrize arbuscolari

L'azione colonizzatrice del fungo si localizza tra l'epidermide e il parenchima corticale, non addentrandosi mai nell'endoderma, nei tessuti vascolari e meristemati (Harley e Smith, 1983); si determina così una marcata differenziazione dalle infezioni radicali di funghi patogeni, che penetrano invece nei vasi conduttori e nei meristemi.

Il processo di formazione della simbiosi comincia con la germinazione delle spore residenti nel suolo, quando le condizioni ambientali di temperatura e umidità sono favorevoli (Bolan e Abbott, 1983).

Dopo l'emissione del tubo o dei tubi germinativi, il micelio del fungo cresce fino a trovare una radice ospite, su cui forma una struttura simile ad un appressorio, che può penetrare tra le cellule epidermiche o attraverso i peli radicali.

Dopo la penetrazione, comincia la colonizzazione del tessuto parenchimatico della radice (Foto 1, 2, 3 e 4).

Nel mantello di questo tessuto si formano gli arbuscoli, prodotti da una ramificazione massiva dell'ifa dopo la penetrazione della parete cellulare. L'ifa ramificata si trova tra la membrana plasmatica della pianta e il fungo, nella zona d'interscambio di nutrienti.

La vita degli arbuscoli è molto breve: inferiore a 15 giorni (David, 1994).

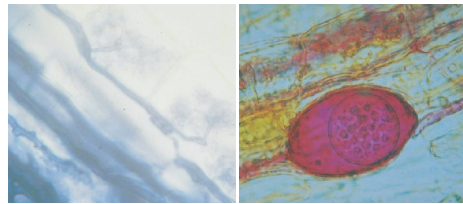


Foto 1 - Arbuscoli.

Foto 2 - Vescicole.

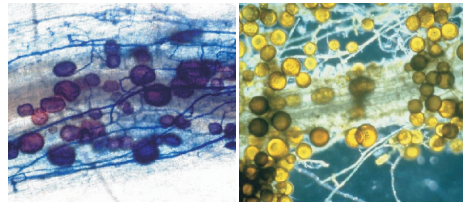


Foto 3 - Colonizzazione interna. Foto 4 - Spore secrete dal micelio esterno.

Le vescicole si formano generalmente agli estremi delle ife fungine e possono essere prodotte lungo tutto il parenchima corticale colonizzato; generalmente solo più tardi si osserva che gli arbuscoli possono essere considerati organi di riserva, principalmente di lipidi (Beilby e Kidby, 1980; Cooper e Losel, 1978).

La colonizzazione del fungo può estendersi anche alle ife esterne (*runners*) alla superficie della radice e penetrare in questa a intervalli irregolari (Sieverding, 1991).

Quando l'infezione interna ha raggiunto uno stadio avanzato, le ife del fungo possono



crescere esternamente alla radice della pianta nel suolo (micelio esterno) e occupare un volume di terreno normalmente inaccessibile alle radici; in questo modo la pianta aumenta considerevolmente la sua superficie d'assorbimento, da 100 a 1000 volte (Gil, 1995), e di conseguenza la sua capacità di captazione di nutrienti e acqua.

I funghi che formano le micorrize arbuscolari producono normalmente spore a partire dal micelio esterno, e solo in alcuni casi queste si formano all'interno della radice, a partire dal micelio interno.

Le spore di resistenza possono rimanere quiescenti nel suolo per molto tempo, mentre le ife del fungo, se non trovano una radice ospite nell'arco di 2 o 4 settimane, collassano (Bolan e Abbott, 1983).

Effetti delle micorrize arbuscolari sulla crescita delle piante

L'effetto più importante dovuto all'azione delle MA sulle piante è un incremento dell'assorbimento di nutrienti minerali dal suolo, che si traduce in una maggiore crescita e in un maggior sviluppo delle stesse.

L'espansione del micelio esterno del fungo oltre la rizosfera è il motivo principale di questo effetto, permettendo la captazione dei nutrienti al di fuori della zona d'azione delle radici, ormai impoverita dall'assorbimento fisiologico della pianta (Jakobsen, 1992; Sanders e Tinker, 1973).

Il ruolo della simbiosi risulta essere fondamentale per l'assorbimento degli elementi minerali a lenta diffusione nel suolo, come i fosfati solubili, lo zinco e il rame (Gorge et al., 1992).

La micorizzazione favorisce l'assorbimento

dell'azoto (Barea e Azcón-Aguilar, 1987). Inoltre la concentrazione di elementi come il potassio e il magnesio risulta essere più alta nelle piante micorrizzate (Sieverding, 1991).

Anche l'assorbimento del calcio è stimolato dalla simbiosi MA (Plenchette et al., 1983).

Invece i microelementi zinco, rame e boro sono attivamente assorbiti dalle ife del fungo e trasportati fino all'ospite (Gianinazzi-Pearson e Gianinazzi, 1983).

La simbiosi con la micorriza arbuscolare determina altri effetti, quali: l'aumento della resistenza della pianta allo stress idrico e alla salinità, un aumento della resistenza e/o tolleranza a determinati patogeni del suolo, un incremento della traspirazione e un incremento della fissazione dell'azoto nelle leguminose (Gerdemann, 1968; Linderman, 1992; Smith, 1987; Roncadori, 1997).

Sulle piante micorrizzate, quindi, si produce un aumento del contenuto d'acqua, che è imputabile sia ad un aumento della conduttività idrica della pianta, sia ad una diminuzione della resistenza al flusso di acqua attraverso essa.

Inoltre ciò può essere anche dovuto ad un maggiore assorbimento della rete di ife esterne del fungo MA, estese oltre la zona alla quale il sistema radicale ha un accesso diretto.

La pianta fa un migliore uso dell'acqua ed è capace di recuperare più velocemente in caso di stress idrico (Cooper, 1984).

Si è dimostrato che i funghi costituenti micorrize arbuscolari producono, inoltre, un effetto positivo sulle caratteristiche pedologiche. Una pianta micorrizzata che cresce in un suolo ricco di sabbia è capace di aggregare, per unità di massa, più particelle di suolo intorno alle sue radici rispetto ad una pianta non micorrizzata (Sieverding, 1991).



La formazione di aggregati nel suolo può essere un fattore importante al fine di diminuirne l'erosione.

Un'altra condizione limitante del suolo è l'eccesso di calcare attivo, che contribuisce alla fissazione di microelementi, specialmente il ferro (Fe), la cui deficienza determina la clorosi ferrica. A proposito di questa sintomatologia, si è potuto osservare che in piante di *Prunus* micorrizzate l'accumulo di ferro nei tessuti fogliari è maggiore che in piante non micorrizzate.

Barea e Azcón-Aguilar (1982) dimostrano che le MA sono capaci di produrre composti di natura ormonale, anche se non è stato possibile verificare se questi composti siano assorbiti dalla pianta ospite.

Le MA alterano il livello dei regolatori della crescita nei tessuti delle piante (Allen et al., 1982) e il loro trasporto ad altri tessuti (Dixon et al., 1988).

Nelle specie da frutto si è osservato un anticipo di interruzione della dormienza delle gemme di piante micorrizzate. Dalla maggior parte dei test effettuati si desume l'esistenza di un effetto ormonale, ma è veramente difficile discernere tra gli effetti dovuti agli ormoni fungini, quelli prodotti dagli ormoni vegetali e quelli indotti indirettamente dallo stato nutritivo delle piante come conseguenza della micorrizzazione.

La citochinina promuove la sintesi di proteine (specialmente nei germogli), la divisione e l'espansione cellulare (Van Staden e Davey, 1979), e può anche svolgere un ruolo importante come mediatore della correlazione che sussiste tra le concentrazioni di fosforo e le funzioni della pianta, quali lo sviluppo vegetativo, la fotosintesi e l'immagazzinamento di amido. Pare che questo fitormone sia tra i mediatori più importanti dell'infezione da parte di endomicorricze, poiché è sintetizzato principalmente nei meristemi radicali.

Un aumento del numero e dell'attività dei primordi radicali può indurre un aumento nella produzione di citochinina.

La micorrizzazione, come la concimazione del suolo con fosforo, produce un aumento della crescita della pianta e della radice, e pertanto un aumento del numero di primordi radicali.

Si ritiene che i livelli di etilene stimolanti la formazione e lo sviluppo delle MA possano essere relazionati alla resistenza della pianta ospite a fattori di stress del suolo (Ishii e Kadoya, 1994).

Bassi livelli di etilene prodotti dalla pianta in una situazione di stress, sembrano inibire temporaneamente la crescita delle radici, ma nello stesso momento essi promuovono l'attività del fungo micorrizico nella rizosfera, venendo così minimizzati gli effetti stressanti sulla pianta.

La conseguenza dell'azione del fungo è un'alterazione positiva dell'equilibrio ormonale della pianta, che favorisce il suo stato fisiologico e nutrizionale.

Descrizione di *Glomus intraradices*

Nei suoli che non hanno subito fenomeni di degradazione rilevanti (intendendo per tali processi quali l'industrializzazione e la desertificazione, oltre ad incendi e massicci impieghi di prodotti chimici) si riscontra un'elevata presenza di funghi autoctoni.

All'interno di questo ampio spettro, alcuni funghi risultano essere più efficienti ed infettivi di altri, pertanto l'isolamento e la riproduzione di questi, al fine di una possibile futura applicazione artificiale, necessita di uno studio preliminare del loro comportamento in relazione alle diverse coltivazioni e agli aspetti climatico-pedologici.

All'interno del genere *Glomus*, al quale



appartengono alcuni dei più comuni funghi MA, è stata isolata la specie *Glomus intraradices*, autoctona della regione Centro-Ovest del bacino del Mediterraneo.

Le ricerche condotte hanno evidenziato una capacità infettiva e un'efficacia superiori a quelle di molte altre specie fungine analizzate, numerose delle quali isolate in zone a clima temperato e che, pur essendosi riprodotte, non hanno raggiunto i livelli di efficacia attesi.

Il *Glomus intraradices* forma spore rotonde (tra 40 e 190 nanometri di diametro) all'interno delle radici della pianta ospite.

La parete, di tipo amorfo, presenta un manto esterno evanescente e uno o due mantelli interni laminati di colore più scuro.

Lo spessore della parete varia tra i 3 e i 15 nanometri e si estende in forma di tubo sino al peduncolo della spora.

Il colore della spora può variare dal giallo sino al marrone chiaro.

Anche se le spore di *G. intraradices* si formano all'interno della radice, è possibile trovare gruppi di spore anche nel suolo, provenienti dalla disgregazione di una radice.

Applicazione delle micorrizze arbuscolari in agricoltura

Per dipendenza di una pianta dalla micorrizzazione viene inteso il livello di dipendenza di una pianta dalla condizione di essere micorrizzata per ottenere una crescita ottimale rispetto ad un determinato livello di fertilità del suolo (Gerdemann, 1975).

Sono stati realizzati numerosi studi nei quali si dimostra che l'inoculo artificiale con funghi MA su specie di interesse agrario incrementa l'apporto nutritivo e la crescita della pianta, permettendole così di

superare situazioni di stress biotico e abiotico (Calvet e Camprubi 1996 a; Francl, 1993; Perrin, 1991).

Gli effetti benefici dovuti all'introduzione dell'inoculo artificiale micorrizico risultano più evidenti nei suoli dove le popolazioni di funghi MA nativi non esistono o sono state eliminate mediante il ricorso a pratiche agricole ostacolanti il loro sviluppo (come la fumigazione eccessiva del suolo e la coltivazione intensiva).

La micorrizzazione delle piante in fase di pre-impianto può risultare interessante anche nelle situazioni dove la quantità di inoculo MA nel suolo agrario è molto bassa o dove la coltivazione precedente all'impianto non svolgeva funzione ospitante, e/o dove le popolazioni autoctone non siano sufficientemente infettive ed efficaci (Rhodes, 1984; Sieverding, 1991).

Si è dimostrato un effetto benefico dovuto all'inoculo, prima dell'impianto, nella maggior parte delle coltivazioni orticole e nella coltivazione degli agrumi (Camprubi 1994; Grandison e Cooper, 1986; MacGuidwin et al., 1985; O'Bannon e Nemeč, 1979; Smith e Kaplan, 1988).

I benefici economici derivano da:

una maggiore e più uniforme produzione

una maggiore velocità di crescita ed entrata in produzione delle piante

una maggiore qualità del prodotto

un risparmio in fertilizzanti, irrigazione e fitofarmaci.

Uno degli aspetti che si deve valutare attentamente quando si introducono artificialmente funghi micorrizici è l'impiego di prodotti chimici.

Determinati fitofarmaci, specialmente fungicidi, possono svolgere azione antagonista ai funghi micorrizici, così



come dosi elevate di fertilizzanti, principalmente fosfatici, possono di norma ridurre la micorrizzazione.

Interazioni tra le micorrize e la microflora del suolo

Un altro fattore correlato ai funghi generanti micorrize arbuscolari e alla loro applicazione nasce dalle relazioni che questi instaurano con altri microrganismi che risiedono nello stesso habitat.

La *micorrizosfera* è la rizosfera di una pianta micorrizzata, ed è qui che si verificano le interazioni che possiamo riassumere in:

- interazione con microrganismi benefici e con funzioni specifiche
- interazione con patogeni

Tra i microrganismi favorevoli possiamo citare i batteri promotori della crescita vegetale (PGPR), i batteri fissatori di azoto (sia quelli liberi che quelli simbiotici), gli attinomiceti e qualche fungo saprofito che si comporta come antagonista dei patogeni del suolo e che può essere impiegato per il controllo biologico.

In molti casi le interazioni stabilite sono di tipo positivo, arrivando a far registrare un effetto sinergico, in cui la presenza della MA e dell'altro microrganismo producono un incremento della crescita, del vigore e della capacità di difesa della pianta.

Sono stati proposti una serie di meccanismi attraverso i quali si suppone che possa svolgersi l'interazione micorrize/patogeni; a oggi non si è potuto dimostrare se i funghi MA agiscano direttamente nei confronti di essi, come antagonisti, producendo antibiotici o per predazione, di conseguenza si considera che abbiano un effetto indiretto.

I meccanismi sono i seguenti (Azcón-Aguilar e Barea, 1996):

cambiamenti nella nutrizione della pianta ospite;

alterazioni nell'essudazione radicale. Un miglioramento nello stato nutrizionale della pianta può variare i suoi essudati e influenzare così le popolazioni di microrganismi, portando alterazioni nella germinazione delle spore dei funghi patogeni e nella loro penetrazione, che nella maggioranza dei casi si verifica attraverso gli stimoli degli essudati radicali (può anche cambiare l'attrazione chemiostatica dei nematodi verso la radice);

competizione per i fotosintati dell'ospite;

attivazione dei meccanismi di difesa delle piante mediante l'induzione della produzione di determinati metaboliti secondari nelle radici come: lignine, fenoli, fitoallessine, etilene, chitinasi e perossidasi (Gianinazzi-Pearson et al., 1994; Morandi, 1996);

competizione per i siti d'infezione della radice. In riferimento a tali meccanismi di competizione, si può affermare che l'inoculo prima dell'impianto garantisce una minore penetrazione di patogeni a livello radicale;

incremento della tolleranza delle piante a patogeni del suolo. Questa può essere data da una compensazione dei danni causati dagli stessi.

La metodologia più comunemente utilizzata per effettuare l'inoculo dei funghi formanti micorrize arbuscolari consiste nel depositare una determinata quantità di inoculo sotto il sistema radicale della pianta che si vuole micorrizzare.

Le quantità di inoculo dipenderanno dalla



grandezza, dall'età della pianta e dal posto dove verrà coltivata, oltre che dal tempo in cui si desidera che si costituiscano le simbiosi; questo implica che, con una maggiore quantità di inoculo impiegata, si avrà una più veloce colonizzazione della radice.

E' anche possibile mescolare l'inoculo con lo strato di coltivazione, ma in questo caso la quantità di inoculo da impiegarsi sarà ovviamente maggiore.

Il contatto diretto fra l'apparato radicale della pianta e le propaggini del fungo permette una più veloce colonizzazione della radice.

In conclusione si può affermare che i benefici dell'inoculazione prima dell'impianto con funghi costituenti micorrize arbuscolari si concretizzano in una riduzione dell'apporto di fertilizzanti e fitofarmaci, in un risparmio nella somministrazione dell'acqua, in una maggiore crescita e produzione delle piante, in una maggiore tolleranza alle condizioni di stress e in un migliore sfruttamento del suolo. ■

Le foto da 5 a 9 mostrano gli effetti della micorrizzazione artificiale praticata sulle radici di alcune specie arboree.



Foto 5
Semenzaio di portinesti di agrumi.
Applicazione di endomicorrize al momento della semina.
A sinistra: zona inoculata.
A destra: zona non trattata.



Foto 6
Risposta delle palme all'inoculazione con *Glomus intraradices*.
A destra: piante di *Phoenix dactylifera* micorrizzate.
A sinistra: piante non micorrizzate.



Foto 7
Effetti della micorrizzazione con *Glomus intraradices* sulla crescita del portinesto *Prunus major* (ibrido tra pesco e mandorlo) in presenza del nematode *Meloydogine javanica*.
A sinistra: piante micorrizzate.
A destra: piante non micorrizzate.



Foto 8
Risposta dell'olivo all'inoculazione con funghi endomicorrizici. Pianta micorrizzata artificialmente.



Foto 9
Risposta dell'olivo all'inoculazione con funghi endomicorrizici. Pianta della stessa età di quella visibile in foto 8 ma non trattata.