



Naturalis

Repositorio Institucional
<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar>

Universidad Nacional de La Plata
Facultad de Ciencias Naturales y Museo



Comunidades de hongos formadores de micorrizas arbusculares en el Parque Nacional El Palmar

Velázquez, María Silvana

Doctor en Ciencias Naturales

Dirección: Cabello, Marta

Co-dirección: Barrera, Marcelo

Facultad de Ciencias Naturales y Museo
2010

Acceso en:

<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar/id/20120126001021>



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons
Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional



Naturalis

Repositorio Institucional
FCNyM - UNLP

INDICE

RESUMEN	iii
SUMMARY	vi
CAPÍTULO I: <i>Introducción general</i>	
1.1. Marco teórico	1
Objetivo general y objetivos particulares	13
Estructura de la tesis	14
1.2. Área de estudio	15
CAPÍTULO II: <i>Tipos de colonización –Arum/Paris- en las especies vegetales dominantes de las comunidades del Parque Nacional El Palmar</i>	
2.1. Marco teórico	25
Objetivo	29
2.2. Materiales y métodos	30
2.3. Resultados	31
2.4. Discusión	40
2.5. Conclusiones	43
CAPÍTULO III: <i>Especies de hongos micorrícicos arbusculares presentes en el Parque Nacional El Palmar</i>	
3.1. Marco teórico	44
Objetivo	48
3.2. Materiales y métodos	49
3.3. Resultados	51
3.4. Discusión	70
3.5. Conclusiones	72
CAPÍTULO IV: <i>Variación estacional de la riqueza y abundancia de las especies de Glomeromycota en el Parque Nacional El Palmar</i>	
4.1. Marco teórico	73
Hipótesis	75
Objetivos	75
4.2. Materiales y métodos	76
4.3. Resultados	78
4.4. Discusión	86
4.5. Conclusiones	89

CAPÍTULO V: *Diversidad en las comunidades de Glomeromycota en el Parque Nacional El Palmar*

5.1. Marco teórico	90
Hipótesis	92
Objetivo	92
5.2. Materiales y métodos	93
5.3. Resultados	96
5.4. Discusión	106
4.5. Conclusiones	111

CAPÍTULO VI: *Diversidad de hongos arbusculares obtenidos en cultivos trampa*

6.1. Marco teórico	112
Objetivo	114
6.2. Materiales y métodos	115
6.3. Resultados	117
6.4. Discusión	124
6.5. Conclusiones	127
DISCUSIÓN GENERAL	128
BIBLIOGRAFÍA	134

RESUMEN

Las micorrizas constituyen una unión simbiótica entre hongos del suelo y los órganos de absorción de las plantas, la cual confiere un incremento en la aptitud de una o ambas partes. En esta asociación, el hongo recibe los fotosintatos producidos por la planta y le transfiere nutrientes que capta y trasloca con más eficiencia que la raíz.

Los hongos micorrícicos arbusculares, pertenecientes al phylum Glomeromycota, son ubicuos en los ecosistemas terrestres. A nivel de comunidad, los hongos arbusculares pueden expresar una serie de atributos potenciales, de amplio tipo nutricional. Entre los que se consideran de mayor importancia, es la capacidad para movilizar una amplia gama de nutrientes de sustratos complejos a las plantas hospedadoras, proveer resistencia a distintos factores tanto bióticos como abióticos, otorgando una mayor supervivencia frente a tensiones climáticas y el impacto de los contaminantes. De este modo contribuyen a la supervivencia, fecundidad y por lo tanto, "aptitud" de los socios.

El objetivo de este trabajo fue estudiar la composición específica de las comunidades de hongos formadores de micorrizas arbusculares, analizar su biodiversidad y establecer relaciones entre las comunidades de estos hongos con las diferentes fisonomías del Parque Nacional El Palmar.

El área de estudio corresponde a El Parque Nacional El Palmar (31° 50' S; 58° 17' O). Se encuentra al sudeste de la provincia de Entre Ríos, en el Departamento de Colón a 6 km al norte de la Localidad de Ubajay sobre la Ruta Nacional N° 14. El Parque El Palmar fue creado con el objeto de conservar un sector representativo de los extensos palmares de *Butia yatay* (Mart.) Becc.

Se seleccionaron 5 unidades fisonómicas dentro del parque teniendo en cuenta características fisiográficas y florísticas: arbustal, cañada, palmar, pastizal y selva en galería. De cada una de las unidades fisonómicas se tomaron muestras en 3 sitios (Sitio 1: Mirador La Glorieta; Sitio 2: Arroyo Los Loros y Sitio 3: Mirador Arroyo El Palmar) los cuales constituyeron las réplicas y se realizaron muestreos estacionales durante los años 2006 y 2007. Se analizaron en total 120 muestras (3 repeticiones x 5 situaciones x 8 muestreos).

Se caracterizó y describió el estado micorrícico de las especies vegetales dominantes del parque, para lo cual se seleccionaron 103 especies vegetales pertenecientes a 42 familias, teniendo en consideración su abundancia en las diferentes fisonomías. De cada espécimen vegetal se escogieron 3 individuos a los cuales se les extrajo su sistema radical para establecer el tipo morfológico de colonización micorrícica que presentaban.

Se determinó que un 88% de las especies estudiadas y un 95% de las familias de plantas vasculares estaban asociadas con hongos micorrícicos arbusculares. La asociación tipo-*Arum* fue dominante en todas las especies de plantas analizadas para El Parque Nacional, y solo tres especies presentaron colonización tipo-*Paris*. Solamente 10% de las especies vegetales analizadas no presentaron asociación, entre ellas se encontraban especies que presentan un hábito de vida acuático o palustre y epífita.

La descripción taxonómica de los hongos arbusculares se realizó a partir de la observación de las esporas extraídas directamente de las muestras de campo y se completó mediante el empleo de cultivos trampa. Para la elaboración de los cultivos trampa se utilizó un consorcio de plantas hospedadoras mantenidas en condiciones controladas de luz y temperatura durante 24 meses en invernadero.

Se identificaron 55 especies de hongos arbusculares, pertenecientes a 7 familias de Glomeromycota: Acaulosporaceae (18 especies), Glomeraceae (16 especies), Gigasporaceae (15 especies), Pacisporaceae (2 especies), Archaeosporaceae (1 especie), Entrophosporaceae (1 especie) y Paraglomeraceae (1 especie). Se encontraron además esporas de un ejemplar que no pudo ser asignado a nivel específico que probablemente corresponda al género *Intraspora*.

Se reporta en este estudio a *Acaulospora entreriana* como nueva especie para la ciencia. Las especies *Acaulospora dilatata*, *A. elegans*, *A. foveata*, *A. nicolsonii*, *A. rehmi*, *A. tuberculata*, *Gigaspora candida*, *Glomus constrictum*, *G. diaphanum*, *G. glomerulatum*, *Paraglomus laccatum*, *Scutellospora calospora* y *S. coralloidea* constituyen el primer registro para la Argentina.

El empleo de cultivos trampa permitió recuperar las especies de: *A. entreriana*, *A. elegans*, *Acaulospora* sp. 2, *Gi. rosea*, *Gigaspora* sp. 1, *G. tortuosum*, *Scutellospora* sp. 1 no registradas de muestras de campo.

El análisis estacional de las especies de Glomeromycota del parque no mostró diferencias en la composición específica de las comunidades de hongos micorrícicos en El Palmar. Sin embargo, se evidenciaron tres tendencias estacionales de esporulación para cada taxa fúngico: i) especies con bajos valores de abundancia y que se distribuyeron homogéneamente a lo largo del año: *A. bireticulata*, *A. denticulata*, *A. excavata*, *A. laevis*, *A. nicolsonii*, *A. scrobiculata*, *A. spinosa*, *Acaulospora* sp. 1, *Acaulospora* sp. 2, *Entrophospora. infrequens*, *Gi. gigantea*, *Gi. margarita*, *Gigaspora* sp. 2, *G. aggregatum*, *G. ambisporum*, *G. constrictum*, *G. coronatum*, *G. diaphanum*, *G. dimorphicum*, *G. glomerulatum*, *G. intraradices*, *G. microaggregatum*, *S. fulgida* y *Scutellospora* sp. 1. ii) Especies con altos valores de abundancia que se distribuyeron estacionalmente: (a) con mayor frecuencia de esporulación en otoño/invierno: *A. dilatata*, *A. mellea*, *Gi. candida*, *G. claroideum*, *G. mosseae*, *S. biornata*, *S. calospora*, *S. dipapillosa*, *S. gilmorei* y *S. heterogama* y (b) con mayor frecuencia de esporulación en primavera/verano: *A. delicata*, *G. clarum*, *G. etunicatum*, *G. fasciculatum* y *Glomus* sp 1. iii) Especies presentes en sólo una estación: *A. lacunosa*, *A. tuberculata*, *Archaeospora trappei*, *Gigaspora* sp. 1, *S. coralloidea* y *P. laccatum*.

El análisis de las esporas extraídas directamente del campo reveló que la comunidad fúngica de Glomeromycota del Parque Nacional El Palmar está constituida por 49% de especies pertenecientes a Acaulosporaceae, seguida por 42% de miembros de Glomeraceae y 6% de Gigasporaceae. Sin embargo, la presencia de estas familias en las distintas fisonomías del parque estuvo condicionada por las clases texturales de los suelos. Así, las Gigasporaceae caracterizaron los suelos con mayor contenido de arena (arbustal, palmar y pastizal) y las Glomeraceae fueron más frecuentes a medida que aumentaban los contenidos de arcilla (cañada y selva en galería).

SUMMARY

Mycorrhizas constitute a mutualistic symbiosis between soil fungi and the organs of plant uptake, which confers an increase in the ability of one or both symbionts. In this association, the fungus receives the photosynthates produced by the plant and then transfers the nutrients that it takes up with more efficiency than the roots.

Arbuscular mycorrhizal fungi belonging to the phylum Glomeromycota are ubiquitous in terrestrial ecosystems. At the community level, arbuscular fungi can express a number of broad nutritional potential attributes. Among those considered most important, is the ability to mobilize a wide range of nutrients from complex substrates to the host plants and provide resistance to various biotic and abiotic factors. This provides plants with a better survival under climatic stresses and against the impact of pollutants. In this way contribute to the survival, fecundity and thus "fitness" of partners.

The aim of this work was to study the specific composition of the communities of arbuscular mycorrhizal fungi, analyze their biodiversity, and establish relationships between these communities and those of the different vegetation types of the El Palmar National Park (province of Entre Ríos, Argentina). This park, which is located at 31° 50' S, 58° 17' W, was created in order to preserve a representative sector of the extensive palm *Butia yatay* (Mart.) Becc.

Based on physiographic and floristic characters, we identified five distinctive vegetation types: scrubland, marsh, palm forest, grassland and gallery forest. The sampling design consisted of three replicates of each vegetation type (Site 1: Mirador La Glorieta; Site 2: Arroyo Los Loros and Site 3: Mirador Arroyo El Palmar). Seasonal samplings were made during 2006 and 2007. A total of 120 samples were analyzed (3 replicates x 5 situations x 8 dates).

The mycorrhizal status of dominant plant species in the park was characterized and described. A total of 103 plant species belonging to 42 families were selected taking into account their abundance at each vegetation type. Individuals of three plant species per site were collected for evidence of mycorrhizal colonization.

We found that 88% of the total number of plant species sampled were colonized by arbuscular mycorrhizal fungi, and that 95% of the families of vascular plants were associated with these fungi. The *Arum*-type was dominant in all species analyzed, whereas the *Paris*-type occurred in three species. Only 10% of the plant species analyzed did not present arbuscular mycorrhizal colonization. These were mainly aquatic species, species inhabiting marshy areas, or epiphytes.

The taxonomic description of arbuscular fungi was based on the observation of spores taken directly from field samples and was completed through the use of trap culture. For the trap culture we used a consortium of host plants maintained under controlled light and temperature in the greenhouse for 24 months.

A total of 55 species of arbuscular mycorrhizal fungi, belonging to 7 families of Glomeromycota: Acaulosporaceae (18 species), Glomeraceae (16 species), Gigasporaceae (15 species), Pacisporaceae (2 species), Archaeosporaceae (1 species), Entrophosporaceae (1 species) and Paraglomeraceae (1 species), were identified. Spores from one species that could not be assigned to a specific level, but probably corresponded to the genus *Intraspora*, were also found.

In this work, *Acaulospora entreriana* is reported for the first time and the species corresponding to a new record for Argentina are: *Acaulospora dilatata*, *A. elegans*, *A. foveata*, *A. nicolsonii*, *A. rehmi*, *A. tuberculata*, *Gigaspora candida*, *Glomus constrictum*, *G. diaphanum*, *G. glomerulatum*, *Paraglomus laccatum*, *Scutellospora calospora* and *S. coralloidea*.

Experiments with trap culture pots evidenced the following species: *A. entreriana*, *A. elegans*, *Acaulospora* sp. 2, *Gi. rosea*, *Gigaspora* sp. 1, *G. tortuosum*, *Scutellospora* sp. 1, not found in soil samples.

The seasonal analysis of the Glomeromycota species did not influence the specific composition of mycorrhizal fungi communities in El Palmar National Park. However, seasonal sporulation showed three trends for each fungal taxon: *i*) species with low abundance values which are distributed evenly along the year: *A. bireticulata*, *A. denticulata*, *A. excavata*, *A. laevis*, *A. nicolsonii*, *A. scrobiculata*, *A. spinosa*, *Acaulospora* sp. 1, *Acaulospora* sp. 2, *Entrophospora infrequens*, *Gi. gigantea*, *Gi. margarita*, *Gigaspora* sp. 2, *G.*

aggregatum, *G. ambisporum*, *G. constrictum*, *G. coronatum*, *G. diaphanum*, *G. dimorphicum*, *G. glomerulatum*, *G. intraradices*, *G. microaggregatum*, *S. fulgida* and *Scutellospora* sp. 1. ii) species with high abundance values were distributed seasonally: (a) sporulation more frequently in autumn/winter: *A. dilatata*, *A. mellea*, *Gi. candida*, *G. claroideum*, *G. mosseae*, *S. biornata*, *S. calospora*, *S. dipapillosa*, *S. gilmorei* and *S. heterogama*, and (b) sporulation more often in spring/summer: *A. delicata*, *G. clarum*, *G. etunicatum*, *G. fasciculatum* and *Glomus* sp 1. iii) Species present in only season: *A. lacunosa*, *A. tuberculata*, *Archaeospora trappei*, *Gigaspora* sp. 1, *S. coralloidea* and *P. laccatum*.

The spores most frequently occurring in the soil samples from El Palmar National Park were members of Acaulosporaceae (49%), Glomeraceae (42%), and Gigasporaceae (6 %). However, the presence of these families in the different vegetation types of the park was conditioned by the soil textural classes. Thus, Gigasporaceae characterized soils with high content of sand (scrublands, palm forests and grasslands), whereas Glomeraceae were more frequent in soils with high clay content (marshes and gallery forests).

I. INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1. MARCO TEÓRICO

En sus diez mandamientos, Dios olvidó mencionar a la naturaleza. Entre las órdenes que nos envió desde el monte Sinaí, el Señor hubiera podido agregar, pongamos por caso: “Honrarás a la naturaleza de la que formas parte”... Galeano (2003).

Durante gran parte de la Historia de la Humanidad, los naturalistas pocas veces se preocuparon por la supervivencia de las especies biológicas. Esta situación comenzó a revertirse a mediados del siglo XVIII, con el inicio de la Revolución Industrial y se agudizó a principios del siglo XIX con la explosión tecnológica del mismo proceso civilizatorio, que significó la expansión demográfica, la expansión territorial de las poblaciones, aumento de áreas destinadas a la conformación de agroecosistemas e incremento de la contaminación ambiental. Todo esto reforzado por la consecuente aceleración diferencial entre las necesidades del hombre de recursos naturales y el conocimiento ambiental necesario para entender la magnitud del problema que se estaba gestando.

Poco a poco la protección y conservación de la naturaleza comenzó a adquirir importancia, buscándose mitigar los efectos deletéreos de la acción humana sobre el entorno, especialmente en áreas de altas densidades poblacionales y muy industrializadas (Ramírez 2009). Así nació la idea de establecer áreas naturales protegidas y surgió, por primera vez, el concepto de Parque Nacional.

La Argentina, fue el tercer país en adoptar el modelo de Parques Nacionales en el año 1903 por el Dr. Francisco Pascasio Moreno, quien hace donación al país de tres leguas cuadradas de tierras de su propiedad. La donación debía, según pedido de Moreno, ser destinada a la creación de un “Parque Público Natural”, según la denominación de la época.

La actual definición, según Ley 22.351, de Parques Nacionales establece: “*son áreas del territorio de la República que por sus extraordinarias*

bellezas o riquezas en flora y fauna autóctona o en razón de un interés científico determinado, deban ser protegidas y conservadas para investigaciones científicas, educación y goce de las presentes y futuras generaciones, con ajuste a los requisitos de Seguridad Nacional”.

El Convenio sobre Diversidad Biológica en su artículo 8 (www.cbd.int. 2009), establece que las áreas protegidas resultan sitios propicios para la conservación *in situ* de la diversidad biológica y la recuperación de poblaciones viables de especies en sus entornos naturales.

Actualmente se ha tomado conciencia en la diversidad biológica debido a la pérdida de especies a escala global y la consecuencia de esta pérdida para el ecosistema (Jones & Lawton 1995). Un importante aspecto de la diversidad y el funcionamiento de los ecosistemas a considerar es indirecto, y es el efecto en las comunidades vegetales causado por las interacciones entre las plantas y los microorganismos del suelo.

El suelo ha sido descrito como “*el centro de organización para el funcionamiento del ecosistema*” (Coleman et al. 1992) y el rol de la biota del suelo y sus procesos como modificadores del ecosistema o de las respuestas de las plantas es importante de considerar. Los microorganismos rizosféricos se conoce que proveen un fuerte impacto en el crecimiento vegetal (Bever 1994) y cualquier cambio en el funcionamiento de este grupo de organismos reviste de gran importancia, debido a que alteran las relaciones ecosistémicas.

Una amplia visión haciendo hincapié en las perspectivas de evolución, reconoce que la transferencia genética es el factor clave en la selección natural y considera la **simbiosis** en términos de su contribución al éxito de la reproducción o idoneidad de los socios. Visto de esta manera se puede definir una **micorriza** como “*una nueva estructura que resulta de la unión simbiótica entre un hongo y el órgano de absorción de una planta la cual confiere un incremento en la aptitud de una o ambas partes*” (Read 1999). Esta definición es compatible con el reconocimiento de la naturaleza multifuncional de la simbiosis (Newshman et al. 1995).

A nivel de comunidad, las micorrizas pueden expresar una serie de atributos potenciales, de amplio tipo nutricional. Entre los que se consideran de mayor importancia, es la capacidad para movilizar una amplia gama de nutrientes de sustratos complejos a las plantas hospedadoras (Aerts 2002),

proveer resistencia a distintos factores tanto bióticos (Carey et al. 1992) como abióticos, otorgando una mayor supervivencia frente a tensiones climáticas (Allen & Allen 1986) y el impacto de los contaminantes (Meharg & Cairney 2000). El resultado de esta amplia percepción de la condición micorrícica, es decir, su importancia tanto para la planta y el hongo, más allá de la absorción nutricional, es que contribuyen a la supervivencia, fecundidad y por lo tanto, "aptitud" de los socios.

Las asociaciones micorrícicas se dividen en dos grupos: las ectomicorrizas y endomicorrizas. Este último incluye los siguientes subtipos: ectendomicorrizas, arbutoides, monotropoides, ericoides, orquidioides y micorrizas arbusculares (Smith & Read 1997). El grupo de las ectomicorrizas y el de las micorrizas arbusculares son los más estudiados. En el caso de las ectomicorrizas por encontrarse asociadas a una gran cantidad de especies arbóreas productoras de madera (Peterson et al. 1984) y en el caso de las arbusculares porque se encuentran asociadas a la mayoría de las plantas vasculares, incluyendo especies hortícolas y agrícolas de importancia económica.

La interacción entre hongos arbusculares y las plantas probablemente represente la simbiosis más ampliamente distribuida de la tierra. Esta asociación tiene una larga historia evolutiva, con evidencias fósiles y moleculares (Simon et al. 1993; Remy et al. 1994) indicando que estos microorganismos evolucionaron en el Devónico durante la conquista del ambiente terrestre por las plantas.

Los hongos micorrícicos arbusculares son ubicuos en los ecosistemas terrestres. Hasta el momento se conocen 210 taxa de hongos arbusculares (Schüessler 2009). Si bien existe una limitada especificidad entre las especies de hongos arbusculares y sus plantas hospedadoras (Klironomos 2000), estos son capaces de asociarse con un 82% de especies vegetales (Wang & Qiu 2006). En esta unión hongo-planta, la mayoría de las especies de hongos arbusculares pueden colonizar casi la totalidad de las especies vegetales. A su vez, la mayoría de las plantas pueden hospedar diferentes especies de hongos arbusculares conjuntamente.

Cambios a pequeña escala en la estructura de la comunidad, por ejemplo del tipo que permita la identificación fito-sociológico de las unidades

particulares en agrupaciones más amplias, *sensu* Braun-Blanquet (1928) y Rodwell (1991), bien puede estar vinculado o incluso impulsado por los distintos genotipos de hongos micorrícicos. van der Heijden et al. (1998ab) han demostrado recientemente que la diversidad genotípica dentro de las comunidades de hongos arbusculares tiene impactos importantes sobre el rendimiento y la composición de las comunidades vegetales. Es evidente que estas observaciones son de importancia directa para cuestiones sobre conservación de la biodiversidad, tanto por debajo como por encima del suelo y revela una necesidad urgente de mayor investigación.

Biología de los hongos micorrícicos arbusculares

El micelio de los hongos arbusculares es cenocítico y profusamente ramificado. Se encuentra confinado a los tejidos internos de las raíces, sin embargo en los alrededores del suelo desarrolla una extensa red miceliar, produce esporas y células auxiliares. Dentro de las raíces el micelio se desarrolla sólo en la epidermis y corteza primaria, no teniendo contacto con el cilindro vascular, como así tampoco con los tejidos meristemáticos (Figura 1.1 A-B).

El desarrollo de la colonización radical involucra una serie de pasos desde el reconocimiento de la superficie de las raíces por el hongo, con la formación de un apresorio, penetración de las células epidérmicas, desarrollo de un micelio intraradical con formación de arbusculos, circunvoluciones y en algunos géneros la formación de vesículas. Todos estos pasos están controlados genéticamente.

Cuando las hifas contactan la superficie radical o los pelos radiculares forman estructuras de unión denominadas apresorios y penetran la primera capa de células epidérmicas. Esta zona de contacto de la hifa con la raíz se denomina **punto de entrada**. Una hifa cuando contacta la raíz puede ramificarse y formar más de un punto de entrada.

Las hifas intraradicales son capaces de iniciar otras estructuras dentro de las raíces. Estas estructuras tienen forma de árbol y se denominan **arbusculos**, y son el resultado del desarrollo subcelular coordinado de la célula vegetal y el hongo micorrícico arbuscular (Parniske 2008). Este se forma

cuando una hifa inter o intracelular se hace más estrecha y penetra la pared de una célula cortical, luego se empieza a dicotomizar sucesivamente para formar una compleja estructura con forma de árbol. Separando las paredes de ambos simbiontes queda limitado un espacio denominado matriz interfacial o aploplasto. Este compartimento apoplástico, resultado de la separación del arbusculo y de la membrana celular del hospedador juega un importante rol en la transferencia y almacenamiento temporario de los nutrientes minerales y el azúcar.

Otra estructura intracelular que resulta del enrollamiento de una hifa en el interior de una célula radical son las **circunvoluciones** o **coils**, al igual que en los arbusculos, éstas quedan también rodeadas por la membrana plasmática de la célula vegetal. Su función es desconocida. Powell & Bagyaraj (1984) señalaron que estas estructuras podrían ser análogas en su función a los arbusculos, sin embargo no se ha demostrado que en ellas se produzca el intercambio de nutrientes.

Las **vesículas** son también intraradicales. Pueden formarse de modo intercalar o terminal a las hifas dentro de las células corticales o en los espacios intercelulares. Contienen muchos cuerpos lipídicos y núcleos. Se encuentran presentes sólo en algunos géneros de hongos arbusculares y su función está relacionada con el almacenamiento, pudiendo también funcionar como propágulos.

El desarrollo de hifas intracelulares y de arbusculos provoca cambios en la organización citoplasmática de la célula hospedadora. Las células corticales pierden sus vacuolas al momento de la penetración fúngica, incrementan el número de mitocondrias, ocurriendo también, importantes cambios a nivel de citoesqueleto.

Como se mencionó anteriormente, los hongos micorrícicos arbusculares, desarrollan además, un extenso **micelio extraradical**, el cual se puede extender a distancias mayores de 8 cm de la raíz (Sieverding 1991). A través del micelio externo, el contacto de las raíces con el medio en el cual estas crecen aumenta en forma considerable. Las hifas del micelio externo poseen un tamaño variable que oscila entre 2 y 27 μm de diámetro y sus paredes pueden ser gruesas o delgadas. Esta fase extraradical se extiende en el suelo y genera cambios significativos en su agregación, acumulación de la materia

orgánica y actividad microbiana en la rizosfera, aumentando su estructura y sanidad. La función más importante radica en la toma y transferencia de nutrientes minerales tales como fósforo (P) de la solución del suelo a las raíces.

Durante el crecimiento del micelio extraradical se pueden diferenciar esporas y células auxiliares. Las **esporas** se forman asexualmente por brotación de hifas vegetativas. El diámetro de estas esporas es dependiente de la especie fúngica y tienen un rango que oscila entre 15 y 800 μm de diámetro. Además de actuar como vehículo de dispersión del germoplasma, las esporas son propágulos iniciadores de nuevos individuos cuando se separan del micelio que las originó o cuando la asociación se vuelve no funcional (Allen 1991; Brundrett 1991). La formación de esporas es un proceso dinámico, al mismo tiempo que algunas esporas son formadas, otras están germinando e infectando nuevas raíces.

Las **células auxiliares**, son formadas por especies de algunos géneros de Glomeromycota, en el extremo de hifas extraradicales. Su función aún es desconocida, pero se cree que podrían funcionar como propágulos.

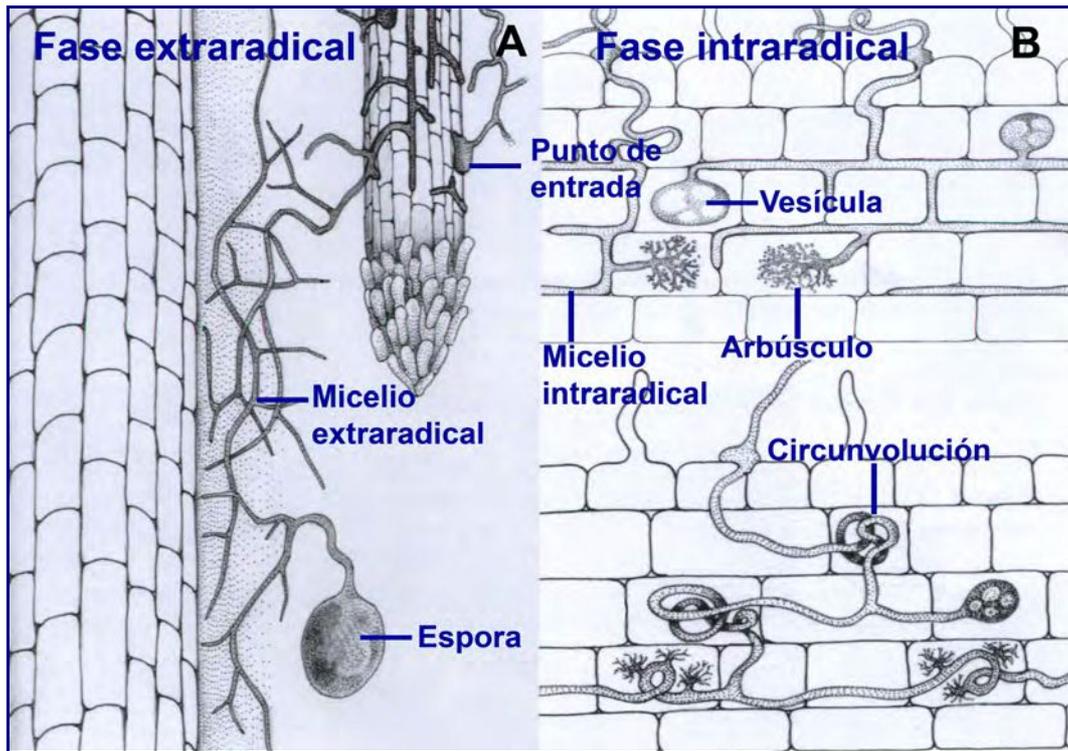


Figura 1.1. Diagramas de las fases extraradical e intraradical de colonización micorrízica arbuscular. **A.** Fase extraradical: espora, micelio extraradical, punto de entrada. **B.** Fase intraradical: arbusculo, circunvolución, micelio intraradical, vesícula, (Original Peterson et al. 2004).

Los hongos micorrízicos arbusculares cumplen roles multifuncionales que influyen directamente sobre las plantas y a nivel de la comunidad, entre ellos podemos mencionar:

- *Aumento de la superficie de suelo explorado.* El volumen de suelo explorado aumenta considerablemente cuando las raíces están micorrizadas. Se ha calculado que 1 cm de raíz no micorrizada puede explorar un volumen de 1-2 cm³ de suelo, este volumen se incrementa potencialmente entre 5-200 veces en raíces micorrizadas, considerando el desarrollo radial de las hifas alrededor de las raíces (Sieverding 1991). Se han observado incrementos de 12-15 cm³ por cm de raíz infectada, y en casos excepcionales estos valores han llegado hasta 200 cm³ de suelo explorado. Diversas investigaciones han demostrado que el micelio de los hongos micorrízicos es capaz de extraer los

mismos nutrientes de la solución del suelo que las raíces no micorrizadas (Cooper 1984). De este modo, la principal función de las micorrizas es aumentar el volumen de suelo explorado para la toma de nutrientes e incrementar la eficiencia en la absorción de nutrientes de la solución del suelo.

- *Adquisición de nutrientes.* La toma de nutrientes por la planta es determinada principalmente por la capacidad de la raíces de absorber los nutrientes y por la velocidad de difusión de los nutrientes en la solución del suelo. En el caso de nutrientes con alta movilidad, tales como NO_3^- , la velocidad en la captación depende de la capacidad de cada especie vegetal o cultivo (Barley 1970). En cambio en aquellos nutrientes con lenta movilidad en la solución del suelo, por ejemplo P, Zn, Mo, la tasa de captación depende de la densidad radical por volumen de suelo. En este último caso, la tasa de captación está determinada por la morfología radical y el micelio externo de los hongos micorrícicos arbusculares. Los hongos arbusculares tienen su efecto más significativo en el crecimiento vegetal cuando la concentración de fosfatos en el suelo es baja (Harley & Smith 1983). Es importante destacar que tanto las raíces micorrizadas como las no micorrizadas absorben P del mismo pool de P disponible en el suelo (Mosse 1973; Nelson et al. 1981; Joner & Jakobsen 1995). Además, las hifas tienen una mayor afinidad por los fosfatos tal como lo expresa la ecuación de Michaelis-Menten, un bajo valor de K_m les permite absorber P con una velocidad mayor que las raíces no micorrizadas (Lange Ness & Vlek 2000).
- *Resistencia a factores de estrés abióticos.* Las plantas micorrizadas tienen un mayor período de supervivencia frente a condiciones extremas. El micelio micorrícico es más resistente que las raíces ante situaciones de estrés abiótico tales como: toxicidad a ciertos elementos (Al, Fe, Mn), pH extremos, salinidad, escasa aireación del suelo y estrés hídrico (Ahmadsad 1985). Las

hifas del micelio externo funcionan como un puente hídrico manteniendo constante el potencial osmótico e impidiendo que se interrumpa la columna de agua en el interior de la planta (Sieverding 1980).

- *Tolerancia frente a los factores de cambio global.* Es importante, debido a su posición clave en la interfase suelo-planta, considerar a los hongos micorrícicos, como atenuantes del impacto de los cambios globales en el ecosistema. El hombre induce cambios en el ambiente terrestre que son claramente multifactoriales. Ejemplo de estos factores son: elevada concentración de gases atmosféricos, (por ejemplo dióxido de carbono y ozono), incremento en el insumo de nutrientes en el ecosistema por deposición atmosférica (por ejemplo N), cambios climáticos (incluyendo precipitación alterada y regimenes de temperatura), especies invasoras, y un incremento en la radiación UV. Todos estos componentes de un cambio global impactan de un modo positivo o negativo en las comunidades vegetales. El suelo, con toda su microbiota asociada, incluyendo hongos micorrícicos arbusculares, actúan claramente como un *buffer*, propiciando una mejor adaptación de las plantas frente a los factores de cambio global.

- *Resistencia a factores de estrés bióticos.* Las plantas micorrizadas exhiben mayor tolerancia frente al ataque de patógenos. La disminución a la incidencia de enfermedades puede deberse a cambios en el sistema inmunológico y a un mejor estado nutricional (Smith & Read 1997).

- *Interacciones con microorganismos de la rizósfera.* En el suelo, las poblaciones de microorganismos están concentradas alrededor de las raíces, estimuladas por excreciones y exudados radicales. En esta región definida como rizósfera (Bowen 1980; Foster & Bowen 1982; Lynch 1983; Curl & Truelove 1986), existe

un incremento en la actividad de los microorganismos, entre los que se encuentran: bacterias, hongos saprótrofos, patógenos y simbioses, que están involucrados en un amplio rango de funciones importantes para el crecimiento vegetal. El desarrollo de la rizósfera es un proceso dinámico que incorpora modificaciones físico-químicas y biológicas que ocurren en la interfase raíz-suelo. Una consecuencia importante del incremento de la actividad microbiana en la rizósfera deriva de la capacidad de los microorganismos para alterar la disponibilidad de nutrientes para la planta. Las interacciones que ocurren a nivel de la interfase suelo-raíz, microorganismo-microorganismo son claves para comprender la dinámica de los procesos característicos de la rizósfera (Newman 1978; Suslow 1982). Una gran cantidad de microorganismos de la rizósfera desarrollan actividades que alteran la disponibilidad de los nutrientes y que actúan sinérgicamente con hongos micorrícicos para incrementar el crecimiento de las plantas. Estas interacciones son críticas debido a que ellos regulan la formación y el desarrollo micorrícico, a su vez el estatus micorrícico de una planta puede afectar la población microbiana de la rizósfera. Esto merece especial atención para el desarrollo de técnicas biotecnológicas mediante el empleo microorganismos de la rizósfera.

- *Agregación de los suelos.* Una de las principales funciones de los hongos micorrícicos a nivel de ecosistema es su contribución a la formación y mantenimiento de la estructura del suelo (Tisdall & Oades 1982). Los hongos arbusculares, producen una glicoproteína denominada glomalina (Wright et al. 1996; Wright & Upadhyaya 1996; 1998). La glomalina aumenta la hidrofobicidad del suelo, permitiendo una mayor penetración del aire y un mejor drenaje, mejora la estructura al unir los macroagregados del suelo (Lyles et al. 1983), facilitando: la infiltración del agua, procesos biogeoquímicos y provee además resistencia contra la erosión del

suelo (Oades 1984; Elliot & Coleman 1988; Hartge & Stewart 1995; Jastrow & Miller 1997).

- *Ciclado de nutrientes.* La incorporación de nutrientes a la biomasa fúngica en los ecosistemas naturales evita la lixiviación o mineralización de los elementos en el perfil del suelo (Sieverding et al. 1989).

- *Interconexiones de las plantas a través del micelio.* El micelio simbiótico forma una red que conecta distintas especies, géneros, incluso familias en las comunidades de plantas naturales (Read 1998; Simard et al. 2002). A través de esta interconexión se realiza un transporte de hidratos de carbono y nutrientes entre las distintas plantas. Esta conexión vía red hifal cumple un rol fundamental en la distribución de los recursos en las comunidades vegetales (Fitter et al. 1996).

- *Diversidad en los ecosistemas.* A nivel de la comunidad, se ha demostrado que los hongos arbusculares tienen una notable influencia en la diversidad de especies vegetales (van der Heijden et al. 1998a; Klironomos et al. 2000). La colonización de las especies vegetales por hongos arbusculares exhibe una significativa heterogeneidad espacial y temporal (Merrhywather & Fitter 1998; Helgason et al. 1999). Las especies vegetales manifiestan respuestas de crecimiento diferencial a los hongos micorrícicos arbusculares, por lo que la composición y diversidad de las comunidades de hongos micorrícicos en ecosistemas naturales puede potencialmente afectar el patrón de coexistencia de las plantas, y ser por consiguiente un determinante en la estructura de las comunidades vegetales (Grime et al. 1987; van der Heijden et al. 1998b), a su vez, un alto grado de diversidad vegetal aumentaría la diversidad de los hongos arbusculares. Por consiguiente algún cambio en la población de hongos micorrícicos podría tener consecuencias en las comunidades vegetales

(composición y diversidad florística, entre otros), causando cambios en la biología de ecosistemas naturales (Miller & Allen 1992; Molina et al. 1992). Cualquier reducción en la riqueza específica de las poblaciones de hongos micorrícicos arbusculares o en su diversidad funcional puede tener importantes consecuencias para el equilibrio de las comunidades vegetales (Francis & Read 1984). Por otro lado, la composición de la comunidad vegetal puede afectar a la comunidad fúngica causando una reproducción y supervivencia diferencial en los hongos micorrícicos arbusculares (por ejemplo: tasa de esporulación) pudiendo operar como una fuerza selectiva en la composición de sus poblaciones en el suelo (Giovannetti et al. 1988; Sanders & Fitter 1992).

Estas funciones diferentes atribuidas a la asociación con hongos micorrícicos, puntualizan la existencia de grupos funcionales que consisten en diferentes especies de hongos arbusculares. Sin embargo, la ocurrencia de grupos funcionales es difícil de establecer. De este modo, es importante determinar la diversidad de especies de hongos arbusculares en los ecosistemas en la medida en que están representados en los grupos funcionales. De lo que se desprende la importancia, en primer lugar, de conocer las comunidades fúngicas presentes en los ecosistemas y luego los diferentes factores que influyen en la biología de sus poblaciones para poder realizar cualquier proyecto de conservación ambiental (Giovannetti & Gianinazzi-Pearson 1994).

Como se mencionó anteriormente la principal vía de salvaguardar la biodiversidad es la conservación *in situ* de áreas bien caracterizadas (por ejemplo: reservas naturales, parques nacionales) donde los disturbios antrópicos se evitan o restringen a un mínimo (Hawksworth 1991). Otro intento es la conservación *ex situ* de la diversidad genética reconocida de estos hongos a través del establecimiento y mantenimiento de colecciones de germoplasma.

Habiéndose destacado la estrecha relación entre los ambientes naturales para el conocimiento y conservación de los hongos micorrícicos, y la

influencia de estos microorganismos en las comunidades vegetales se consideró a El Parque Nacional El Palmar un ambiente de interés para estudiar a los hongos arbusculares. Esto es debido a los gradientes de vegetación que presenta y a otros aspectos que lo hacen susceptible a la pérdida de biodiversidad vegetal y de los microorganismos asociados, como son: el estado de avance y grado de impacto de especies exóticas invasoras en los distintos ambientes, la ausencia de fuegos que ejerzan un control sobre las leñosas arbustivas y la situación de insularidad del Parque que podría afectar la distribución y persistencia de la población de palmeras (APN 1994).

Objetivo general

- Describir la composición específica de las comunidades de hongos formadores de micorrizas arbusculares (Glomeromycota), analizar su biodiversidad y establecer relaciones entre las comunidades de estos hongos con las diferentes fisonomías del Parque Nacional El Palmar.

Objetivos particulares

Se proponen los siguientes objetivos específicos referidos a las comunidades nativas de Glomeromycota del Parque Nacional El Palmar:

- Caracterizar y describir el estado micorrícico de las especies vegetales dominantes del Parque Nacional El Palmar.
- Analizar estacionalmente la composición y la diversidad de las comunidades de Glomeromycota durante un año en el Parque Nacional El Palmar.
- Estudiar la densidad de esporas de cada especie de Glomeromycota durante un año.
- Analizar la diversidad y riqueza específica de los hongos micorrícicos arbusculares en diferentes fisonomías y su relación con las características edáficas en el Parque Nacional El Palmar.
- Recuperar especies de hongos micorrícicos arbusculares mediante el empleo de un consorcio de plantas hospedadoras para multiplicar el inóculo inicial y completar la caracterización de las comunidades fúngicas en el Parque Nacional El Palmar.

Estructura de la tesis

La presente tesis consta de seis capítulos y una discusión general. En el **primer capítulo** se fundamenta la elección del Parque Nacional El Palmar como área de estudio, caracterizándola, como así también a los sitios propuestos para la realización de los muestreos. Se presenta además, características biológicas, roles funcionales de los hongos arbusculares. Se describe en detalle el área muestreada. En el **segundo capítulo** se exhibe el estado micorrícico de la vegetación dominante del Parque Nacional El Palmar.

En el **tercer capítulo** se reportan los taxa de Glomeromycota presentes en los sitios analizados del Parque. El **cuarto capítulo** propone analizar estacionalmente la composición y la diversidad de las comunidades de hongos micorrícicos arbusculares. En el **quinto capítulo** se analiza la diversidad y riqueza específica de los hongos micorrícicos arbusculares en diferentes fisonomías y su relación con las características edáficas en el Parque Nacional El Palmar. En el **sexto capítulo** se presenta un experimento en el cual se utilizó un consorcio de plantas trampa para completar la caracterización de las comunidades de hongos arbusculares del Parque. Por último una **discusión general** de los resultados más relevantes surgidos del presente estudio, resaltando posibles líneas futuras de investigación a partir de la tesis.

1.2. ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio corresponde a El Parque Nacional El Palmar (31° 50' S; 58° 17' O). Se encuentra al sudeste de la provincia de Entre Ríos, en el Departamento de Colón a 6 km al norte de la Localidad de Ubajay sobre la Ruta Nacional N° 14 que une las ciudades de Colón (51 km) y Concordia (70 km) (Figura 1.2).

El Parque El Palmar fue creado por la Ley 16.802 promulgada en el año 1965 con el objeto de conservar un sector representativo de los extensos palmares de *Butia yatay* (Mart.) Becc.

Estos palmares, hasta fines del siglo XIX, se extendían por gran parte de Entre Ríos, Uruguay y sur de Brasil. La intensa explotación agrícola, ganadera y forestal de toda la región ha impedido el crecimiento de palmares de reposición, por lo cual se considera a este parque como el último núcleo puro de esta comunidad florística.

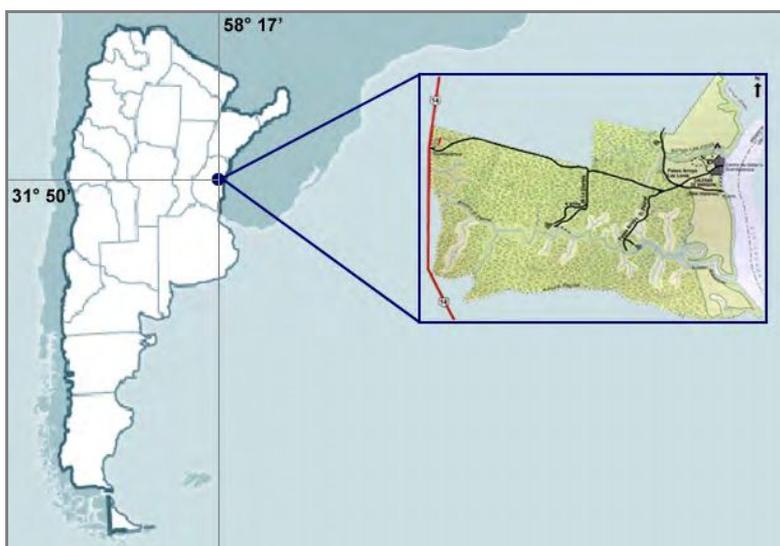


Figura 1.2. Ubicación del Parque Nacional El Palmar en la República Argentina.

1.2.1. Clima

Las características climáticas de la zona donde se ubica el Parque Nacional El Palmar provienen del Servicio Meteorológico Nacional, elaborado en base a los datos correspondientes a la estación meteorológica más cercana, Estación Concordia del INTA (31°22' S; 58°07' O).

El tipo climático corresponde a un clima templado cálido húmedo en todas las estaciones, con veranos calurosos. La temperatura media anual es de 18.9° C, con escasa variación térmica a lo largo del año, con una precipitación promedio anual de 1298 mm. Se registra un período superhúmedo en primavera y verano, siendo los meses menos lluviosos los invernales, con un descenso notable de las precipitaciones en agosto. El período con mayor probabilidad de ocurrencia de heladas se manifiesta de mayo a octubre.

1.2.2. Fisiografía del paisaje

En términos de su fisiografía, para un mejor análisis corresponde hacer una separación en unidades de paisaje del Parque (Figura 1.3). El primer sector (**Sector 1** en el mapa) es un área conocida como “Terrazas del Río Uruguay” que constituye una formación de materiales depositados en distintas eras geológicas que se remontan en el tiempo más allá del Cuaternario, por un río que presentaba un caudal mucho mayor al que presenta en la actualidad (APN 1994).

Este origen fluvial le confiere características particulares en términos de su variabilidad, ya sea por su condición textural, como por su distribución espacial (por ejemplo bancos o lentes con arenas y gravas, alternando con lentes de arcilla y canto rodado).

El segundo sector (**Sector 2** en el mapa), avanzando hacia el NO, corresponde a materiales arenosos que descansan sobre sedimentos antiguos, arcillosos, de origen fluvial, que tendría un ancho variable, y es una zona de transición entre las ya mencionadas terrazas del Río Uruguay y el área dominada por materiales lacustres arcillosos, que dan origen a los vertisoles, típicos suelos entrerrianos (INTA 1985) en donde es posible observar el relieve gil-gai característico de los vertisoles.

La región donde dominan los vertisoles, es la típica zona de lomadas entrerrianas, cuyo origen esta en la disección avanzada por un sistema fluvial denso sobre un relieve formado por sedimentos modernos, a partir de un levantamiento en bloque del territorio. En general, los vallecitos de los arroyos afluentes del Uruguay poseen una dirección general de oeste a este y su extensión es variable. Presentan suelos blandos y limosos (**Sector 3** en el mapa).

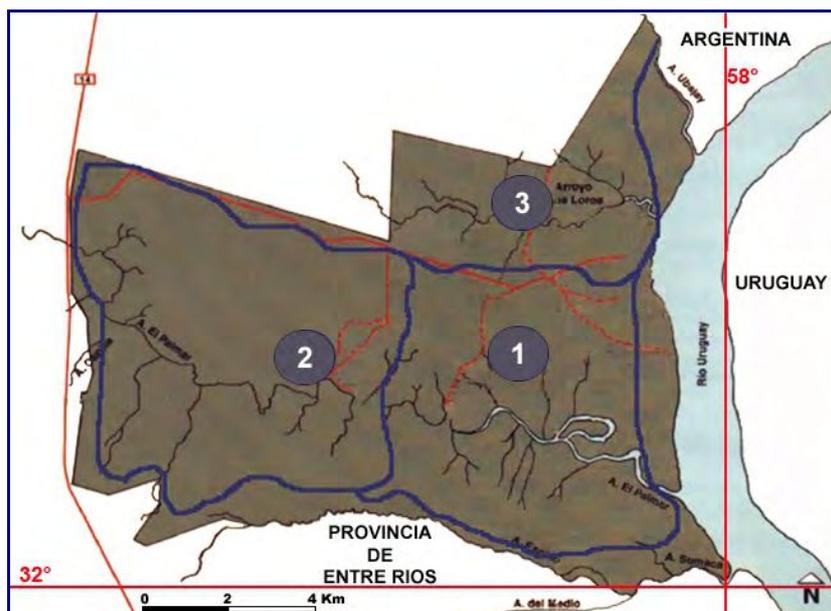


Figura 1.3. Unidades de paisaje del Parque Nacional El Palmar. **Sector 1:** Variada condición textural, arenas y gravas, alternando con lentes de arcilla y canto rodado); **Sector 2:** materiales lacustres arcillosos, típicos vertisoles; **Sector 3:** suelos blandos y limosos (APN 1994).

1.2.3. Suelos

El origen fluvial de los materiales que constituyen la base sobre la que se han generado los distintos suelos hallados en el Parque, le imprimen características muy particulares. Los depósitos en bancos o lentes provocan una distribución espacial al azar, y la alternancia de capas de texturas muy diferentes (arcillosas y arenosas con ó sin canto rodado) condicionan la génesis y el desarrollo de los suelos. Esto se evidencia en la dominancia de Entisoles e Inceptisoles que poseen una muy limitada secuencia de horizontes y una escasa manifestación de procesos pedogenéticos. Estos suelos no poseen estructuras definibles ni organizaciones más complejas que pequeños bloques subangulares.

Se registran 7 unidades cartográficas a escala de reconocimiento 1:50000 lo que permite la clasificación hasta el nivel de Gran Grupo. La clasificación se presenta en la Tabla 1.1. (INTA 1985).

Tabla 1.1. Unidades cartográficas a nivel de Orden, Suborden, Gran grupo y Subgrupo, reconocidas a una escala 1:50000.

Orden	Suborden	Gran Grupo	Subgrupo
Entisoles	Acuentes	Fluvacuentes	típicos
		Psamacuentes	típicos
	Psamentes	Cuartzipsamentes	típicos
			acuícos
			líticos
		Fluventes	Udifluventes
	Orthentes	Udorthentes	típicos
Inceptisoles	Umbreptes	Haplumbreptes	fluvénticos
Molisoles	Udoles	Argiudoles	acuícos

1.2.4. Unidades fisonómicas

En base a características fisiográficas y florísticas, se han identificado en el Parque cinco unidades fisonómicas (APN 1994).

1) *Arbustales*: vegetación pluriestratificada y pluriespecífica, en donde domina el estrato arbustivo de 3 m de altura. Las especies dominantes son *Baccharis dracunculifolia* DC., Prodr. y *Eupatorium buniifolium* Hook. et Arn., acompañados de un estrato herbáceo de 70 a 100 cm de altura. En la faja costera del Río Uruguay se transforma en una sabana arbórea abierta o con pequeños grupos densos con elementos característicos del “Monte entrerriano” (Cabrera 1976) como *Prosopis nigra* (Griseb.) Hieron, *Acacia* sp., *A. atramentaria* Benth (Figura 1.4 A-B).



Figura 1.4. A. Fotografía donde se observa la fisonomía del arbustal. **B.** Ejemplar adulto de *Baccharis dracunculifolia*

2) *Cañadas*: con este nombre se agrupa a pastizales hidrófilos de altura y densidad variable, 80 a 180 cm, según el grado de hidromorfismo, dominados por diversas proporciones de ciperáceas y gramíneas con un 70 a 90% de cobertura. Existen dos subunidades relacionadas con la permanencia y profundidad de la napa de agua: pajonal típico con agua sobre o muy cercana a la superficie y otra semejante al pastizal denso de altura media en la que las especies son más hidrófilas que en el pastizal típico. Las especies dominantes en las cañadas son *Typha* sp., *Scirpus* sp., *Andropogon* sp., *Bromus* sp., etc. (Figura 1.5 A-B).



Figura 1.5. A. Fotografía donde se observa la fisonomía de la cañada. **B.** Detalle de vegetación característica de la cañada.

3) *Palmares*: se trata de sabanas de palmeras (*Butia yatay*) cuya densidad varía del 30 % al 70 %, distribuidas en forma agrupada, con distintos tamaños de manchones en un patrón aún desconocido. En la actualidad predominan los ejemplares maduros y seniles (de 9 a 18 m de altura y 4 a 5 m de diámetro de copa), aunque también existe una alta abundancia de renovales de altura variable hasta los 50 cm. La matriz es un pastizal denso a semidenso alternando con pequeñas superficies de suelo menos cubierto, pudiendo presentar diversas proporciones de arbustos y pequeños árboles aislados o agrupados (entre ellos, *Melia azederach*, la cual es una especie invasora).

Los palmares están asociados principalmente a suelos bien drenados con o sin gravas en el perfil y con proporciones variables de depósitos de textura arenosa (Figura 1.6 A-B).



Figura 1.6. A y B. Fotografías de los palmares de *Butia yatay*.

4) *Pastizales*: se trata de sabanas herbáceas con una variada proporción de leñosas arbustivas, arbóreas y palmeras. Sus especies son muy numerosas (Leon et al. 1979) y densas (hasta 80% de cobertura) y de estructura bi a pluriestratificada.

Estos pastizales pueden ser totalmente herbáceos, dominados por gramíneas y hierbas de altura y densidades variables o bien acompañados por diversas proporciones de arbustos, pequeños árboles o palmeras aisladas (Figura 1.7 A-B).



Figura 1.7. A y B. Fotografías donde se observa el paisaje de un pastizal.

5) *Selva en galería*: selvas hidrófilas de las riberas del Río Uruguay y los arroyos afluentes. En general constituyen una faja muy angosta a lo largo de dichas vías de drenaje. Es una fisonomía pluriestratificada y muy rica en especies. Fitogeográficamente es una prolongación de la selva en galería de la Provincia Paranaense (Cabrera 1976) pero florísticamente empobrecida. No ha sido relevada en detalle (Figura 1.8 A-B).



Figura 1.8. A y B. Fotografías de la selva en galería.

1.2.5. Sitios de muestreo

Para la toma de muestras se seleccionaron 3 sitios en las 5 unidades fisonómicas arriba mencionadas (Sitio 1: Mirador La Glorieta; Sitio 2: Arroyo Los Loros y Sitio 3: Mirador Arroyo El Palmar) los cuales constituyeron las réplicas y se realizaron muestreos estacionales (Figura 1.9).

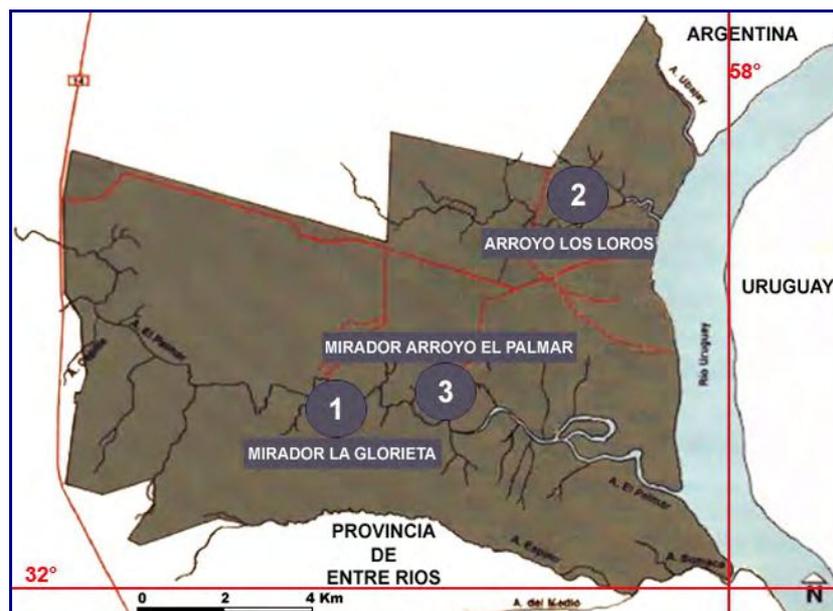


Figura 1.9. Mapa del Parque Nacional El Palmar indicando los sitios de muestreo.

En la Tabla 1.2 se observan las coordenadas de los sitios muestreados.

Tabla 1.2. Georeferenciación de los sitios de muestreo

	Arbustal	Cañada	Palmar	Pastizal	Selva en Galería
1	31°52'20"S	31°52'49"S	31°52'42"S	31°52'20"S	31°51'32"S
	58°15'26"O	58°15'39"O	58°15'31"O	58°16'06"O	58°14'0"O
2	31°52'25"S	31°52'12"S	31°52'42"S	31°52'35"S	31°51'46"S
	58°14'06"O	58°14'46"O	58°15'48"O	58°16'05"O	58°13'45"O
3	31°52'11"S	31°53'09"S	31°54'10"S	31°54'30"S	31°52'20"S
	58°14'29"O	58°14'19"O	58°13'38"O	58°13'47"O	58°12'31"O

II. TIPOS DE COLONIZACIÓN –ARUM/PARIS- PRESENTES EN LAS ESPECIES VEGETALES DOMINANTES DE LAS COMUNIDADES DEL PARQUE NACIONAL EL PALMAR

2.1. MARCO TEÓRICO

El Parque Nacional El Palmar pertenece a la provincia fitogeográfica del Espinal (Cabrera 1976) con algunas comunidades y especies típicas del pastizal pampeano y de la selva paranaense. El parque cuenta con aproximadamente 700 especies de plantas vasculares, reunidas en 107 familias botánicas, lo que lo convierte en uno de los parques florísticamente más diversos del país (Biganzoli et al. 2001). Fue creado para salvaguardar a los extensos palmares de *Butia yatay*, especie emblemática de la conservación de las sabanas de la región Mesopotámica, la cual se encuentra amenazada por la progresiva pérdida de hábitat consecuencia de la actividad antrópica. La extensión del área protegida ampara a su vez a otros ambientes de significativo patrimonio natural, como la selva en galería y el monte xerófilo.

La gran diversidad de especies vegetales registrada en El Palmar lo convierte en un sitio propicio para el estudio de las comunidades vegetales y la de los microorganismos asociados.

El conocimiento de la comunidad edáfica es importante para poder instrumentar el manejo conservacionista de las áreas protegidas. Entre los microorganismos del suelo, los hongos micorrícicos arbusculares se encuentran asociados a la mayoría de las plantas de la tierra y están directamente implicados en procesos cruciales en la interfase suelo-planta (Grime et al. 1987; Sieverding 1991; Smith & Read 1997; Klironomos et al. 2000; Cardoso & Kuyper 2006). Además cumplen un importante rol en determinar la diversidad de las comunidades vegetales e inducen una amplia variedad de respuestas de crecimiento en especies de plantas coexistentes

(Sanders et al. 1996; van der Heijden et al. 1998ab; Hartnett & Wilson 1999; Klironomos et al. 2000).

En programas de revegetación o de recuperación de especies vulnerables o nativas es importante el conocimiento del estado micorrícico de la vegetación (Gemma et al. 2002; Wubet et al. 2003; Fuchs & Haselwandter 2004). Existen pocos estudios acerca del estado micorrícico de la flora Argentina. Entre estos se encuentran los realizados por Menoyo et al. (2007) en bosques de *Polylepis* y por Fracchia et al. (2009) en bosques del Chaco Serrano.

Dos tipos morfológicos de micorrizas arbusculares han sido descritos en base a características de la interfase simbiótica. Estos son el tipo-*Arum* y el tipo-*Paris* de acuerdo a las estructuras fúngicas encontradas en raíces de *Arum maculatum* y *Paris quadrifolia* (Gallaud 1905). El tipo-*Arum* es definido en base a una extensa fase intercelular de hifas en las células de la corteza radical y el desarrollo de arbusculos intracelulares terminales. El tipo-*Paris* se caracteriza por la ausencia de una fase intercelular, la presencia de una extensa fase intracelular con circunvoluciones y arbusculos como estructuras intercalares de las circunvoluciones. Diferentes tipos de colonización, con una morfología intermedia tipo-*Arum-Paris* ha sido distinguida dependiendo de la combinación planta-hongo (Dickson 2004) (Figura 2.1).

La morfología de colonización ha sido atribuida a tres factores principales: *i)* a la especie vegetal a la cual el hongo se encuentra asociado (Brundrett & Kendrick 1988, 1990a). Yamato & Iwasaki (2002) notaron que los hongos arbusculares en la misma familia botánica forman usualmente las mismas estructuras morfológicas, indicando que la identidad de la planta influencia fuertemente el tipo morfológico de colonización; *ii)* la especie fúngica puede también influenciar el tipo de colonización (Gerdemann 1965; Cavagnaro et al. 2001a) y *iii)* algunos autores sugieren que las condiciones ambientales condicionan la morfología de la colonización (Muthukumar & Udaiyan 2000; Hildebrandt et al. 2001).

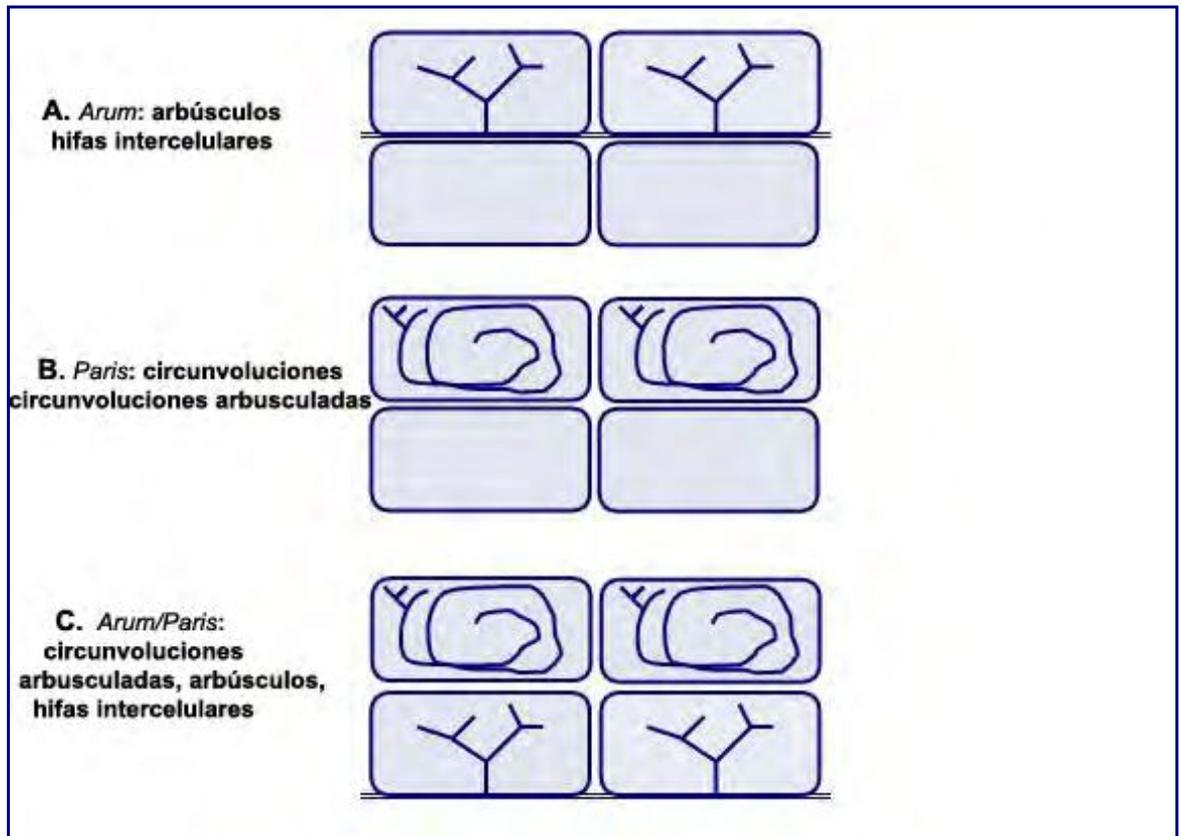


Figura 2.1. Diagramas de los tipos de colonización observadas en las raíces. **A.** Morfología tipo-*Arum*. **B.** Morfología tipo-*Paris*. **C.** Intermedio *Arum-Paris*.

La mayoría de las plantas cultivadas presentan una morfología de colonización tipo-*Arum*, mientras que muchos árboles y hierbas silvestres desarrollan morfología tipo-*Paris*. Brundrett & Kendrick (1988, 1990ab) sugirieron que ambas morfologías de colonización son comunes en las comunidades naturales.

El estado micorrízico de algunas familias y géneros botánicos es variado por lo que resulta importante evaluar la biota micorrízica en términos de las características edáficas y del estado micorrízico de las especies vegetales dominantes (Allsopp & Stock 1993; Dhillion & Zak 1993; Dhillion & Friese 1994).

Las especies de hongos arbusculares se han encontrado asociadas a plantas de hábito tanto terrestres, como epífitas e incluso acuáticas. Existen escasos reportes acerca de la micorrización en especies vegetales epífitas (Bermudes & Benzina 1989; Lesica & Antibus 1990). En estos trabajos se ha reportado un bajo porcentaje de micorrización, explicado por la baja

disponibilidad de propágulos en estos hábitat capaces de iniciar colonización arbuscular. Por otro lado, las plantas reportadas para ambientes acuáticos, también han presentado escasos porcentajes de micorrización. Trappe (1987) señaló que las especies vegetales acuáticas no exhiben déficit hídrico ni nutricional como lo presentan las especies típicamente terrestres. De este modo, las plantas desarrollan independencia de los hongos arbusculares, reduciendo de este modo las demandas de carbono.

El conocimiento acerca del estado micorrícico de la vegetación de El Palmar contribuye a comprender la influencia de la simbiosis micorrícica en la estructura y estabilidad de las comunidades vegetales, en orden de aumentar la comprensión de la biología y diversidad micorrícica para programas de recuperación. Es factible, que la mayoría de las especies vegetales presentes en el parque se encuentren asociadas con hongos arbusculares. Por consiguiente, en este capítulo proponemos caracterizar y describir el estado micorrícico de *Butia yatay* y de las especies vegetales dominantes, nativas y exóticas, en El Parque Nacional El Palmar.

OBJETIVO

- Caracterizar y describir el estado micorrícico de las especies vegetales dominantes del Parque Nacional El Palmar.

2.2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.2.1. Área de estudio

Las muestras fueron extraídas de los sitios descritos en el Capítulo I (Sección 1.2.6).

2.2.2. Muestreo

Se seleccionaron 103 especies vegetales pertenecientes a 42 familias, teniendo en consideración su abundancia en los diferentes hábitats.

Las plantas fueron colectadas durante su floración e identificadas taxonómicamente de acuerdo a Zuloaga et al. (2008). De cada especie se seleccionaron 3 individuos, extrayendo su sistema radical, el cual fue guardado en bolsas de polietileno en heladera a 4°C, hasta su procesamiento cuyo plazo no fue mayor de 7 días.

2.2.3. Determinación del estado micorrícico de las especies vegetales

En el laboratorio, las raíces fueron lavadas cuidadosamente con abundante agua corriente. Cada sistema radical fue cortado en secciones de 2-3 cm, y fueron colocadas en tubos de vidrio.

Para evaluar la presencia de colonización micorrícica, las secciones radicales fueron clarificadas y teñidas siguiendo la metodología propuesta por Phillips & Hayman (1970). Para cada especie vegetal se examinaron diez segmentos radicales extraídos al azar de cada muestra compuesta. Se determinó la presencia o ausencia de estructuras micorrícicas (micelio externo e interno, puntos de entrada, arbusculos, circunvoluciones, vesículas) y el tipo morfológico de asociación tipo-*Arum*/tipo-*Paris*) según lo descrito por Smith & Smith (1997).

Las fotografías fueron tomadas con una cámara digital Olympus (modelo SP-350) en un microscopio estereoscópico (Olympus SZ61).

2.3. RESULTADOS

2.3.1. Composición florística

La Tabla 2.1 muestra la composición florística en las cinco comunidades estudiadas en el Parque.

Tabla 2.1. Especies vegetales muestreadas en cada sitio de estudio.

Unidad fisonómica	Especies vegetales
Arbustal	<i>Adiantopsis chlorophylla</i> (Sw) Fée, <i>Allophylus edulis</i> (St.-Hil., Juss & Cambess) Hieron ex Niederl, <i>Ammi viznaga</i> L. (Lams.), <i>Baccharis articulata</i> (Lams.) Pers., <i>B. dracunculifolia</i> DC., <i>B. trimera</i> (Less.) DC., <i>Croton gnaphalii</i> Baill., <i>Eupatorium buniifolium</i> Hook et Am., <i>Fraxinus</i> L., <i>Heimia salicifolia</i> Link, <i>Hydrocotyle bonaeriensis</i> Lam., <i>H. exigua</i> (Urb.) Malme, <i>Magnolia</i> L., <i>Melica rigida</i> Cav., <i>M. sarmentosa</i> Nees., <i>Pouteria salicifolia</i> (Spreng.) Radlk, <i>Prunus persica</i> L. (Batsch), <i>Psidium incanum</i> (Berg) Burret, <i>P. luridum</i> (Spreng.) Burret, <i>Scoparia montevidensis</i> (Spreng.), <i>S. plebeja</i> Cham. & Schtdl. y <i>Wissadula glaechomaefolia</i> (St. Hil) Fries.
Cañada	<i>Cyperus reflexus</i> Vahl., <i>C. virens</i> Michx., <i>Eleocharis bonariensis</i> Ness, <i>E. contracta</i> Maury, <i>E. filiculmis</i> Kunth, <i>Equisetum giganteum</i> L., <i>Juncus bufonius</i> L., <i>J. capillaceus</i> Lam., <i>J. densiflorus</i> Kunth y <i>P. salicifolia</i> .
Palmar	<i>Achyrocline flaccida</i> (Weinm.) DC., <i>A. satuireioides</i> (Lam.) DC., <i>A. chlorophylla</i> , <i>A. edulis</i> , <i>B. dracunculifolia</i> , <i>Bidens pilosa</i> L., <i>B. subalternans</i> DC., <i>B. yatay</i> , <i>Carduus acanthoides</i> L., <i>Cirsium vulgare</i> Savi (Ten.), <i>Conyza blakei</i> (Cabr.) Cabr., <i>C. gnaphalii</i> , <i>Cyperus esculentus</i> L., <i>Daphnopsis racemosa</i> Griseb., <i>Elephantopus mollis</i> Kunth., <i>Eryngium megapotanicum</i> Pedersen, <i>E. sanguisorba</i> Cham. & Schtdl., <i>E. buniifolium</i> , <i>Guettarda urugüensis</i> Cham. & Schtdl., <i>Lolium multiflorum</i> Lam., <i>Microgramma vacciniifolia</i> (Langsd. & Fisch) Copel., <i>Maytenus ilicifolia</i> Mart. ex Reissek, <i>Monnina resedoides</i> St. Hil., <i>Mutisia coccinea</i> St. Hil. y <i>Smilax campestris</i> Griseb.
Pastizal	<i>Adesmia bicolor</i> (Poir.) DC., <i>A. incana</i> Burkart., <i>Agrostis alba</i> L., <i>Alternanthera kurtzii</i> Schinz ex Pedersen, <i>Aristida circinalis</i> Lindm., <i>A. jubata</i> (Arechav.) Herter, <i>Asclepias curassavica</i> L., <i>A. mellodora</i> St. Hil., <i>Aster squamatus</i> (Spreng.) Hieron, <i>Baccharis coridifolia</i> DC., <i>Briza calotheca</i> (Trin.) Hack, <i>B. lindmanii</i> Ekman, <i>B. macrostachya</i> (Presl.) Steud., <i>B. minor</i> L., <i>Bromus auleticus</i> Trin., <i>Capsella bursa pastoris</i> L., <i>Commelina difussa</i> Burm, <i>C. erecta</i> L., <i>C. esculentus</i> , <i>C. reflexus</i> , <i>Ephedra tweediana</i> Frisch. & Mey, <i>Eupatorium subhastatum</i> Hook & Arn, <i>Geranium dissectum</i> L., <i>Hyptis floribunda</i> Brig. ex Micheli, <i>H. lappacea</i> Benth, <i>Lippia alba</i> (Mill.) Br., <i>Lippia arechavaletae</i> Moldenke, <i>Noticastrum gnaphalioides</i> (Baker) Cuatrec., <i>Oxalis conorrhiza</i> Jacq., <i>Paspalum exaltatum</i> Presl., <i>Passiflora chrysophilla</i> Chodat, <i>Passiflora coerulea</i> L., <i>Petunia integrifolia</i> (Hook.) Schinz & Tell., <i>Plantago brasiliensis</i> Sims, <i>Porophyllum lanceolatum</i> DC., <i>P. ruderale</i> (Jacq.) Cass., <i>Rottboellia selloana</i> (Hack.) Kuntze y <i>Schlechtendalia luzulaefolia</i> Less.
Selva en Galería	<i>Adiantum lorentzii</i> Hieron., <i>Adiantum raddianum</i> Presl., <i>A. edulis</i> , <i>Cyperus eragrostis</i> Lam., <i>Eichornia crassipes</i> (Mart.) Solms, <i>G. urugüensis</i> , <i>Hybanthus parviflorus</i> (Mutis ex Lf.) Baill., <i>Lemna minor</i> Duchene, <i>Ligustrum lucidum</i> Aiton, <i>L. sinense</i> Lour., <i>Melia azedarach</i> L., <i>M. vacciniifolia</i> , <i>Nothoscordum gracile</i> (Dryand. ex Aiton) Stearn, <i>N. montevidense</i> Beauv., <i>Pavonia hastata</i> Cav., <i>P. sepium</i> St. Hil., <i>Phyllanthus niruri</i> L., <i>P. stipulatus</i> (Raf.) Webster, <i>P. salicifolia</i> y <i>Spartina alterniflora</i> Lois.

2.3.2. Distribución de los tipos morfológicos de colonización arbuscular

Un total de 309 individuos pertenecientes a 103 especies de plantas vasculares (42 familias y 69 géneros) fueron examinados. De las 103 especies estudiadas, 88 son especies nativas del Parque y 15 fueron exóticas (Figura 2.2). Las familias con mayor cantidad de especies muestreadas fueron Asteraceae (20 especies), Poaceae (14 especies) y Cyperaceae (7 especies).

La figura 2.2 muestra las especies vegetales estudiadas de acuerdo al sistema clasificatorio “Angiosperm Phylogeny Group Classification (APG II 2003)”, su hábito de vida, y los tipos de colonización micorrícica arbuscular.

En la figura 2.3 se observa la distribución del estado micorrícico de la flora estudiada en relación al hábito de vida que poseen estas plantas. Las plantas micorrizadas representaron un 88% del total de las especies muestreadas.

Las estructuras morfológicas características de la asociación con hongos arbusculares que se observaron en las plantas micorrizadas fueron las siguientes: apresorios, arbuscúlos, circunvoluciones, células auxiliares, micelio externo e interno y vesículas dependiendo de las especies vegetales (Figura 2.4 A-H).

Setenta y cuatro especies provenientes de las familias Apiaceae, Arecaceae, Asclepiadaceae, Asteraceae, Brassicaceae, Celastraceae, Cyperaceae, Equisetaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Juncaceae, Lamiaceae, Liliaceae, Malvaceae, Meliaceae, Myrthaceae, Oleaceae, Oxalidaceae, Passifloraceae, Plantaginaceae, Poaceae, Polygalaceae, Pteridaceae, Scrophulariaceae, Smilacaceae, Solanaceae, Verbenaceae y Violaceae presentaron colonización tipo-*Arum* como se ilustra en las raíces de *Butia yatay* (Figura 2.4 B). Este tipo de colonización fue dominante en la vegetación del Parque y se encontró asociada tanto a especies de plantas terrestres como a plantas palustres que crecen en zonas anegables.

La colonización micorrícica en *Mutisia coccinea* (Asteraceae), *Prunus persica* (Rosaceae) y *Daphnopsis racemosa* (Thymelaceae) (Figura 2.4 G) presentó las circunvoluciones características del tipo-*Paris*, con arbuscúlos simples y terminales. El tipo-*Paris* fue registrado solo en plantas terrestres.

Las especies *Commelina diffusa*, *Commelina erecta* (Commelinaceae) y *Heimia salicifolia* (Lythraceae), tres especies terrestres, presentaron un tipo-*Arum-Paris* intermedio de colonización.

En otras 12 especies, de hábito terrestre y palustre, se observó la presencia de infección micorrícica, con el desarrollo de estructuras correspondientes a la fase externa -apresorios, hifas extraradicales y células auxiliares-, y estructuras intraradicales –hifas intracelulares y vesículas, pero no fue posible establecer el tipo-*Arum* o tipo-*Paris* de colonización.

Las especies vegetales en las cuales no se registró asociación con hongos arbusculares, presentaban hábitos de vida diferentes, incluyendo plantas terrestres, palustres, acuáticas y una especie epífita. Entre las plantas de hábito terrestre, miembros de Apiaceae, Commelinaceae, Cyperaceae, Malvaceae y Poaceae no estuvieron asociadas a hongos arbusculares, aunque se registraron algunas especies micorrizadas dentro de estas familias. Dos especies, *Geranium dissectum* (Geraniaceae) y *Pouteria salicifolia* (Sapotaceae) tampoco presentaron colonización micorrícica (Figura 2.4 H). En cuanto a especies de hábito palustre, tales como *Lemna minor* (Lemnaceae) y *Eicchornia crassipes* (Ponteridaceae), no se encontraron asociadas a hongos arbusculares. Tampoco se registró colonización en *Microgramma vacciniifolia* (Polypodiaceae), que es un helecho epífita que crece comúnmente sobre *Butia yatay*.

Orden	Familia	Especie	Hábito	Tipo MA
Polypodiales	Polypodiaceae	<i>Microgramma vacinifolia</i>	E	-
	Pteridaceae	<i>Adiantopsis chlorophylla</i>	S.i.	Arum
		<i>Adiantum lorentzii</i>	T	n.i.
<i>A. raddianum</i>		T	n.i.	
Equisetales	Equisetaceae	<i>Equisetum giganteum</i>	S.i.	Arum
Gnetales	Ephedraceae	<i>Ephedra tweediana</i>	T	n.i.
Magnoliales	Magnoliaceae	<i>Magnolia sp*</i>	T	n.i.
Alismatales	Lemnaceae	<i>Lemna minor</i>	A	-
Liliales	Liliaceae	<i>Nothoscordum gracile</i>	T	Arum
		<i>N. montevidensis</i>	T	Arum
	Ponteridaceae	<i>Eichornia crassipes</i>	A	-
	Smilacaceae	<i>Smilax campestris</i>	T	Arum
Arecales	Arecaceae	<i>Butia yatay</i>	T	Arum
Commelinales	Commelinaceae	<i>Commelina diffusa</i>	T	Arum/Paris
		<i>C. erecta</i>	T	Arum/Paris
Poales	Cyperaceae	<i>Cyperus eragrostis</i>	S.i.	Arum
		<i>C. esculentus</i>	T	n.i.
		<i>C. reflexus</i>	S.i.	n.i.
		<i>C. virens</i>	S.i.	Arum
		<i>Eleocharis bonariensis</i>	S.i.	Arum
		<i>E. contracta</i>	S.i.	Arum
		<i>E. filiculmis</i>	S.i.	Arum
	Juncaceae	<i>Juncus bufonius</i>	S.i.	Arum
		<i>J. capillaceus</i>	S.i.	n.i.
		<i>J. densiflorus</i>	S.i.	Arum
	Poaceae	<i>Agrostis alba*</i>	T	Arum
		<i>Aristida circinalis</i>	T	-
		<i>A. jubata</i>	T	n.i.
		<i>Briza calotheca</i>	T	Arum
		<i>B. lindmanii</i>	T	Arum
		<i>B. macrostachya</i>	T	Arum
		<i>B. minor*</i>	T	Arum
		<i>Bromus auleticus</i>	T	Arum
		<i>Lolium multiflorum*</i>	T	Arum
		<i>Melica rigida</i>	T	Arum
		<i>M. sarmentosa</i>	T	Arum
		<i>Rottboellia selloana</i>	T	n.i.
		<i>Paspalum exaltatum</i>	T	Arum
		<i>Spartina alterniflora</i>	S.i.	-

Orden	Familia	Especie	Hábito	Tipo MA	
Caryophyllales	Amaranthaceae	<i>Alternanthera kurtzii</i>	S.i.	n.i.	
Celastrales	Celastraceae	<i>Maytenus ilicifolia</i>	T	Arum	
Fabales	Fabaceae	<i>Adesmia bicolor</i>	T	Arum	
		<i>A. incana</i>	T	Arum	
	Polygalaceae	<i>Monnina resedoides</i>	T	Arum	
Fagales	Thymelaeaceae	<i>Daphnopsis racemosa</i>	T	Paris	
Malpighiales	Euphorbiaceae	<i>Croton gnaphalii</i>	T	Arum	
		<i>Phyllanthus niruri</i>	T	Arum	
		<i>P. stipulatus</i>	T	Arum	
Rosales	Rosaceae	<i>Prunus persica*</i>	T	Paris	
Oxalidales	Oxalidaceae	<i>Oxalis conorrhiza</i>	T	Arum	
Brassicales	Brassicaceae	<i>Capsella bursa pastoris*</i>	T	Arum	
Malvales	Malvaceae	<i>Pavonia hastata</i>	T	-	
		<i>P. sepium</i>	T	-	
		<i>Wissadula glechomaefolia</i>	T	Arum	
Sapindales	Sapindaceae	<i>Allophylus edulis</i>	T	n.i.	
	Meliaceae	<i>Melia azederach*</i>	T	Arum	
Violales	Passifloraceae	<i>Passiflora chrysophylla</i>	T	Arum	
		<i>P. caerulea</i>	T	Arum	
	Violaceae	<i>Hybanthus parviflorus</i>	T	Arum	
Geraniales	Geraniaceae	<i>Geranium dissectum*</i>	T	-	
Myrtales	Lythraceae	<i>Heimia salicifolia</i>	T	Arum/Paris	
		Myrthaceae	<i>Psidium incanum</i>	T	Arum
			<i>P. luridum</i>	T	Arum
Ericales	Sapotaceae	<i>Pouteria salicifolia</i>	T	-	
Lamiales	Lamiaceae	<i>Hyptis floribunda</i>	T	Arum	
		<i>H. lappacea</i>	T	Arum	
	Oleaceae	<i>Fraxinus*</i>	T	Arum	
		<i>Ligustrum lucidum*</i>	T	n.i.	
		<i>L. sinense*</i>	T	Arum	
	Plantaginaceae	<i>Plantago brasiliensis</i>	T	Arum	
Verbenaceae	<i>Lippia alba</i>	T	Arum		
	<i>L. arechavaletae</i>	T	Arum		
Solanales	Solanaceae	<i>Petunia integrifolia</i>	T	Arum	
Gentianiales	Asclepiadaceae	<i>Asclepias curassavica*</i>	T	Arum	
		<i>A. mellodora</i>	T	Arum	

Orden	Familia	Especie	Hábito	Tipo MA
	Rubiaceae	<i>Guetarda urugüensis</i>	— T —	n.i.
Asterales	Asteraceae	<i>Achyrocline flaccida</i>	— T —	Arum
		<i>A. satureiodes</i>	— T —	Arum
		<i>Aster squamatus</i>	— T —	Arum
		<i>Baccharis articulata</i>	— T —	Arum
		<i>B. coridifolia</i>	— T —	Arum
		<i>B. dracunculifolia</i>	— T —	Arum
		<i>B. trimera</i>	— T —	Arum
		<i>Bidens pilosa</i>	— T —	Arum
		<i>B. subalternans</i>	— T —	Arum
		<i>Carduus acanthoides*</i>	— T —	Arum
		<i>Cirsium vulgare*</i>	— T —	Arum
		<i>Conyza blakei</i>	— T —	Arum
		<i>Elephantopus mollis</i>	— T —	Arum
		<i>Eupatorium buniifolium</i>	— T —	Arum
		<i>E. subhastatum</i>	— T —	Arum
		<i>Mutisia coccinea</i>	— T —	Paris
		<i>Noticastrum gnaphalioides</i>	— T —	Arum
		<i>Porophyllum lanceolatus</i>	— T —	Arum
		<i>P. ruderale</i>	— T —	Arum
		<i>Schlechtendalia luzulaefolia</i>	— T —	Arum
Scrophulariales	Scrophulariaceae	<i>Scoparia montevidensis</i>	— T —	Arum
		<i>S. plebeja</i>	— T —	Arum
Apiales	Apiaceae	<i>Ammi viznaga*</i>	— T —	-
		<i>Eryngium mesopotanicum</i>	— T —	Arum
		<i>E. sanguisorba</i>	— T —	Arum
		<i>Hydrocotyle bonariensis</i>	— T —	Arum
		<i>H. exigua</i>	— T —	Arum

Figura 2.2. Clasificación filogenética de las especies vegetales estudiadas, según APG II (2003), mostrando el hábito de vida y el tipo de asociación MA. Los asteriscos señalan las especies exóticas. A (acuático), E (epífita), S.i. (suelos inundados), T (terrestre), - (colonización ausente) y, n.i. (no identificado).

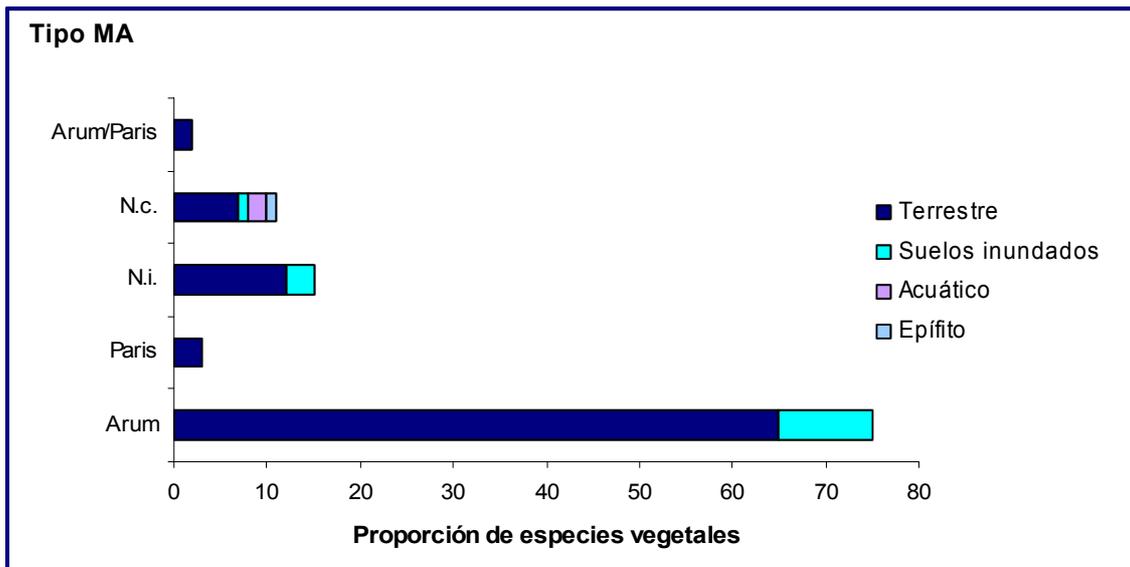


Figura 2.3. Proporción de los tipos morfológicos de colonización identificados y el hábito que presentaron las especies involucradas en la simbiosis. MA (micorrízico arbuscular), N.c. (no colonizado) y, N.i. (no identificado).

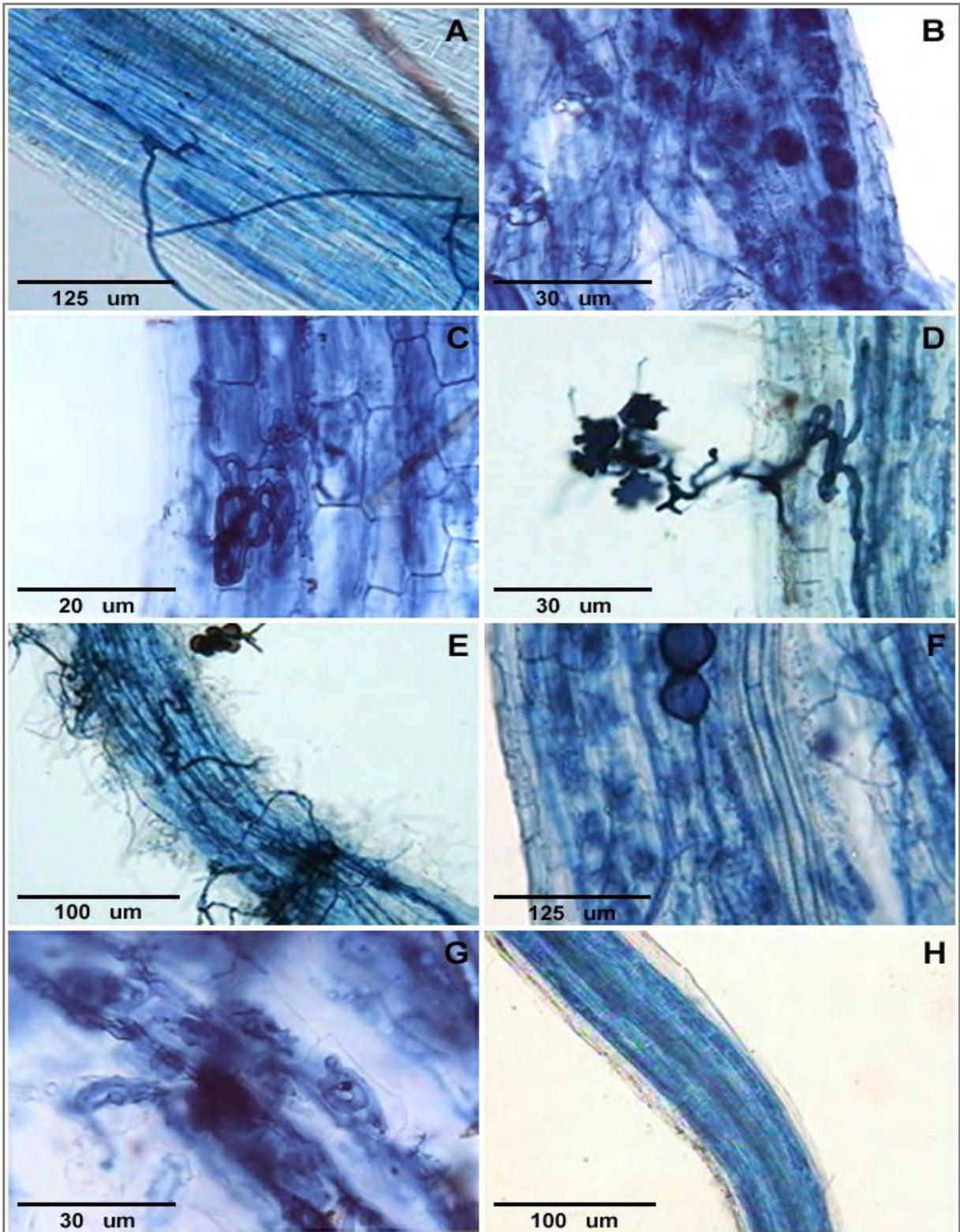


Figura 2.4. Estructuras fúngicas en raíces micorrizadas. **A.** Apresorio en *Eryngium megapotanicum*. **B.** Arbúsculos en *Butia yatay*. **C.** Circunvoluciones en *Daphnopsis racemosa*. **D.** Células auxiliares en *Bidens pilosa*. **E.** Micelio externo e interno en *Monnina resedoides*. **F.** Vesículas en *B. yatay*. **G.** Asociación tipo-Paris en *D. racemosa*. **H.** Raíz no colonizada de *Geranium dissectum*.

2.4. DISCUSIÓN

En este estudio se registró el estado micorrícico de las especies vegetales más abundantes del Parque Nacional El Palmar. En las especies analizadas sólo se reporta la asociación con micorrizas arbusculares, lo que no excluye que algún otro tipo de micorrizas se encuentre presente, aunque sí fue observada una absoluta dominancia de colonización con hongos arbusculares.

Un 88 % de las plantas analizadas en este estudio estuvieron asociadas con micorrizas arbusculares. Esta proporción de plantas colonizadas se corresponde con los hallazgos de Wang & Qiu (2006). El tipo-*Arum* fue dominante en todas las especies de plantas analizadas para El Parque Nacional El Palmar. Este tipo de colonización ha sido generalmente registrado como la morfología micorrícica arbuscular más frecuente en las comunidades naturales (Brundrett & Kendrick 1990ab). En otros estudios se ha sugerido una relación evidente entre la morfología micorrícica arbuscular y la ecología de las especies vegetales. O'Connor et al. (2001), encontró que la morfología tipo-*Arum* es dominante en plantas que crecen bajo una fuerte exposición solar en un área desértica en Australia. Por otro lado, Yamato (2004) encontró una predominancia de la morfología tipo-*Arum* en malezas y en viñas que crecían en una región abandonada de Kansai, Japón.

En este estudio, la colonización tipo-*Paris* se encontró en solo tres especies: *Daphnopsis racemosa*, *Mutisia coccinea* y *Prunus persica*, todas ellas con un lento crecimiento vegetativo y por consiguiente una baja tasa de desarrollo radical. Estos hallazgos coinciden con Yamato & Iwasaki (2002) y Yamato (2004), quienes establecieron que la colonización tipo-*Paris* es más frecuente en la vegetación herbácea del sotobosque la cual presenta lento crecimiento.

Si bien el desarrollo de colonización tipo-*Arum* o tipo-*Paris* está primariamente bajo el control genético de la planta hospedadora (Gerdemann 1965; Jacquelinet-Jeanmougin & Gianinazzi-Pearson 1983), existe además una fuerte relación entre el tipo de colonización y la identidad de la familia vegetal (Harley & Smith 1983; Trappe 1987; Carrillo et al. 1992; Fontenla et al. 1998; Yamato 2004). Cavagnaro et al. (2001ab), sugieren que las especies fúngicas también tienen un efecto sobre el tipo de colonización.

En este estudio todas las especies pertenecientes a la familia Asteraceae con excepción de *Mutisia coccinea* presentaron una colonización tipo-*Arum*. Esto coincide con observaciones previas realizadas por Smith & Smith (1997), quienes reportaron la co-existencia de los dos tipos de colonización en algunas familias botánicas. Además, observamos en *Commelina difusa*, *Commelina erecta* y *Heimia salicifolia* el desarrollo simultáneo de morfología tipo-*Arum-Paris* en diferentes sitios de un mismo sistema radical. La co-ocurrencia de estos dos tipos de colonización ha sido previamente reportada por Bonfante-Fasolo & Fontana (1985) y Kubota et al. (2005).

Si bien la presencia de colonización en especies de Amaranthaceae, Brassicaceae, Commelinaceae, Cyperaceae, Juncaceae y Scrophulariaceae, no coincide con el estado no micorrícico previamente reportado para estas familias (Harley & Harley 1987; Brundrett 1991; Brundrett et al. 1995; Smith & Read 1997; Fontenla et al. 2001), sí coincide con observaciones realizadas por Muthukumar & Udaiyan (2000); Tao et al. (2004); Lovera & Cuenca (2006) y Becerra et al. (2007). Teniendo en cuenta investigaciones recientes y nuestras propias observaciones, las familias no-micotróficas podrían volverse “facultativamente micotróficas” debido a condiciones estresantes del ambiente (Kim & Weber 1985; van Duin et al. 1989; Sengupta & Chaudhari 1990; Neeraj et al. 1991; Meney et al. 1993; Bhardwaj et al. 1997; Muthukumar & Udaiyan 2000; Hildebrandt et al. 2001).

Todas las especies de helechos examinadas presentaron colonización micorrícica. La presencia de arbusculos solo fue confirmada en *Adiantopsis chlorophylla*. Otros autores confirmaron la asociación en helechos con micorrizas arbusculares (Harley & Harley 1987; Newman & Reddell 1987; Godoy et al. 1994 y Zhao 2000). Sin embargo, no observamos colonización en *Microgramma vaciiniifolia*, que es un helecho epifito que crece sobre *Butia yatay*. Estos hallazgos coinciden con observaciones realizadas por Bermudes & Benzina (1989) y Lesica & Antibus (1990), quienes no encontraron colonización micorrícica en helechos epifitos que crecen sobre miembros de Arecaceae. Por otro lado, Nadarajah & Nawawi (1993) no registraron colonización sobre epifitos que crecen sobre palmeras en Malasia. En pteridófitas inferiores, Zhang et al. (2004) reportaron colonización tipo-*Paris* en *Equisetum hiemale* y *Equisetum*

ramosissimum (Equisetaceae). En nuestra investigación encontramos colonización tipo-*Arum* en *Equisetum giganteum*.

Solamente 10% de las especies vegetales analizadas no presentaron asociación con hongos arbusculares. En el caso de *Lemna minor*, *Eichornia crassipes* y *Spartina alterniflora*, las cuales son especies acuáticas o palustres, este hecho puede deberse a los patrones de adaptación de estas especies al hábitat, ya que en estos sitios, el agua y los requerimientos nutricionales de estas especies no son un factor limitante para el crecimiento, como lo son frecuentemente en hábitat típicamente terrestres (Trappe 1987). De este modo, las plantas, pueden desarrollar independencia de los hongos y reducir los costos de la demanda de carbono como intercambio por el agua y los nutrientes.

Dos reportes previos para Argentina han sido realizados por Becerra et al. (2007) en las Yungas y por Menoyo et al. (2007) en bosques de *Polylepis*, ambos trabajos han registrado como dominante la colonización tipo-*Paris*. Sin embargo, Fracchia et al. (2009) reportó para bosques en el Chaco Serrano que la colonización tipo-*Arum* fue la más frecuentemente distribuida. En nuestros estudios la morfología tipo-*Arum* es ampliamente dominante (90% de especies vegetales examinadas), a pesar de la diversidad vegetal estudiada (42 familias de plantas vasculares) y de la heterogeneidad ambiental (5 comunidades estudiadas). La importancia ecológica de este patrón de colonización se pone de manifiesto para el área estudiada por los altos porcentajes alcanzados en la vegetación relevada y constituye el primer registro del estado micorrícico de un área protegida en Argentina.

2.5. CONCLUSIONES

- De las 103 especies pertenecientes a 42 familias de plantas vasculares analizadas en el Parque Nacional El Palmar, el 88% de las especies estudiadas y el 95% de las familias de plantas vasculares estuvieron asociadas con hongos micorrícicos arbusculares.
- Se reporta a *Butia yatay* como planta hospedadora, presentando un tipo-*Arum* de colonización.
- No se registró asociación micorrícica arbuscular en aquellas especies vegetales que presentan un hábito de vida acuático, como así tampoco en especies epifitas.
- El tipo-*Arum* de colonización fue dominante, mientras que la colonización tipo-*Paris* fue registrada en solo 3 especies vegetales.
- La mayoría de los miembros de una misma familia botánica presentaron igual morfología de colonización.
- Se confirma la asociación con hongos micorrícicos arbusculares en miembros pertenecientes a las familias Amaranthaceae, Brassicaceae, Commelinaceae, Cyperaceae, Juncaceae y Scrophulariaceae, reportadas tradicionalmente como no micorrícicas.

III. ESPECIES DE HONGOS MICORRÍCICOS

ARBUSCULARES PRESENTES EN EL PARQUE

NACIONAL EL PALMAR

3.1. MARCO TEÓRICO

Los hongos micorrícicos arbusculares son un importante recurso genético microbiológico para el funcionamiento de los ecosistemas terrestres (van der Heijden & Sanders 2002). La diversidad de estos microorganismos decrece cuando los ecosistemas naturales son disturbados por actividades humanas (Johnson & Pflieger 1992). Destacando la importancia de la conservación *in situ*, es decir la conservación de ecosistemas y hábitats naturales para el mantenimiento y recuperación de poblaciones viables de especies en sus entornos naturales (artículo N° 8 de Convenio sobre Diversidad Biológica, www.cbd.int. 2009), el Parque Nacional El Palmar resulta un sitio propicio para comprender la estructura natural y la dinámica tanto de las comunidades vegetales como la de los microorganismos asociados.

Varios autores plantean la hipótesis acerca de los roles de los hongos arbusculares en los ecosistemas. Muchos de ellos señalan posibles grupos funcionales, sin embargo el conocimiento acerca de los taxa incluidos en tales grupos no son concluyentes (Wilson & Tommerup 1992; Brundrett et al. 1999; Hart & Reader 2002; Klironomos & Hart 2002). De este modo, es importante que estos microorganismos estén correctamente nombrados y clasificados para determinar la diversidad de especies en los ecosistemas y poder establecer relaciones funcionales.

La taxonomía de los hongos micorrícicos arbusculares se inicia en el año 1845 con la descripción de especies pertenecientes al género *Endogone macrocarpa* y *Endogone microcarpus* (actualmente *Glomus macrocarpum* y *Glomus microcarpum*, respectivamente) las que sólo se conocían porque formaban clusters de esporas en la superficie del suelo, denominados esporocarpos tal como se aprecia en los primeros trabajos realizados por Tulasne & Tulasne (1844) y Thaxter (1922).

Los hongos arbusculares fueron primero incluidos en el orden Glomales dentro de Zygomycetes (Morton & Benny 1990). Actualmente, Schüessler et al. (2001) hallaron evidencias morfológicas y moleculares para separar a este grupo en un nuevo phylum monofilético denominado Glomeromycota, señalando además que estos organismos están más estrechamente relacionados a Ascomycota y Basidiomycota que a Zygomycota.

El phylum Glomeromycota, cuenta con la clase Glomeromycetes (Cavalier-Smith 1998) la cual incluye cuatro ordenes: Archaeosporales, Diversisporales, Glomerales y Paraglomerales. Actualmente se reconocen 10 familias: Acaulosporaceae, Ambisporaceae, Archaeosporaceae, Diversisporaceae, Entrophosporaceae, Geosiphonaceae Gigasporaceae, Glomeraceae, Pacisporaceae y Paraglomeraceae y catorce géneros: *Acaulospora*, *Ambispora*, *Archaeospora*, *Diversispora*, *Entrophospora*, *Geosiphon*, *Gigaspora*, *Glomus*, *Intraspora*, *Kuklospora*, *Otospora*, *Pacispora*, *Paraglomus* y *Scutellospora* (Schüessler 2009) (Figura 3.1).

Oehl et al. (2008) proponen la división de la familia Gigasporaceae en varias familias y géneros. La familia Gigasporaceae mantiene según estos autores como único género a *Gigaspora* y se segregan las familias Dentiscutataceae (*Dentiscutata*, *Fuscutata* y *Quatunica*), Racocetraceae (*Racocetra* y *Cetraspora*) y Scutellosporaceae (*Scutellospora*) Esta nueva división de las Gigasporaceae no es aplicada en esta tesis, ya que aún permanece en espera frente a la reacción de la comunidad de taxónomos de Glomeromycota. Schüessler (2009, com. pers.) sugiere que es necesario dilucidar patrones filogenéticos que soporten esta segregación.

La taxonomía de los hongos arbusculares tradicionalmente se ha basado en la caracterización morfológica de las esporas y es usada para diferenciar comunidades de hongos micorrícicos arbusculares a través de un amplio gradiente de hospedantes (Bever et al. 1996; Eom et al. 2000; Lovelock et al. 2003) y de condiciones ambientales (Egerton-Warburton & Allen 2000). En años recientes los métodos moleculares se han convertido en una herramienta indispensable para dilucidar patrones filogenéticos, sin embargo han sido menos eficaces para la taxonomía o como carácter diagnóstico en la descripción de nuevas especies (Hibett & Donoghue 1998). También resultan controversiales a causa de los altos niveles de polimorfismo en el rDNA de los

hongos arbusculares (Sanders 2004), y debido a que resultan estar fuertemente influenciados por la elección del método empleado (Landis et al. 2004).

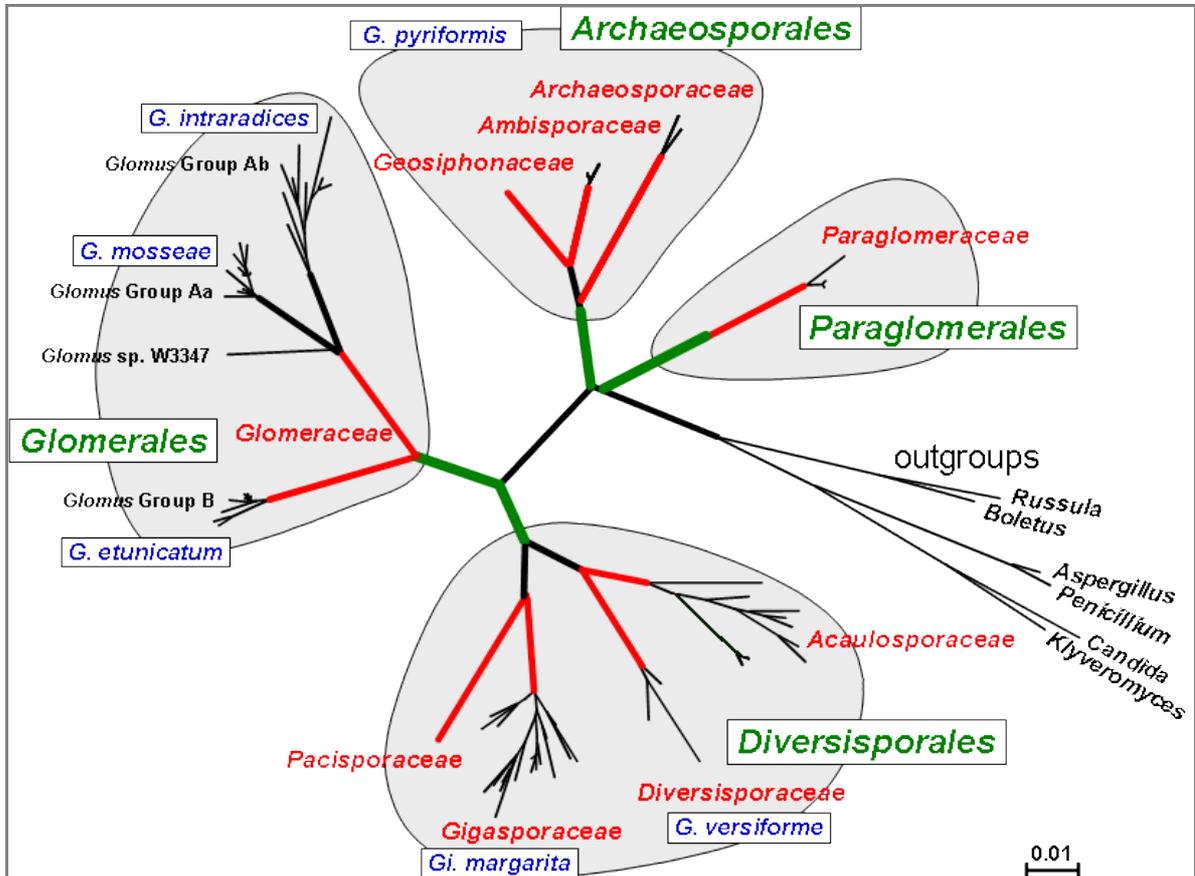


Figura 3.1. Árbol filogenético con los cambios recientemente implementados en la taxonomía de Glomeromycota (Original de Schüessler 2009).

En Argentina el primer registro de un hongo arbuscular fue hecho por Spegazzini, quien colectó a *Glomus fuegianum* (como *Endogone fuegiana*) en Islas de los Estados e Isla Clarence durante un viaje en 1882 (Spegazzini 1887). Actualmente, en nuestro país, se han relevado 9 provincias y el sector Antártico de Argentina en las cuales se han registrado 51 taxa de hongos arbusculares (Figura 3.2). Estos estudios incluyen las provincias de: Buenos Aires (Mohabed 1985, 1986; Cabello 2001; Irrazabal 2007; Schalamuck 2006; Covacevich & Echeverría 2008); Mendoza (Lugo et al. 1995); Córdoba (Lugo 1997; Lugo & Cabello 1999); Jujuy (Lugo et al. 2007); Salta (Fracchia et al. 2003); Tucumán (Becerra & Cabello 2008); Entre Ríos (Velázquez et al. 2008); Santa Cruz (Novas et al. 2005); Tierra del Fuego (Spegazzini 1887); Antártida

Argentina (Cabello et al. 1994). Estos estudios han aportado la descripción de tres nuevas especies para la ciencia, *Glomus antarcticum* Cabello, *Glomus fuegianum* (Speg.) Trappe & Gerd. y *Pacispora patagonicum* (Novas & Fracchia) Walker, Vestberg & Schussler.



Figura 3.2. Mapa de la Argentina. ▲ Sitios en los cuales se registraron nuevas especies de hongos arbusculares. ● Sitios donde se registró la presencia de hongos arbusculares.

Considerando la heterogeneidad ambiental que existe en el Parque, sumado a las más de 700 especies vegetales que conforman la amplia diversidad existente, el Parque Nacional El Palmar resulta un sitio propicio para el estudio taxonómico de los hongos arbusculares.

OBJETIVO

- Identificar los taxa de Glomeromycota presentes en el Parque Nacional El Palmar.

3.2. MATERIALES Y MÉTODOS

3.2.1. Área de estudio y sitio de muestreo

Las muestras de suelo fueron extraídas de los sitios de muestreo que se describieron en la sección 1.2.5 (Capítulo I).

3.2.2. Diseño de muestreo

Los muestreos se llevaron a cabo en las cinco unidades fisonómicas descritas en el Capítulo I: arbustal, cañada, palmar, pastizal y selva en galería, de cada tratamiento se tomaron tres muestras siguiendo un diseño en bloques al azar.

Se tomaron muestras de suelo rizosférico de hasta 15 cm de profundidad correspondiente a vegetación herbácea y arbórea, cada muestra estuvo constituida por tres submuestras para lograr una muestra compleja de cada repetición. Dichas sub-muestras fueron mezcladas y homogeneizadas y se conservaron en heladera a 4°C por no más de 15 días hasta su procesamiento en el laboratorio.

Se realizaron muestreos estacionales en los meses de abril, julio, octubre y enero durante los años 2006 y 2007.

3.2.3. Aislamiento e identificación de hongos micorrícicos arbusculares

El aislamiento de las especies de hongos arbusculares se realizó mediante la técnica de tamizado húmedo y decantado de 100 g de suelo (peso seco) con tamices de distinta apertura de malla (450-105-75-30 μm) (Gerdemann & Nicolson 1973) y centrifugación en gradiente de sacarosa (Walker et al. 1982). Las esporas obtenidas se colocaron en cajas de Petri de 9 cm de diámetro y se observaron en un microscopio estereoscópico Wild M3 a 40 x de aumento.

Las esporas fueron aisladas y montadas en Polivinil-ácido láctico-glicerina (PVLG) (Koske & Tessier 1983) o en una mezcla de PVLG con reactivo de Melzer en relación 1:1 (v/v) (Brundrett et al. 1994). Posteriormente fueron observadas con un microscopio óptico (Leitz dialux 20EB) a 40x, 250x, 400x y 1000x.

En algunas especies fue necesario realizar observaciones con microscopio electrónico de barrido (SEM) para apreciar detalles de ornamentación en las paredes externas de las esporas. En este caso las esporas fueron aisladas mediante la técnica de tamizado húmedo y centrifugación en gradiente de sacarosa, pero se utilizó agua destilada durante su aislamiento para evitar depósitos de sales en las paredes. Una vez obtenidas las esporas se montaron en tacos metálicos sobre una cinta bi-faz. Luego fueron bañadas con una mezcla de oro-paladio y se observaron al SEM (Jeol JSM-6360 LV).

Para la identificación taxonómica las especies fueron comparadas con especies del Banco de Germoplasma del Instituto Spegazzini, La Plata, Argentina, y con los aislamientos de referencia descritos por el INVAM (Internacional Culture Collection of Arbuscular and Vesicular-Arbuscular Micorrhizal Fungi (INVAM, USA, <http://invam.cafwvu.edu>), y por Błaszowski, <http://www.agro.ar.szczecin.pl/~j.blaszkowski/>.

Las fotografías fueron tomadas con una cámara digital (Olympus modelo SP-350) en un microscopio estereoscópico (Olympus SZ61) y con un microscopio óptico (Leitz dialux 20EB).

Los especímenes montados en PVLG con y sin reactivo de Melzer fueron depositados en el Herbario del Instituto Spegazzini (LPS La Plata, Spegazzini).

3.3. RESULTADOS

Se identificaron 55 especies de hongos arbusculares (Tabla 3.1), pertenecientes a 7 familias de Glomeromycota: Acaulosporaceae (18 especies), Glomeraceae (16 especies), Gigasporaceae (15 especies), Pacisporaceae (2 especies), Archaeosporaceae (1 especie), Entrophosporaceae (1 especie) y Paraglomeraceae (1 especie). Se encontró además una especie la cual no se ha podido asignar a nivel genérico pero probablemente corresponda al género *Intraspora*.

Se reporta en este estudio a *Acaulospora entreriana* como nueva especie para la ciencia (Velázquez et al. 2008). Las especies *Acaulospora dilatata*, *A. elegans*, *A. foveata*, *A. nicolsonii*, *A. rehmi*, *A. tuberculata*, *Gigaspora candida*, *Glomus constrictum*, *G. diaphanum*, *G. glomerulatum*, *Paraglomus laccatum*, *Scutellospora calospora* y *S. coralloidea* identificadas en el área de estudio constituyen el primer registro para la Argentina.

3.3.1. Identificación de los taxa

La Tabla 3.2 resume las principales características morfológicas de las familias de Glomeromycota presentes en el Parque y el número de especies identificadas por familia.

Tabla 3.1. Taxa de Glomeromycota en el Parque Nacional El Palmar

Familia	Especies
---------	----------

Archaeosporaceae	<i>Archaeospora</i> sp. <i>Aff. Intraspora</i> sp.
Acaulosporaceae	<i>Acaulospora bireticulata</i> Rothwell & Trappe <i>A. delicata</i> Walker, Pfeiffer & Bloss <i>A. denticulata</i> Sieverd. & Toro <i>A. dilatata</i> Morton <i>A. elegans</i> Trappe & Gerd. <i>A. entreriana</i> Velázquez & Cabello <i>A. excavata</i> Ingleby & Walker <i>A. foveata</i> Trappe & Janos <i>A. lacunosa</i> Morton <i>A. laevis</i> Gerd. & Trappe <i>A. mellea</i> Spain & Schenck <i>A. nicolsonii</i> Walker, Reed & Sanders <i>A. rehmii</i> Sieverd. & Toro <i>A. scrobiculata</i> Trappe <i>A. spinosa</i> Walker & Trappe <i>A. tuberculata</i> Janos & Trappe <i>Acaulospora</i> sp. 1 <i>Acaulospora</i> sp. 2
Entrophosporaceae	<i>Entrophospora infrequens</i> (Hall) Ames & Schneid.
Gigasporaceae	<i>Gigaspora candida</i> Bhattacharjee, Mukerji, Tewari & Skoropad <i>Gi. gigantea</i> (Nicolson & Gerd.) Gerd. & Trappe <i>Gi. margarita</i> Becker & Hall <i>Gi. rosea</i> Nicolson & Schenck <i>Gigaspora</i> sp. 1 <i>Gigaspora</i> sp. 2 <i>Scutellospora biornata</i> Sapin, Sieverd. & Toro <i>S. calospora</i> (Nicolson & Gerd.) Walker & Sanders <i>S. coralloidea</i> (Trappe, Gerd. & Ho) Walker & Sanders <i>S. dipapillosa</i> (Walker & Koske) Walker & Sanders <i>S. fulgida</i> Koske & walker <i>S. gilmorei</i> (Trappe & Gerd.) Walker & Sanders <i>S. heterogama</i> (Nicolson & Gerd.) Walker & Sanders <i>Scutellospora</i> sp. 1 <i>Scutellospora</i> sp. 2
Glomeraceae	<i>Glomus aggregatum</i> Schenck & Sm. <i>G. ambisporum</i> Sm. & Schenck <i>G. claroideum</i> Schenck & Sm. Emend Walker & Vestberg <i>G. clarum</i> Nicolson & Schenck <i>G. constrictum</i> Trappe <i>G. coronatum</i> Giovann. <i>G. diaphanum</i> Morton & Walker <i>G. dimorphicum</i> Boyetchko & Tewari <i>G. etunicatum</i> Becker & Gerd. <i>G. fasciculatum</i> (Thaxt)Gerd. & Trappe emend Walker & Koske <i>G. glomerulatum</i> (Thaxt)Gerd & Trappe emend Walker & Koske <i>G. intraradices</i> Schenck & Sm. <i>G. microaggregatum</i> Koske, Gemma & Olexia <i>G. mosseae</i> (Nicolson & Gerd.) Gerd. & Trappe <i>G. tortuosum</i> Schenck & Sm. <i>Glomus</i> sp.

Pacisporaceae	<i>Pacispora</i> sp. 1
	<i>Pacispora</i> sp. 2
Paraglomeraceae	<i>Paraglomerus laccatum</i> Renker, Blaszk. & Buscot

Tabla 3.2. Comparación de las familias de Glomeromycota identificadas en el Parque.

Familias	Acaulosporaceae	Archaeosporaceae	Entrophosporaceae	Gigasporaceae	Glomeraceae	Pacisporaceae	Paraglomeraceae
Géneros	<i>Acaulospora</i>	<i>Archaeospora</i> <i>Intraspora</i>	<i>Entrophospora</i>	<i>Gigaspora</i> <i>Scutellospora</i>	<i>Glomus</i>	<i>Pacispora</i>	<i>Paraglomus</i>
Tinción con Azul de Tripano	Débil	Débil	Intensa	Intensa	Intensa	?	Débil
Vesículas	Irregulares	- (?)	Sub-globosas	-	Elípticas	?	- (?)
Células auxiliares	-	-	-	+	-	-	-
Esporas intraradicales	+	+	+	+	+	+	+
Sáculo esporífero	Lateral	Lateral o central	Terminal	-	-	Terminal e intercalar	Lateral o central
Paredes	(1-3) externas + (1-2) medias + (1-3) internas	<i>Archaeospora</i> : (1) externa + (2) internas <i>Intraspora</i> : (2) externas + (1) interna	(3) externas + (1) interna	<i>Gigaspora</i> : (1) externa y laminada <i>Scutellospora</i> : (1-3) externa + (1 varias) internas	(1-4) externas + (1-varias) internas	(3) externas + (1) interna	(1) externa + (2) internas
Total especies (Schüessler 2009)	34	<i>Archaeospora</i>: 1 <i>Intraspora</i>: 1	2	<i>Gigaspora</i>: 9 <i>Scutellospora</i>: 35	108	7	3
Cantidad de especies registradas en el Parque	18	<i>Archaeospora</i>: 1 <i>Intraspora</i>: 1	1	<i>Gigaspora</i>: 6 <i>Scutellospora</i>: 9	16	2	1
Especies en Argentina + Parque	19	<i>Archaeospora</i>: 2 <i>Intraspora</i>: 2 ?	1	<i>Gigaspora</i>: 7 <i>Scutellospora</i>: 12	25	4	1
% Especies en el país en relación	56%	<i>Archaeospora</i>: 100% <i>Intraspora</i>: 100%	50%	<i>Gigaspora</i>: 78% <i>Scutellospora</i>: 34%	23%	57%	33%

al total

Orden Archaeosporales Walker & Schüessler

Familia Archaeosporaceae Morton et. Redecker

Esporas monomórficas o dimórficas. Cuando son monomórficas solo presentan características acaulosporoides, y cuando son dimórficas presentan tanto esporas acaulosporoides como glomoides. Todas las esporas acaulosporoides se desarrollan directamente del cuello o de una ramificación del sáculo esporífero. Las esporas glomoides se desarrollan en el extremo de una hifa esporógena y son indistinguibles de especies de *Glomus*. La morfología subcelular de las esporas acaulosporoides consiste de una pared externa multiestratificada y una pared interna flexible.

En el Parque Nacional El Palmar se registraron dos géneros de Archaeosporaceae: *Archaeospora* e *Intraspora*.

Solo un representante de cada género fue registrado en el Parque. Ninguno de ellos pudo ser identificado a nivel específico. *Archaeospora* sp. fue aislada de muestras de suelo, mientras que las esporas que posiblemente pertenecen a *Intraspora* (Figura 3.3 A-C) solo fue recuperada de planta trampa (ver Capítulo VI, sección 6.3.3, Tabla 6.1).

Orden Diversisporales Walker & Schüessler

Familia Acaulosporaceae Morton & Benny

Esporas solitarias o reunidas en grupos más o menos densos en el suelo. Se originan lateralmente al cuello del sáculo esporífero. Pared externa continua con la pared de la hifa sustentora, desprendiéndose a la madurez. La mayoría de las especies presentan tres grupos de paredes, 1 externo (generalmente 3-estratificado), 1 grupo medio (generalmente 2-estratificado) y 1 interno (2-3 estratificado) que generalmente reacciona con Melzer. Las esporas germinan a través de un escudo de germinación circular que se forma sobre la superficie de paredes internas flexibles (Figuras 3.3 D-H, 3.4 A-H, 3.5 A-H y 3.6 A-D).

Clave para identificar especies de Acaulosporaceae presentes en el Parque Nacional El Palmar

1. Esporas con la pared externa ornamentada.....**2**
2. Esporas con proyecciones o espinas, con o sin retículo poligonal.....**3**
3. Esporas con retículo poligonal, con o sin espinas.....**4**
4. Esporas castaño-rojizo a castaño oscuro, con espinas en el interior del retículo.....**5**
5. Retículo tri-laminado, con espinas de 1 µm de alto.....*A. bireticulata*
- 5'. Retículo uni-laminado, con espinas de ± 2 µm de alto.....*A. elegans*
- 4'. Esporas amarillo a castaño claro, retículo sin espinas.....*A. denticulata*
- 3'. Esporas sin retículo poligonal, espinas o proyecciones siempre presentes**6**
6. Esporas con finas espinas o tubérculos.....**7**
7. Esporas con finas espinas.....**8**
8. Espinas densamente agrupadas, de 1-4 µm de alto.....*A. spinosa*
- 8'. Espinas dispersas por la superficie de las esporas, < 2 µm de alto*Acaulospora* sp. 1
- 7'. Esporas con tubérculos, 3.5 µm de alto x 1.5 µm de ancho*A. tuberculata*
- 6'. Esporas con proyecciones formando complejos pliegues cerebriformes*A. rehmii*
- 2'. Esporas con cavidades, sin proyecciones o espinas.....**9**
9. Esporas blanquecinas a amarillo pálido.....**10**
10. Esporas con cavidades circulares, subcirculares a elípticas, <3-7 µm de diámetro.....**11**
11. Esporas con depresiones regulares en forma circular de 1.0-1.5 x 1.0-3 µm de diámetro.....*A. scrobiculata*
- 11'. Esporas con depresiones irregulares, 0.2-3 x 0.2-6 µm*A. lacunosa*
10. Esporas con cavidades circulares, subcirculares a elípticas de 3-5 x 3-20 µm de diámetro.....*A. excavata*
- 9'. Esporas castaño claro a castaño oscuro.....*A. foveata*
- 1'. Esporas sin ornamentación en la pared externa
12. Esporas subhialinas a amarillo pálido de 100-130 µm de diámetro.....**13**

13. Esporas con pequeñas gúttulas lipídicas distribuidas uniformemente.....	14
14. Esporas con 1 pared externa formada por 2 a 3 capas y 2 paredes internas.....	15
15. Con reacción de Melzer en las paredes germinales.....	16
16. Esporas mayormente globosas, con restos orgánicos adheridos a la pared externa.....	<i>A. delicata</i>
16'. Esporas en su mayoría de forma subglobosas a piriformes	<i>A. dilatata</i>
15'. Sin reacción de Melzer apreciable.....	<i>Acaulospora</i> sp. 2
14'. Esporas con 1 pared externa formada por tres capas y una pared interna lisa	<i>A. nicolsonii</i>
13'. Esporas con una gran gúttula central.....	<i>A. mellea</i>
12'. Esporas castaño rojizas de 140-240 μm de diámetro.....	17
17. Esporas de 280-300 μm de diámetro, con dos paredes germinales	<i>A. entreriana</i>
17'. Esporas de 140-240 μm de diámetro, con tres paredes germinales <i>A. laevis</i>

Familia Entrophosporaceae Oehl & Sieverd.

Esporas formadas directamente dentro del cuello de un sáculo esporífero terminal o intercalar. Presentan dos paredes. Pared externa (2-estratificada), el estrato más externo continuo con la pared del sáculo y el más interno es persistente. Pared interna (1-estratificada), finamente laminada.

Entrophospora infrequens fue la única especie identificada en muestras del Parque Nacional El Palmar (Figura 3.6 E-F).

Familia Gigasporaceae Morton & Redecker

Esporas de gran tamaño (usualmente > 200 μm). Las esporas se forman a partir de una única célula esporógena. La pared externa es fina, persistente y se adhiere a una pared laminar, cada una con diferentes características que les permite diferenciar especies. El contenido de la espora está separado por un tapón o más raramente por un septo a la altura de la célula esporógena bulbosa.

La familia cuenta con dos géneros *Gigaspora* (Figuras 3.6 G-H y 3.7 A-E) y *Scutellospora* (Figuras 3.7 F-H, 3.8 A-H y 3.9 A-B).

Clave para identificar especies de Gigasporaceae presentes en el Parque Nacional El Palmar

1. Esporas con una pared rígida. La germinación se produce mediante tubos germinativos formados en un estrato interno de la pared de la espora. Células auxiliares con la superficie equinulada.....**2**
2. Esporas globosas a subglobosas, > 300 µm de diámetro.....**3**
3. Color de la espora amarillo-verdoso.....*Gi. gigantea*
- 3'. Color de la espora blanco-cremeo.....*Gi. margarita*
- 2'. Esporas globosas a subglobosas, < 300 µm de diámetro.....**4**
4. Color de la espora blanco a rosa pálido.....**5**
5. Hifa sustentora de diferente color a la espora.....**6**
6. Con reacción de Melzer.....*Gi. rosea*
- 6'. Sin reacción de Melzer.....*Gi. candida*
- 5'. Hifa sustentora del mismo color que la espora.....*Gigaspora* sp. 2
- 4'. Color de la espora castaño claro a castaño oscuro.....*Gigaspora* sp. 1
- 1'. Esporas con una pared externa rígida y paredes germinales flexibles. Presentan un escudo de germinación. Células auxiliares con protuberancias en su superficie.....**7**
7. Superficie de la espora lisa.....**8**
8. Esporas con una pared germinal.....**9**
9. Espora castaña, hifa sustentora lateral a la base de la espora. Reacciona completamente con reactivo de Melzer.....*Scutellospora* sp. 2
- 9'. Espora color amarillo pálido, hifa sustentora perpendicular a la base de la espora. No reacciona con reactivo de Melzer.....*S. fulgida*
- 8'. Esporas con 2 o más paredes germinales.....**10**
10. Espora amarillo-pálido, con 2 paredes germinales.....*S. calospora*
- 10'. Espora hialina-grisácea, con más de dos paredes germinales.....**11**
11. Hifa sustentora del mismo color que la espora. Todas las paredes reaccionan con Melzer*Scutellospora* sp. 1

11'. Hifa sustentora de distinto color a la espora. No se observa reacción con Melzer.....	<i>S. gilmorei</i>
7'. Superficie de la espora ornamentada.....	12
12. Superficie de la espora con dos tipos de ornamentación (verrugas y proyecciones hialinas).....	<i>S. dipapillosa</i>
12'. Superficie de la espora ornamentada con verrugas.....	13
13. Presencia de 1 sola pared germinal.....	14
14. Reacción dextrinoide con reactivo de Melzer.....	<i>S. biornata</i>
14'. Sin reacción en reactivo de Melzer.....	<i>S. coralloidea</i>
13'. Presentan más de una pared germinal con un cemento de contacto entre las paredes internas.....	<i>S. heterogama</i>

Orden Glomerales Morton & Benny

Familia Glomeraceae Pirozynski & Dalpé

Esporas solitarias o dispuestas en esporocarpos más o menos laxos en el suelo, rodeados por un plexo hifal. Las esporas presentan una a varias paredes externas, pudiendo ser evanescentes, mucilaginosas, expandidas o unitarias. También poseen paredes internas tanto flexibles como membranosas, que raramente se tiñen con Melzer. La hifa sustentora puede estar ocluida por diferentes mecanismos, con un tapón, un septo, una pared membranosa o por engrosamientos de la pared estructural. La germinación de las esporas ocurre por emergencia de un tubo germinal a través de la hifa sustentora (Figuras 3.9 C-H, 3.10 A-B).

Clave para la identificación de las especies de *Glomus* presentes en el Parque Nacional El Palmar

1. Esporas producidas en esporocarpos o en forma solitaria.....	2
2. Esporas formando agregados en el suelo o en el interior de la raíz.....	3
3. Esporas sin peridio.....	4
4. Esporas castaño claro a castaño oscuro.....	5

5. Hifa sustentora con un septo en la base de la espora.....	<i>G. dimorphicum</i>	
5'. Hifa sustentora ocluida en la base por un poro.....	<i>G. ambisporum</i>	
4'. Esporas amarillo pálido.....		6
6. Formando agregados dentro y fuera de la raíz.....		7
7. Con reacción de Melzer.....	<i>G. intraradices</i>	
7'. Sin reacción de Melzer.....		8
8. Hifa de unión ocluida por un poro en la base de la espora...	<i>G. fasciculatum</i>	
8'. Hifa de unión no ocluida.....	<i>G. aggregatum</i>	
3'. Esporas rodeadas por un peridio.....	<i>G. tortuosum</i>	
2'. Esporas agregadas en el interior de otra espora.....	<i>G. microaggregatum</i>	
1'. Esporas solitarias.....		9
9. Esporas hialinas, blanco a amarillo pálido.....		10
10. Diámetro de las esporas $\leq 120 \mu\text{m}$		11
11. Espora con 4 paredes, la más externa presenta reacción con Melzer	<i>G. claroideum</i>	
11'. Espora con 3 paredes, ninguna de ellas reacciona con Melzer	<i>G. diaphanum</i>	
10'. Diámetro de la espora $\geq 180 \mu\text{m}$	<i>G. clarum</i>	
9'. Esporas castaño pálido, castaño oscuro a negras.....		12
12. Hifa sustentora infundibuliforme.....	<i>G. mosseae</i>	
12'. Hifa sustentora de otra forma.....		13
13. Pared externa de la espora rodeada por restos orgánicos o por una capa mucilaginosa.....		14
14. Pared externa de la espora con reacción de Melzer y rodeada por una capa de restos orgánicos.....	<i>G. etunicatum</i>	
14'. Pared externa de la espora sin reacción de Melzer y rodeada por una capa mucilaginosa.....	<i>Glomus</i> sp.	
13'. Pared externa sin restos adheridos.....		15
15. Hifa de unión en forma de embudo con restos orgánicos adheridos a la base.....	<i>G. coronatum</i>	
15'. Hifa de unión en forma recta o levemente curva.....		16
16. Hifa de unión marcadamente constreñida en la base de la espora	<i>G. constrictum</i>	

16'. Hifa de unión con un septo cerca de la base de la
esporaG.
glomerulatum

Familia Pacisporaceae Walter, Blaszk., Schuessler & Schwarzott

Esporas solitarias en el suelo, se desconoce la formación de esporocarpos. Las esporas tienen una pared externa (3-estratificada) y una pared interna (3-estratificada). El estrato medio de la pared interna generalmente reacciona con Melzer. La hifa de unión es generalmente cilíndrica o a menudo constreñida en la base de la espora. Las esporas germinan desde una pared interna. Una cicatriz de germinación es raramente visible durante el proceso de germinación.

Dos especies de *Pacispora* que no han sido identificadas a nivel específico, *Pacispora* sp. 1 (con la pared externa ornamentada) y *Pacispora* sp. 2 (con la pared externa lisa) (Figura 3.10 C-F).

Familia Paraglomeraceae Morton et. Redecker

La morfología micorrícica de esta familia es muy similar a las Archaeosporaceae. La diferencia es que las esporas de Paraglomeraceae son estrictamente monomórficas y glomoides en formación y en estructura.

Solo una especie de esta familia, *Paraglomus laccatum* fue registrada en el Parque Nacional El Palmar (Figura 3.10 G-H).

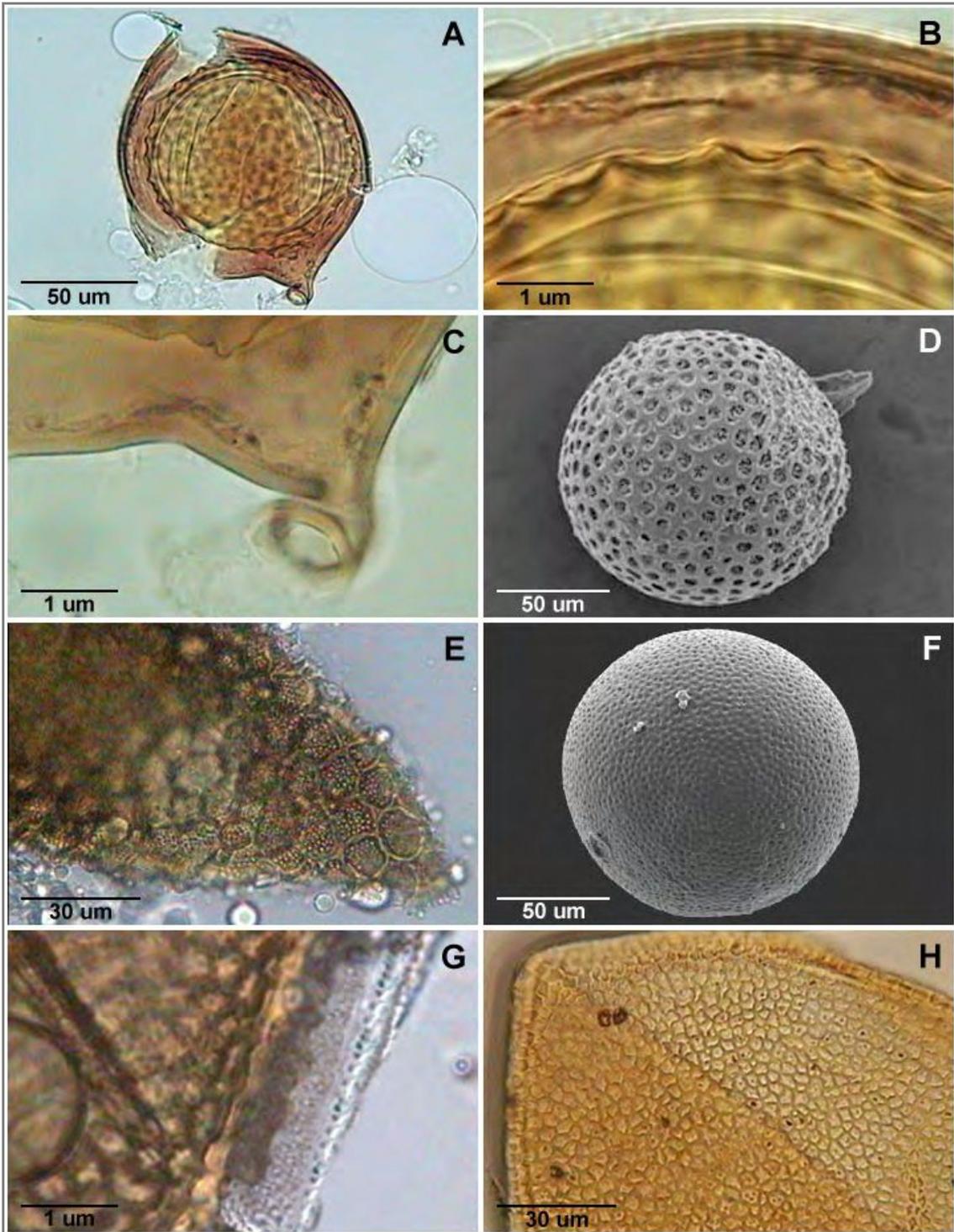


Figura 3.3. A-C. Aff. *Intraspora* con reativo de Melzer **(A)** Aspecto general x25 **(B)** Detalles paredes x100 **(C)** Detalle embudo sáculo esporífero x100. **D-E.** *Acaulospora bireticulata* **(D)** Aspecto general al MEB x600 **(E)** Detalle ornamentación x40. **F-G.** *Acaulospora elegans* **(F)** Aspecto general al MEB x600 **(G)** Detalle ornamentación paredes x100. **H.** *Acaulospora denticulata* detalle ornamentación x40.

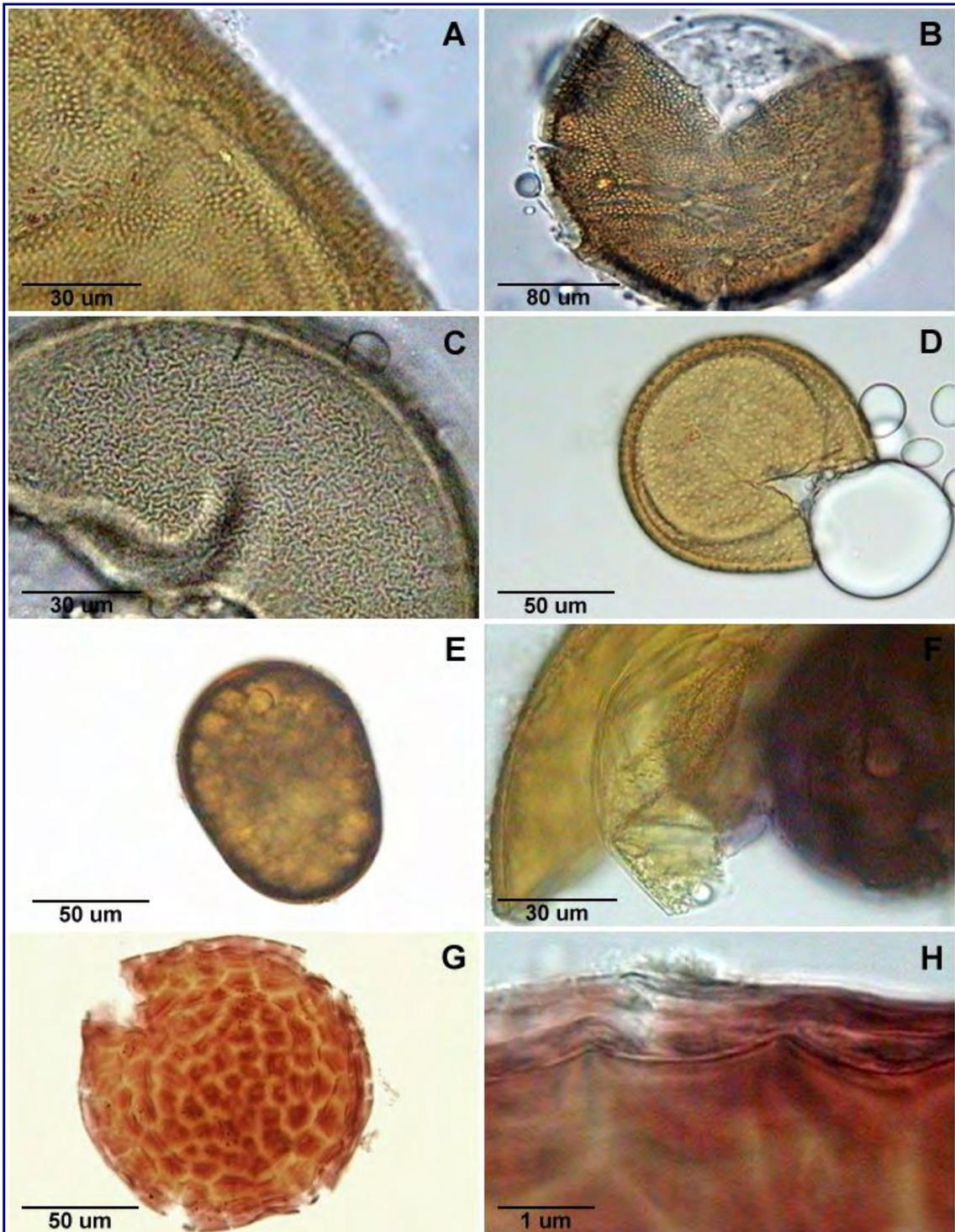


Figura 3.4. **A.** *Acaulospora spinosa* detalle ornamentación x40. **B.** *Acaulospora tuberculata* aspecto general x16. **C.** *Acaulospora rehmsii* detalle ornamentación x40. **D.** *Acaulospora scrobiculata* aspecto general x25. **E-F.** *Acaulospora lacunosa* (**E**) Aspecto general x25 (**F**) Paredes internas con reactivo de Melzer x40. **G-H.** *Acaulospora excavata* con reactivo de Melzer (**G**) Aspecto general x25 (**H**) Detalle ornamentación x100.

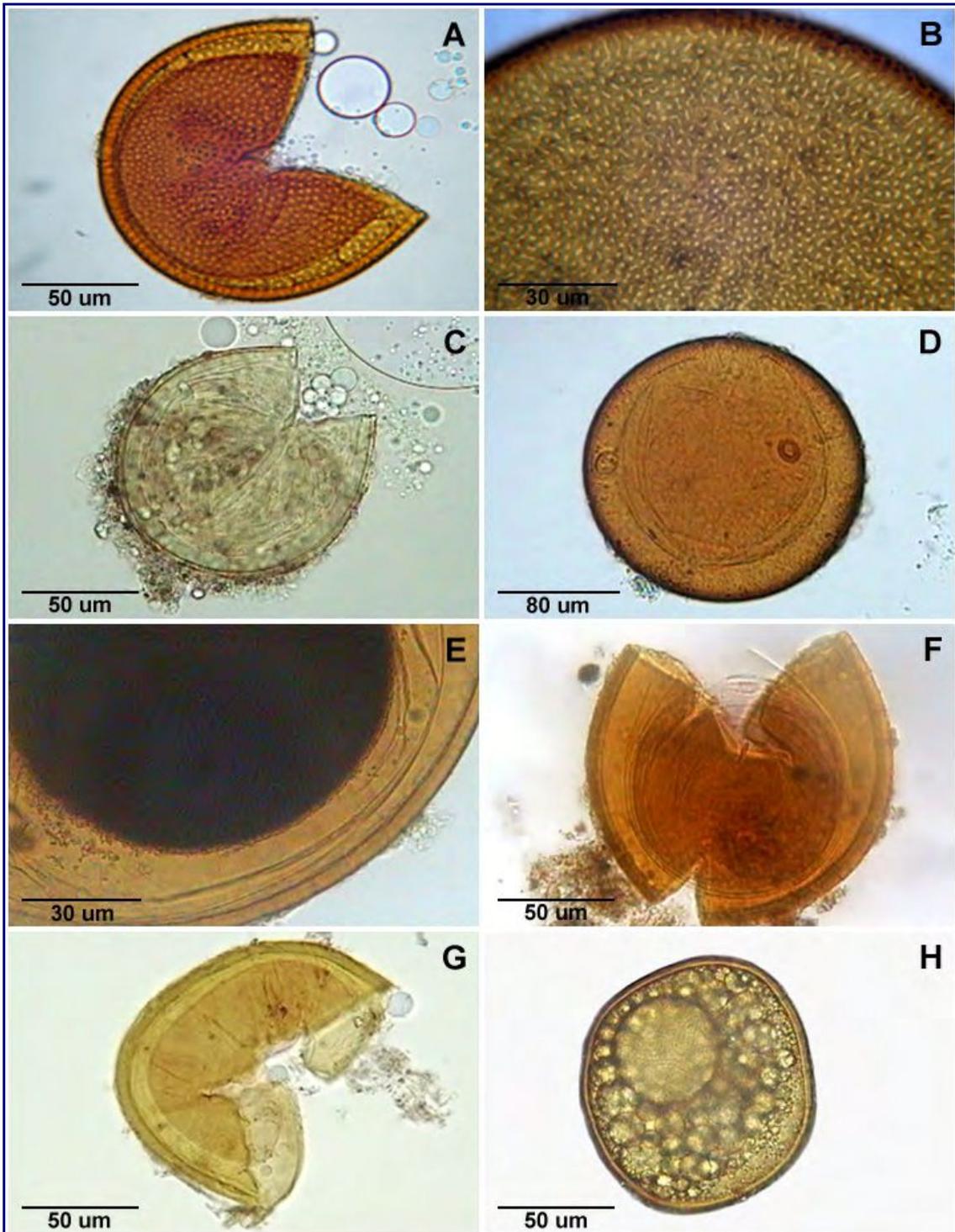


Figura 3.5. A-B. *Acaulospora foveata* (A) Aspecto general con Melzer x25 (B) Detalle ornamentación x40. C. *Acaulospora delicata* aspecto general x25. D-E. *Acaulospora dilatata* (D) Aspecto general x16 (E) Detalle paredes con reactivo de Melzer x40. F. *Acaulospora* sp. 2 aspecto general x25. G. *Acaulospora nicolsonii* aspecto general x25. H. *Acaulospora mellea* aspecto general x25.

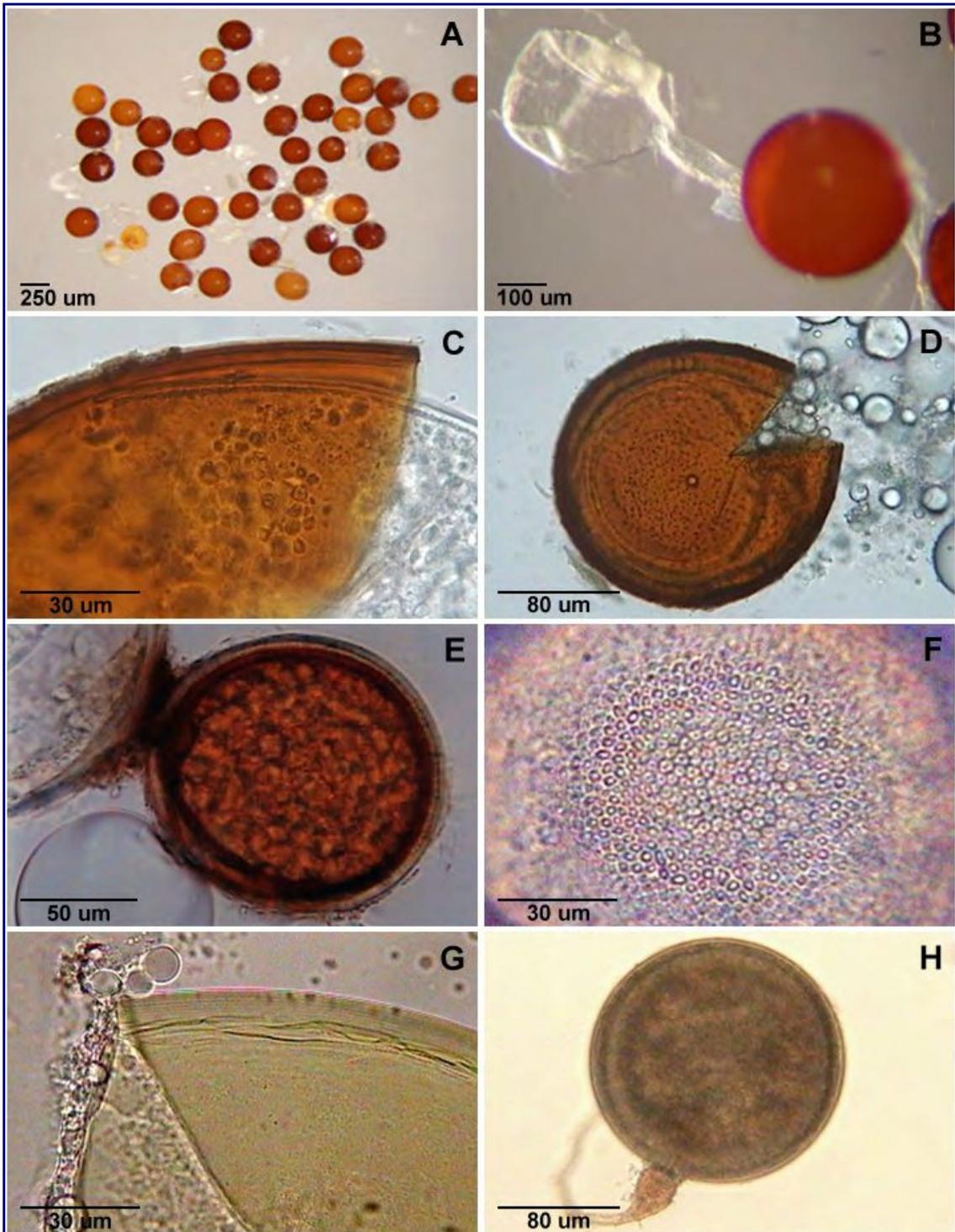


Figura 3.6. A-C. *Acaulospora entreriana* (A) Aspecto general (B) Espora con sáculo esporífero (C) Detalles paredes x40. D. *Acaulospora laevis* aspecto general x16. E-F. *Entrophospora infrequens* (E) Espora con sáculo esporífero x25 (F) Detalle ornamentación x40. G. *Gigaspora gigantea* detalles paredes x40. H. *Gigaspora rosea* aspecto general x16.

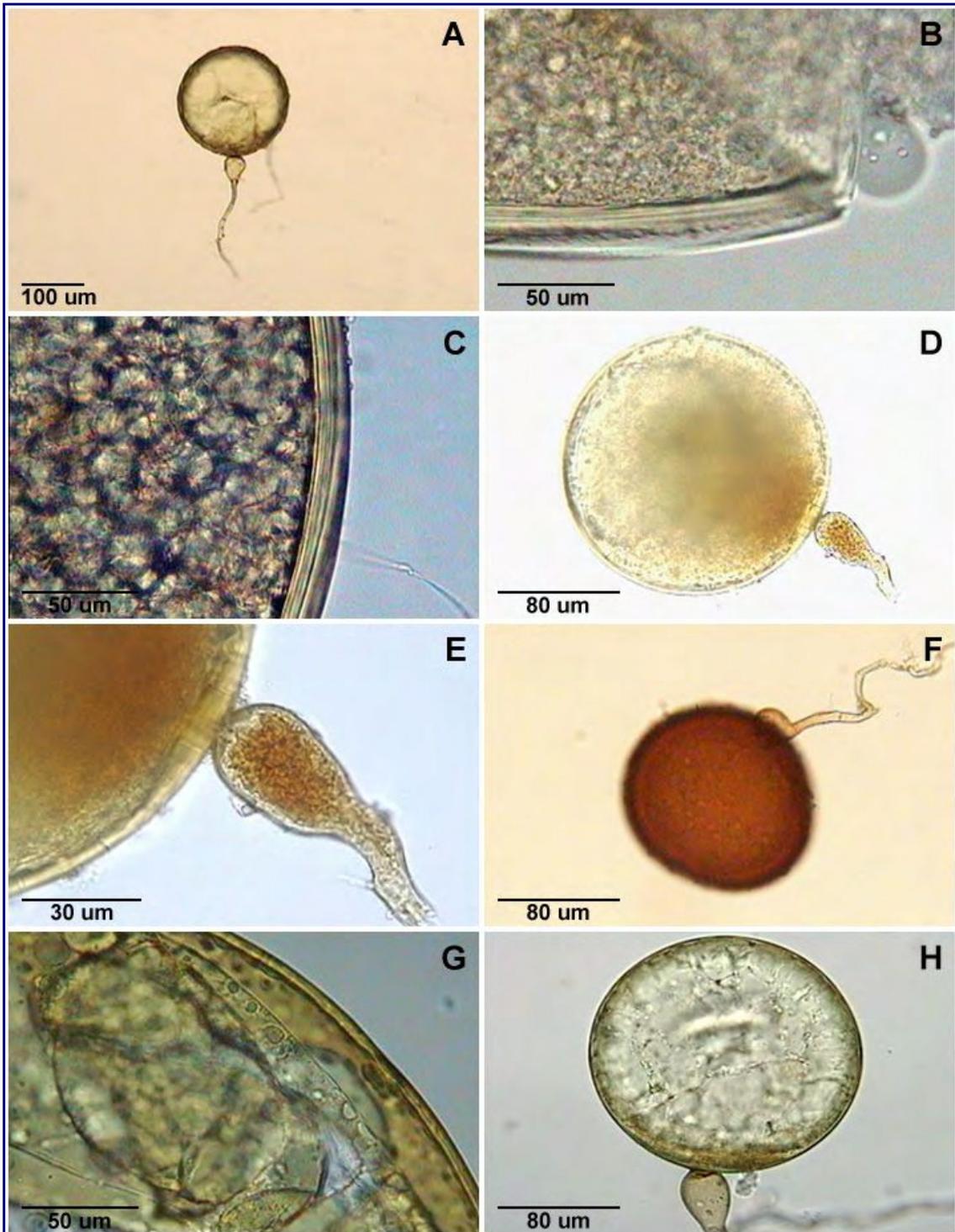


Figura 3.7. **A-B.** *Gigaspora candida* **(A)** Aspecto general x6 **(B)** Detalles paredes x25.
C. *Gigaspora* sp. 1 detalles paredes x25. **D-E.** *Gigaspora* sp. 2 **(D)** Aspecto general x16 **(E)** Detalle hifa sustentora x40. **F-G.** *Scutellospora* sp. 2 **(F)** Aspecto general x16 **(G)** Detalle paredes x25. **H.** *Scutellospora fulgida* aspecto general x16.

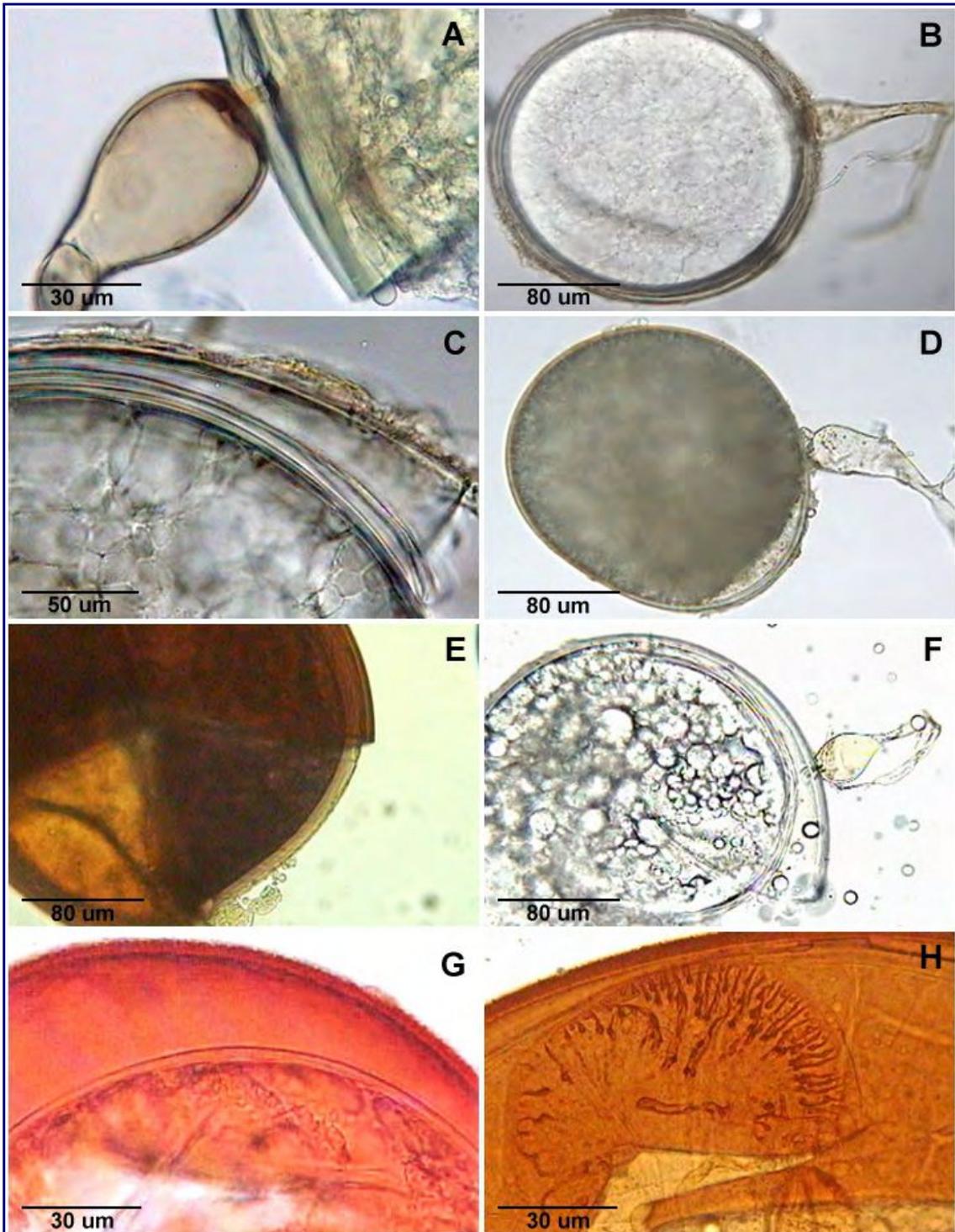


Figura 3.8. **A.** *Scutellospora fulgida* detalle hifa sustentora x40. **B-C.** *Scutellospora calospora* **(B)** Aspecto general x16 **(C)** Detalle paredes x25. **D-E.** *Scutellospora* sp. 1 x16 **(D)** Aspecto general **(E)** Detalle paredes con reactivo de Melzer. **F.** *Scutellospora gilmorei* aspecto general x16. **G.** *Scutellospora dipapillosa* detalle paredes x40. **H.** *Scutellospora biornata* detalle escudo de germinación x40.

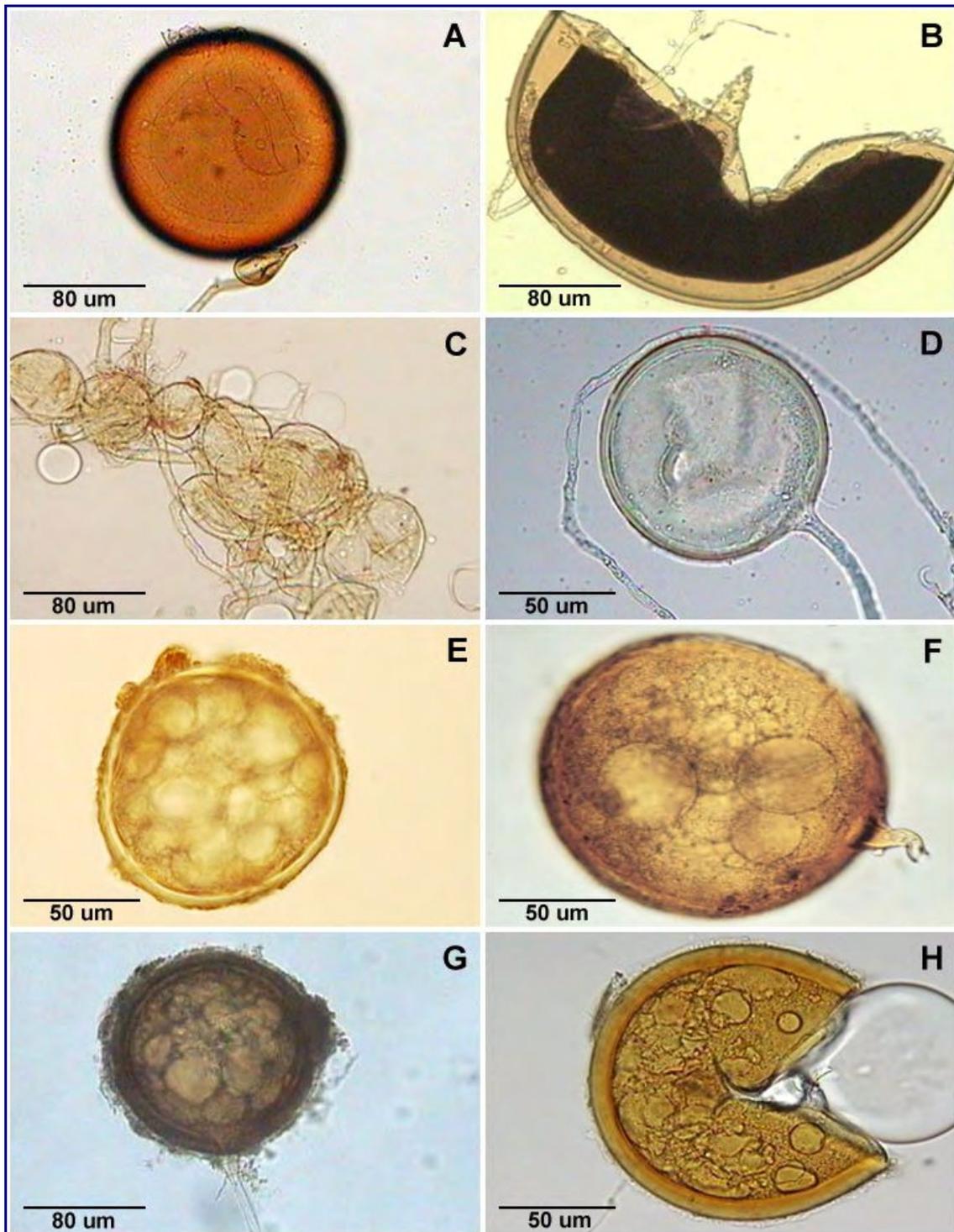


Figura 3.9. A-B. *Scutellospora coralloidea* x16 **(A)** Aspecto general **(B)** Detalle paredes con reactivo de Melzer. **C.** *Glomus intraradices* aspecto general esporocarpio x16. **D.** *Glomus claroideum* aspecto general x25. **E.** *Glomus clarum* aspecto general x25. **F.** *Glomus mosseae* aspecto general x25. **G.** *Glomus etunicatum* aspecto general x16. **H.** *Glomus* sp. 2 aspecto general x25.

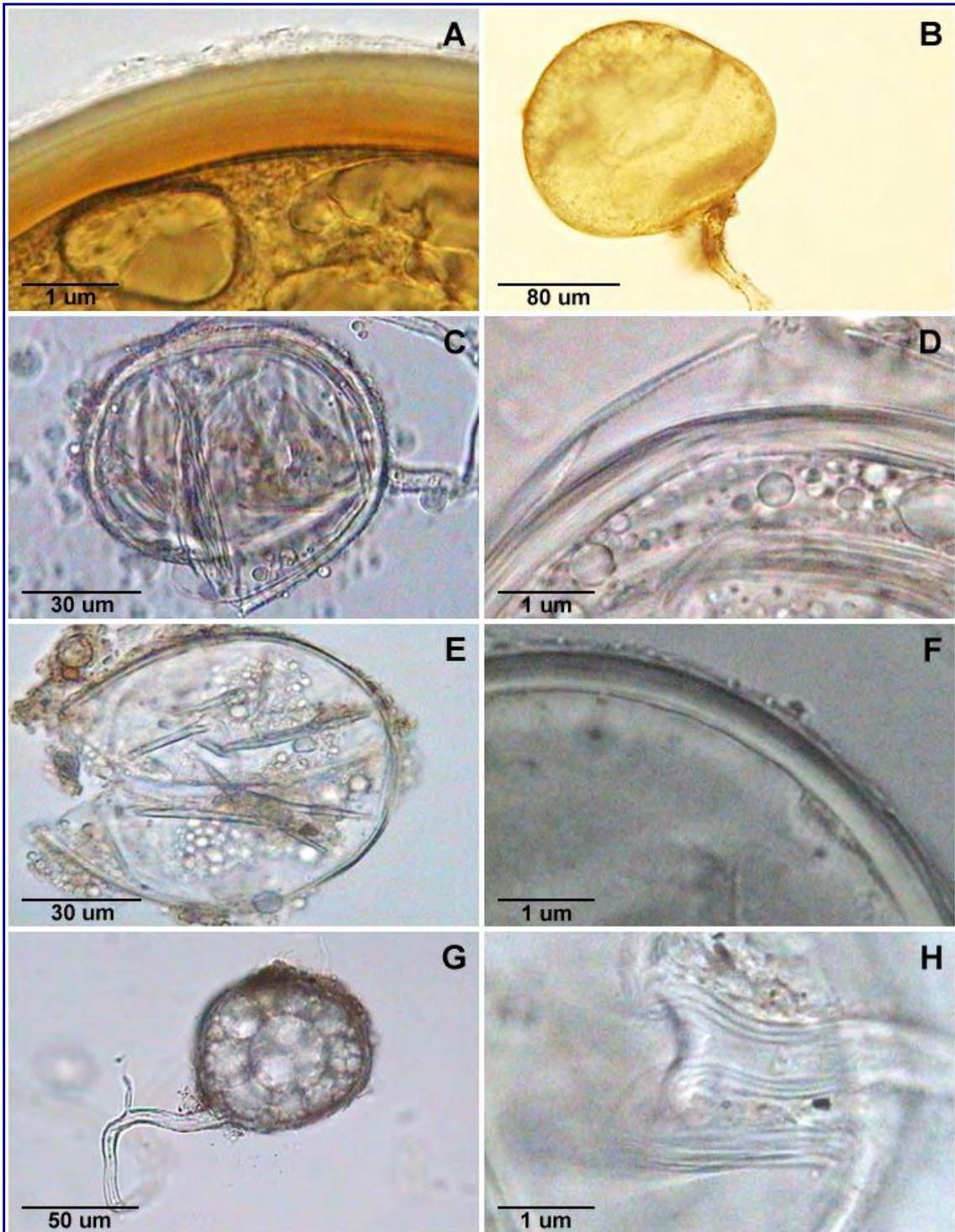


Figura 3.10. **A.** *Glomus* sp. 2 detalle paredes x100. **B.** *Glomus coronatum* aspecto general x16. **C-D.** *Pacispora* sp. 1 (**C**) Aspecto general x40 (**D**) Detalle paredes x100. **E-F.** *Pacispora* sp. 2 (**E**) Aspecto general x40 (**F**) Detalle paredes x100. **G-H.** *Paraglomus laccatum* (**G**) Aspecto general x25 (**H**) Detalle hifa de unión x100.

3.4. DISCUSIÓN

Los muestreos realizados a campo durante los años 2006-2007, y el empleo de plantas trampa permitieron recabar amplia información de la diversidad de Glomeromycota en el Parque Nacional El Palmar. Las 55 especies identificadas de hongos arbusculares constituyen un número mayor al registrado en otras áreas protegidas (Tadych & Blaszkowski 2000; Mandyam & Jumpponen 2008; Palenzuela et al. 2008). Esta diversidad específica también es superior comparada con ecosistemas naturales o agroecosistemas. Lugo & Cabello (2002) citaron 17 especies de hongos arbusculares en pastizales naturales de altura (provincia de Córdoba). Irrazabal et al. (2004) registraron 26 especies de hongos arbusculares asociados a bosques de *Celtis tala* y *Scutia buxifolia* en la provincia de Buenos Aires. Becerra (2006) describió 20 y 21 especies en bosques naturales de *Alnus acuminata* en el noroeste argentino, específicamente en “Sierra de Narvéez” (provincia de Catamarca) y “Quebrada del Portugués” (provincia de Tucumán), respectivamente. Por el contrario, en agroecosistemas el número de especies citadas es en todos los casos menor al que aquí se reporta (Land & Schönbeck 1991; Douds & Millner 1999; Fitter 2001; Jansa et al. 2002a; Oehl et al. 2003a). En nuestro país, Menéndez et al. (2001) registraron 17 especies en pastizales naturales y cultivados de la región pampeana (provincia de Buenos Aires). Schalamuk et al. (2006) identificaron 24 especies de Glomeromycota en ensayos de labranza y fertilización nitrogenada cultivados con trigo en el partido de La Plata (provincia de Buenos Aires).

Entre las familias de Glomeromycota en el Parque Nacional El Palmar, se identificaron 18 especies de Acaulosporaceae, de las cuales el 40% son registradas por primera vez para Argentina: *A. dilatata*, *A. elegans*, *A. foveata*, *A. nicolsonii*, *A. rehmi*, *A. tuberculata* y se describe a *A. entreriana* como una nueva especie para la ciencia (Velázquez et al. 2008). Este registro convierte al Parque, hasta el momento en el área con mayor riqueza específica de *Acaulospora* para el país. Trabajos previos realizados por Lugo & Cabello (1999) y Lugo et al. (1999) reportaron también un alto número de *Acaulospora* (7 especies) en pastizales de altura en la provincia de Córdoba.

La familia Glomeraceae es la segunda familia en cuanto al número de especies identificadas en el Parque y contribuyó con 16 especies a la diversidad total. *Glomus constrictum*, *G. diaphanum* y *G. glomerulatum* no habían sido citados previamente para Argentina. Trabajos realizados por Cabello (2001) en sitios contaminados con hidrocarburos en el partido de Ensenada (provincia de Buenos Aires) y por Schalamuk et al. (2006) en un cultivo de trigo en la Estación Experimental “Ing. Agr. Hirschon” (La Plata) registraron una alta diversidad de Glomeraceae. En las áreas estudiadas para nuestro país sólo se ha reportado 23% de Glomeraceae del total de 108 especies conocidas según Schüessler (2009).

En la familia Gigasporaceae fueron identificadas 15 especies (6 *Gigaspora* y 9 *Scutellospora*). Las especies: *Gi. candida*, *S. calospora* y *S. coralloidea* son identificadas por primera vez para Argentina. Actualmente existen registradas 34% de *Scutellospora* y un 78% de *Gigaspora* con respecto a la diversidad total reconocida para estos géneros.

Las familias Archaeosporaceae, Entrophosporaceae, Pacisporaceae y Paraglomeraceae son las que presentaron menor riqueza específica en el área estudiada, coincidiendo con el bajo número de especies descritas para cada una de estas familias. Se registra, por primera vez para el país, la presencia de un miembro de Paraglomeraceae, *Paraglomus laccatum*.

Cabello & Irrazabal (2004) recopilaron información acerca de 46 taxa de Glomeromycota para la Argentina. En estos últimos años y la contribución de nuestros estudios sobre diversidad de hongos arbusculares en el Parque Nacional elevan esta cifra a 74 especies de hongos micorrícicos arbusculares; lo cual representa tan solo un 37% de la diversidad total de Glomeromycota (Schüessler 2009) conocida hasta el momento. Este valor y la vasta extensión de nuestro territorio, sugiere que son necesarias más investigaciones sobre las comunidades fúngicas presentes en los distintos ecosistemas de Argentina para establecer valores más reales de biodiversidad.

3.5. CONCLUSIONES

- La heterogeneidad ambiental del Parque Nacional El Palmar, manifestada por las diferentes fisonomías, permitió identificar 55 taxa de hongos formadores de micorrizas arbusculares, lo que representa un alto número de especies considerando registros previos para el país.
- El Parque Nacional El Palmar, representa un sitio propicio para el hallazgo de nuevas especies. Así, *Acaulospora entreriana* constituye el primer hallazgo para la ciencia. Por otra parte de *Acaulospora dilatata*, *A. elegans*, *A. foveata*, *A. nicolsonii*, *A. rehmi*, *A. tuberculata*, *Gigaspora candida*, *Glomus constrictum*, *G. diaphanum*, *G. glomerulatum*, *Paraglomus laccatum*, *Scutellospora calospora* y *S. coralloidea* constituyen nuevas citas para el país.
- Se amplía la distribución para *Acaulospora bireticulata*, *A. delicata*, *A. denticulada*, *A. excavata*, *A. lacunosa*, *A. laevis*, *A. mellea*, *A. scrobiculata*, *A. spinosa*, *Entrophospora infrequens*, *Gigaspora gigantea*, *Gi. margarita*, *Gi. rosea*, *Glomus aggregatum*, *G. ambisporum*, *G. claroideum*, *G. clarum*, *G. coronatum*, *G. dimorphicum*, *G. etunicatum*, *G. fasciculatum*, *G. intraradices*, *G. microaggregatum*, *G. mosseae*, *Scutellospora biornata*, *S. dipapillosa*, *S. fulgida*, *S. gilmorei* y *S. heterogama*.

IV. VARIACIÓN ESTACIONAL DE LA RIQUEZA Y

ABUNDANCIA DE LAS ESPECIES DE GLOMEROMYCOTA

EN EL PARQUE NACIONAL EL PALMAR

4.1. MARCO TEÓRICO

El término “biodiversidad” es una expresión que involucra la variedad y abundancia de los organismos, en un momento determinado y en un lugar específico. En ese sentido, algunas de las preguntas más interesantes en el campo de la ecología, hacen referencia a los patrones temporales y espaciales de dicha diversidad (Calow 1998). Actualmente la pérdida de la diversidad por actividades humanas está afectando el funcionamiento de los ecosistemas. Esta situación incrementa la necesidad de realizar diagnósticos sobre el estado actual de las comunidades y su posible variación en el tiempo.

La información sobre biodiversidad resulta imprescindible para conocer y valorar el patrimonio natural de una región y especialmente para tomar decisiones correctas orientadas a la conservación de la biota, el uso sustentable de los recursos y el manejo de los servicios ambientales que brindan las áreas protegidas a la sociedad. Así, una de las principales premisas para el correcto manejo y conservación de los recursos naturales es el conocimiento de los patrones y procesos que rigen a la diversidad biológica de un sitio y cómo ésta responde ante las diferentes actividades humanas.

El establecimiento de la simbiosis micorrícica arbuscular depende de la interacción entre tres componentes: el hongo, la planta y las condiciones ambientales. Una combinación entre hospedantes y el medio ambiente pueden influir sobre las tasas y grado de colonización y/o esporulación de diferentes hongos arbusculares en una comunidad (Bever et al. 1996; Johnson et al. 1997) las que son evidenciadas con cambios en la riqueza y abundancia relativa de esporulación. La estacionalidad ambiental es otro de los factores determinantes en la composición y variación de las poblaciones de hongos arbusculares. En este aspecto, la respuesta de la colonización radical y la esporulación de los hongos micorrícicos es muy variable (Jasper et al. 1993; Braunberger et al. 1994; Becerra et al. 2009).

En algunos estudios realizados en México, particularmente en el Altiplano Potosino-Zacatecano, se ha denotado que la variación de la capacidad de esporulación de los hongos, no sólo depende del hospedante al que los hongos arbusculares se encuentran asociados, sino también, como la estacionalidad puede modificar dicha capacidad de esporulación de los hongos micorrícicos. En otro estudio llevado a cabo en la zona árida no erosionada de Zapotitlán de las Salinas, Puebla (Reyes 2000) el efecto de la estacionalidad no fue un factor determinante tanto en la colonización como en la esporulación de los hongos arbusculares (Montaño et al. 2007).

La contribución de este capítulo es comprender la dinámica estacional en la composición de los hongos formadores de micorrizas arbusculares a través de los patrones de esporulación.

HIPÓTESIS

(1) La abundancia y riqueza de las comunidades de hongos formadores de micorrizas arbusculares en el Parque Nacional El Palmar estará influenciada por la estacionalidad.

(2) La esporulación de cada taxa de hongo micorrícico arbuscular es independiente de las otras especies de la comunidad de Glomeromycota ya que cada especie presenta un comportamiento fenológico propio.

OBJETIVO

- Analizar estacionalmente la composición y la diversidad de las comunidades de Glomeromycota durante un año en El Parque Nacional El Palmar.
- Estudiar la densidad de esporas de cada especie de Glomeromycota durante un año.

4.2. MATERIALES Y METODOS

4.2.1. Área de estudio y sitio de muestreo

Las muestras de suelo fueron extraídas de los sitios de muestreo que se describieron previamente en la sección 1.2.5 (Capítulo I). La colección de muestras se realizó durante las cuatro estaciones: otoño (IV-2006), invierno (VII-2006), primavera (X-2006) y verano (I-2007).

4.2.2. Diseño de muestreo

Las muestras de suelo rizosférico se tomaron siguiendo la metodología descrita en la sección 3.2.2 (Capítulo III).

4.2.3. Aislamiento e identificación de las esporas

El aislamiento de las especies de hongos arbusculares y la identificación se realizó de acuerdo a la metodología descrita en la sección 3.2.3 (Capítulo III).

4.2.4. Análisis de los datos

Se determinó la densidad de esporas, la abundancia específica para cada hongo arbuscular, la riqueza de especies, equidad y el índice de Shannon-Weaner. La **densidad** es el número de esporas totales recuperadas en la muestra. La **abundancia específica** es el número de esporas de la especie i en la muestra, la **riqueza de especies (S)** es el número de especies en la muestra y el **índice de equidad** de Pielou (J') calculado como: $H'/\log_2 S$. Estos parámetros fueron referidos a 100 g de suelo seco.

El índice de **Shannon-Weaner (H')** fue calculado como una medida adicional de la diversidad de hongos arbusculares, este índice combina dos componentes de diversidad, riqueza de especies y equidad. Este es calculado de la ecuación $H' = -\sum p_i (\ln p_i)$, donde p_i es la abundancia relativa de las i^{th} especies comparado con el total de especies identificadas en la muestra (Magurran 1988).

Los resultados del índice S, J' y H' y la abundancia total de esporas se diferenciaron estadísticamente mediante un análisis de la varianza, y las medias fueron comparadas utilizando el test de Fisher's con niveles de significancia de 0.05 y 0.01, utilizando el programa InfoStat versión 1.1.

4.3. RESULTADOS

4.3.1 Composición específica

La composición específica estacional de los Glomeromycota se muestra en la Tabla 4.1.

Tanto en otoño como en verano la riqueza de especies fue similar (39 y 38 especies respectivamente), valores menores se registraron en invierno (S= 33) y en primavera (S= 31).

Las especies: *Acaulospora tuberculata*, *Archaeospora trappei*, *Gigaspora sp. 1*, *Scutellospora coralloidea* y *Paraglomus laccatum* fueron registradas sólo en el otoño. Esporas de *Acaulospora lacunosa* fueron recuperadas sólo de muestras colectadas en verano. Todas las especies restantes de Glomeromycota fueron encontradas en al menos dos estaciones del año.

Tabla 4.1. Especies de hongos formadores de micorrizas arbusculares presentes en el Parque Nacional El Palmar en las cuatro estaciones del año.

	Otoño	Invierno	Primavera	Verano
Acaulosporaceae	<i>Acaulospora bireticulata</i>	<i>Acaulospora bireticulata</i>	<i>Acaulospora bireticulata</i>	<i>Acaulospora bireticulata</i>
	<i>A. delicata</i>	<i>A. delicata</i>	<i>A. delicata</i>	<i>A. delicata</i>
	<i>A. dilatata</i>	<i>A. denticulata</i>	<i>A. denticulata</i>	<i>A. denticulata</i>
	<i>A. excavata</i>	<i>A. dilatata</i>	<i>A. dilatata</i>	<i>A. dilatata</i>
		<i>A. excavata</i>		
				A. lacunosa
	<i>A. laevis</i>	<i>A. laevis</i>	<i>A. laevis</i>	<i>A. laevis</i>
	<i>A. mellea</i>	<i>A. mellea</i>	<i>A. mellea</i>	<i>A. mellea</i>
	<i>A. nicolsonii</i>	<i>A. nicolsonii</i>		
	<i>A. scrobiculata</i>	<i>A. scrobiculata</i>	<i>A. scrobiculata</i>	<i>A. scrobiculata</i>
<i>A. spinosa</i>	<i>A. spinosa</i>	<i>A. spinosa</i>	<i>A. spinosa</i>	
	A. tuberculata			
	<i>Acaulospora</i> sp. 1	<i>Acaulospora</i> sp. 1	<i>Acaulospora</i> sp. 1	<i>Acaulospora</i> sp. 1
	<i>Acaulospora</i> sp. 2	<i>Acaulospora</i> sp. 2	<i>Acaulospora</i> sp. 2	<i>Acaulospora</i> sp. 2
Archaeosporaceae	<i>Archaeospora trapei</i>			
Entrophosporaceae	<i>Entrophospora infrequens</i>	<i>Entrophospora infrequens</i>	<i>Entrophospora infrequens</i>	<i>Entrophospora infrequens</i>
	<i>Gigaspora candida</i>	<i>Gigaspora candida</i>	<i>Gigaspora candida</i>	<i>Gigaspora candida</i>
	<i>Gi. gigantea</i>			<i>Gi. gigantea</i>
	<i>Gi. margarita</i>		<i>Gi. margarita</i>	<i>Gi. margarita</i>
	<i>Gigaspora</i> sp. 1			
		<i>Scutellospora biornata</i>	<i>Gigaspora</i> sp. 2	<i>Gigaspora</i> sp. 2
		<i>S. calospora</i>	<i>Scutellospora biornata</i>	<i>Scutellospora biornata</i>
Gigasporaceae	<i>Scutellospora calospora</i>		<i>S. calospora</i>	<i>S. calospora</i>
	S. coralloidea			
	<i>S. dipapillosa</i>	<i>S. dipapillosa</i>	<i>S. dipapillosa</i>	<i>S. dipapillosa</i>
	<i>S. fulgida</i>			<i>S. fulgida</i>
	<i>S. gilmorei</i>	<i>S. gilmorei</i>	<i>S. gilmorei</i>	<i>S. gilmorei</i>
	<i>S. heterogama</i>	<i>S. heterogama</i>		<i>S. heterogama</i>
	<i>Scutellospora</i> sp. 1	<i>Scutellospora</i> sp. 1		
Glomeraceae			<i>Glomus aggregatum</i>	<i>Glomus aggregatum</i>
		<i>Glomus ambisporum</i>		<i>G. ambisporum</i>
	<i>Glomus claroideum</i>	<i>G. claroideum</i>	<i>G. claroideum</i>	<i>G. claroideum</i>
	<i>G. clarum</i>	<i>G. clarum</i>	<i>G. clarum</i>	<i>G. clarum</i>

<i>G. constrictum</i>	<i>G. constrictum</i>	<i>G. constrictum</i>	<i>G. constrictum</i>
<i>G. coronatum</i>	<i>G. coronatum</i>	<i>G. coronatum</i>	<i>G. coronatum</i>
<i>G. diaphanum</i>		<i>G. diaphanum</i>	<i>G. diaphanum</i>
<i>G. dimorphicum</i>	<i>G. dimorphicum</i>	<i>G. dimorphicum</i>	<i>G. dimorphicum</i>
<i>G. etunicatum</i>	<i>G. etunicatum</i>	<i>G. etunicatum</i>	<i>G. etunicatum</i>
<i>G. glomerulatum</i>		<i>G. glomerulatum</i>	<i>G. glomerulatum</i>
<i>G. intraradices</i>	<i>G. intraradices</i>	<i>G. intraradices</i>	
<i>G. fasciculatum</i>	<i>G. fasciculatum</i>	<i>G. fasciculatum</i>	<i>G. fasciculatum</i>
<i>G. microaggregatum</i>	<i>G. microaggregatum</i>	<i>G. microaggregatum</i>	<i>G. microaggregatum</i>
<i>G. mosseae</i>	<i>G. mosseae</i>	<i>G. mosseae</i>	<i>G. mosseae</i>
<i>Glomus</i> sp. 1	<i>Glomus</i> sp. 1	<i>Glomus</i> sp. 1	<i>Glomus</i> sp. 1
Pacisporaceae	<i>Pacispora</i> sp. 1	<i>Pacispora</i> sp. 1	<i>Pacispora</i> sp. 1
Paraglomeraceae	<i>Paraglomus laccatum</i>		

Los taxa en negrita corresponden a aquellas especies que fueron registradas en una sola estación

4.3.2 Densidad de esporas

La densidad de esporas si bien varió estacionalmente (Figura 4.1) no se observaron diferencias significativas entre las mismas (F: $P < 0.05$ y 0.01). La mayor densidad de esporas fue observada en invierno (872 esporas), seguida por las muestras obtenidas en verano (836 esporas) y otoño (804 esporas), una densidad específica menor fue registrada en primavera (670 esporas).

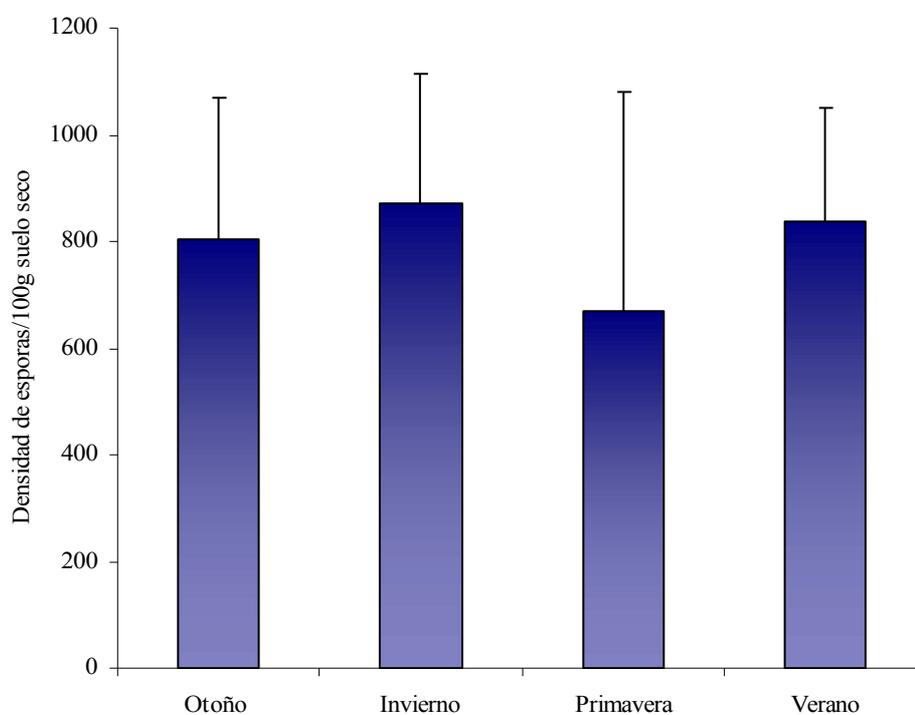


Figura 4.1. Variación estacional en la densidad de esporas. Los datos son promedio de tres repeticiones. Barras de error (DS). No se observaron diferencias significativas según el ANOVA ($P < 0.05$ y 0.01).

4.3.3 Abundancia de familia

Tres familias de Glomeromycota, Acaulosporaceae, Glomeraceae y Gigasporaceae, contribuyeron con el 80% de la abundancia de esporas en todas las estaciones.

Analizando la abundancia de esporas por familias, se puede observar en la Figura 4.2 que el otoño fue la estación en donde estuvieron representadas la mayor cantidad de familias de hongos arbusculares para el Parque.

Las familias Acaulosporaceae, Entrophosporaceae, Glomeraceae y Gigasporaceae estuvieron presentes en las 4 estaciones, aunque su abundancia varió en las estaciones muestreadas. La familia Acaulosporaceae fue dominante en los meses de otoño. Esporas pertenecientes a Glomeraceae y Entrophosporaceae fueron más abundantes en los muestreos realizados en invierno, y las Gigasporaceae presentaron valores similares de abundancia en los meses de otoño/invierno.

La familia Pacisporaceae estuvo escasamente representada en los meses de invierno, primavera y verano. Archaeosporaceae y Paraglomeraceae también presentaron una baja abundancia y sólo fueron registradas en el otoño.

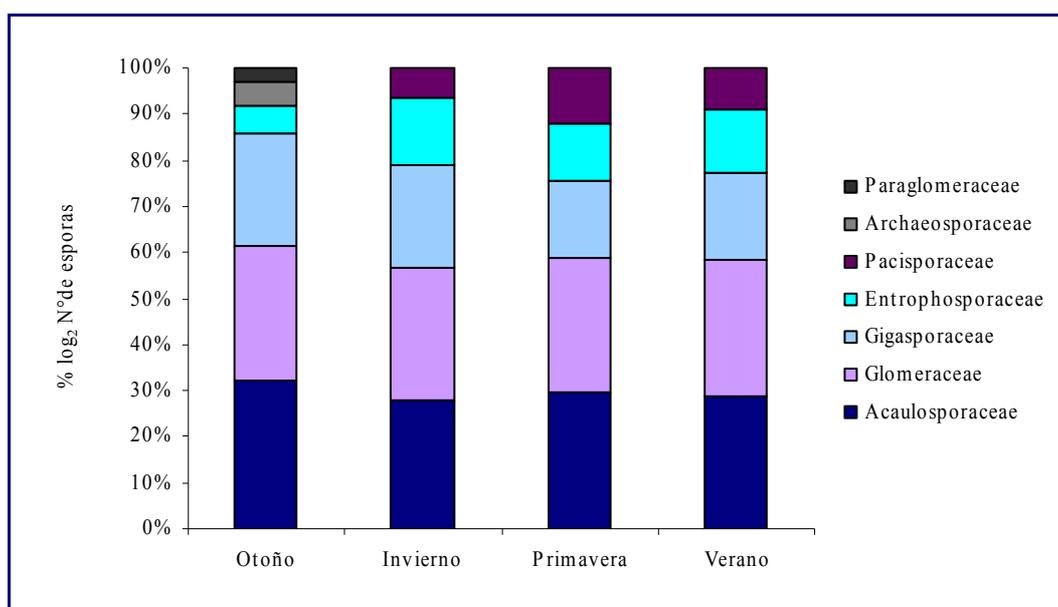


Figura 4.2. Distribución estacional de familias de Glomeromycota

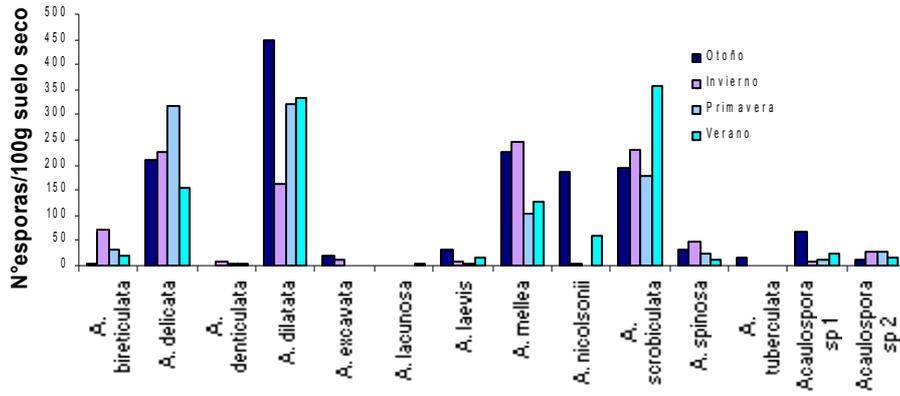
4.3.4. Abundancia específica de Glomeromycota

Los integrantes de las familias con mayor abundancia de esporas en los suelos del Parque, Acaulosporaceae, Glomeraceae y Gigasporaceae, se analizaron estacionalmente (Figura 4.3).

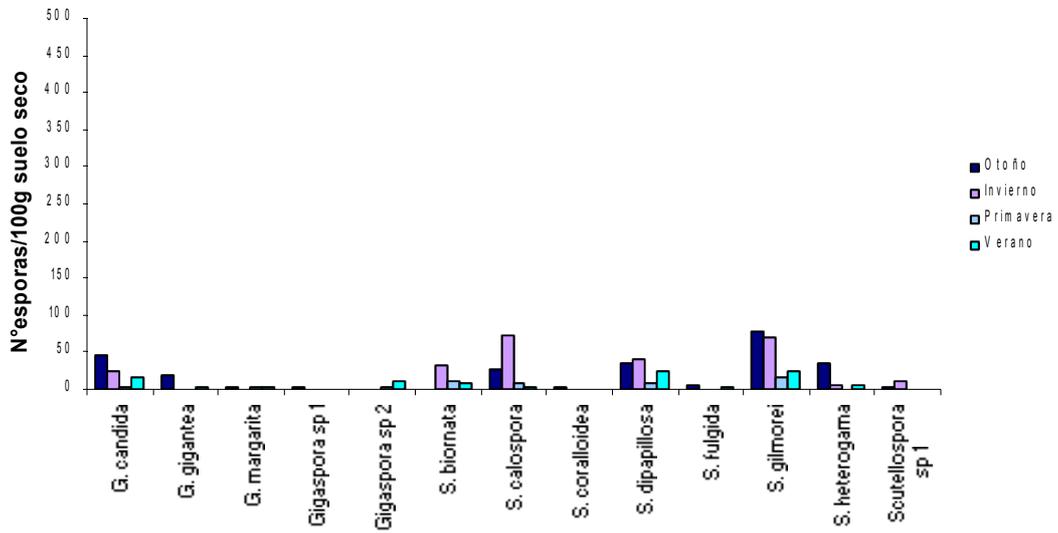
La abundancia de cada taxa fúngico varió en las estaciones. Las especies más abundantes de cada familia mostraron una tendencia estacional, mientras que las de menor abundancia se distribuyeron homogéneamente a lo largo del año.

Las especies con mayor abundancia en los meses de otoño e invierno fueron: *Acaulospora mellea*, *Gigaspora candida*, *Scutellospora biornata*, *Scutellospora calospora*, *S. dipapillosa*, *S. gilmorei*, *S. heterogama* y *Glomus claroideum*. En el otoño *A. dilatata* y en invierno *G. mosseae* presentaron los mayores valores de abundancia. En primavera se registró la mayor cantidad de esporas pertenecientes a las especies de *A. delicata* y *Glomus* sp. 1. En el verano fueron abundantes las esporas de *G. clarum*, *G. etunicatum* y *G. fasciculatum*.

Acaulosporaceae



Gigasporaceae



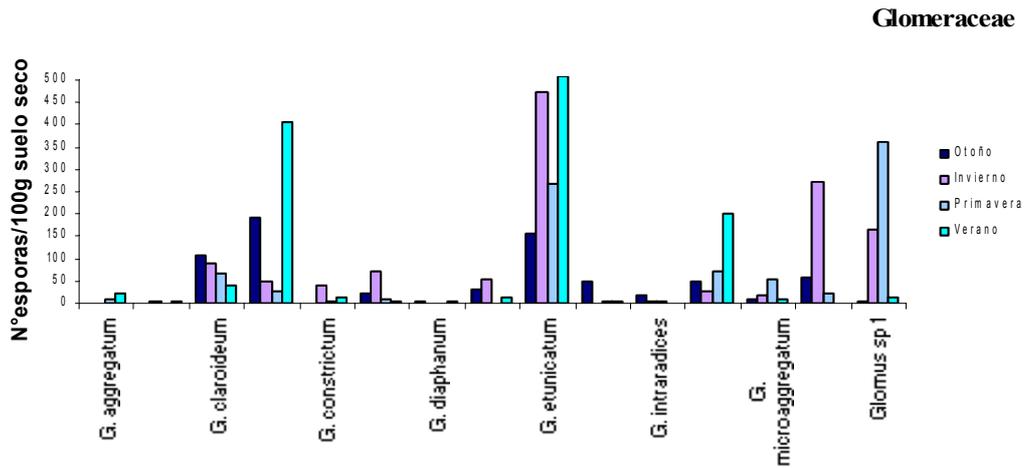


Figura 4.3. Abundancia de especies pertenecientes a las familias Acaulosporaceae, Gigasporaceae y Glomeraceae en las estaciones del año.

4.3.5 Análisis de la diversidad

Los valores de diversidad de Shannon (F: $P < 0.05$ y 0.01), riqueza (F: $P < 0.05$ y 0.01) y equidad (F: $P < 0.05$ y 0.01) analizados no mostraron variación estacional (Figura 4.4).

Los valores de riqueza fluctuaron entre 8 y 10 especies, se encontraron 10 especies en invierno y 8 especies en primavera.

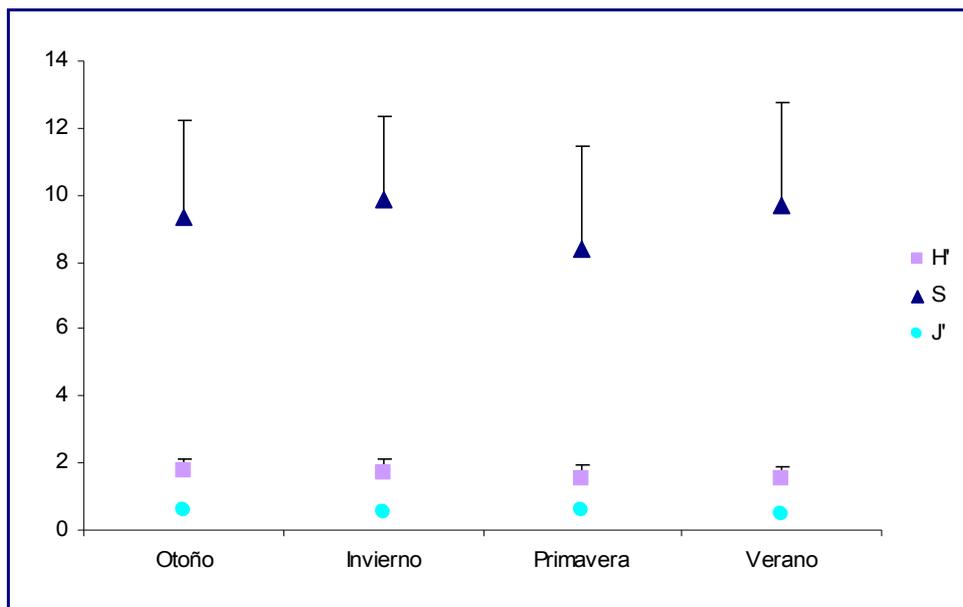


Figura 4.4. Índice de diversidad de Shannon-Weaner (H'), Riqueza (S) y Equitabilidad (J') en las estaciones. Los datos son promedio de tres repeticiones. Barras de error (DS). No se observan diferencias significativas según el ANOVA ($P < 0.05$ y 0.01)

4.4. DISCUSIÓN

La mayor parte de los estudios relacionados al comportamiento estacional de hongos arbusculares apuntan a cambios en los porcentajes de colonización, los que generalmente han sido correlacionados con la fenología de la planta hospedadora, más específicamente con nueva producción de raíces y crecimiento vegetativo y con respecto a cambios en la disponibilidad de fósforo (Rabatin 1979; Brundrett 1991).

Diversas investigaciones han demostrado variaciones temporales en la diversidad de las comunidades micorrícicas en ecosistemas naturales (Lee & Koske 1994a; Merryweather & Fitter 1998; Eom et al. 2000). Cambios estacionales en la diversidad de hongos micorrícicos arbusculares fueron principalmente estudiados en ecosistemas de dunas (Koske 1975; Giovannetti & Mosse 1985; Sylvia 1986; Blaszkowski et al. 1988; Gemma & Koske 1988; Gemma et al. 1989; Blaszkowski 1994; Stümer & Beller 1994; Singüenza et al. 1996). En nuestro país se analizaron patrones estacionales de esporulación de hongos arbusculares en pastizales naturales de Argentina (Lugo & Cabello 2002), en comunidades boscosas de *Celtis tala* y *Scutia buxifolia* (Irrazabal 2007) y también en agroecosistemas (Menéndez et al. 2001; Schalamuk 2006).

En el Parque Nacional El Palmar no observamos diferencias estacionales en la diversidad de las comunidades de Glomeromycota. Por lo tanto se rechaza la primera hipótesis.

La densidad de esporas varió estacionalmente. Los mayores recuentos de esporas fueron registrados en el invierno. Nuestros resultados coinciden parcialmente con los hallados por Lugo & Cabello (2002) quienes encontraron una mayor densidad de esporas en el otoño e invierno. Existe evidencia en cuanto a la variación en la densidad de esporas (Singh & Varma 1985; Sylvia 1986), y estos cambios en general son atribuidos a la estacionalidad, a la fenología del hospedante y a la disponibilidad de agua (Gemma et al. 1989; Allen 1991; Bentivenga & Hetrick 1992; Rosendahl & Rosendahl 1992; Sanders & Fitter 1992; Blaszkowski 1994; De Mars & Boerner 1995; Singüenza et al. 1996; Merryweather & Fitter 1998; Wilson & Hartnett 1998; Eom et al. 2000).

En todas las estaciones las Acaulosporaceae y Glomeraceae fueron dominantes. Resultados similares se observaron en bosques tropicales de China (Zhao 2000; Zhao et al. 2001) y en México (Guadarrama & Álvarez-Sánchez 1999) como también en regiones templadas y tropicales de las costas sur y oeste de China (Zhang et al. 1988; Shi et al. 2005). Esporas de Gigasporaceae, otra familia de Glomeromycota con alta representatividad en el Parque, presentó mayor abundancia en otoño/invierno (estación con mayor precipitación). En contraposición Mathimaran et al. (2007) y Lekberg et al. (2007) registraron mayores valores de abundancia de Gigasporaceae (principalmente en especies de *Scutellospora*) en las estaciones secas. No obstante la mayoría de las especies de *Scutellospora* han sido descritas para climas mediterráneos caracterizados por una pronunciada estación húmeda y otra seca.

Si bien en el parque El Palmar no se evidenció una marcada estacionalidad con respecto a la densidad de esporas registradas, las especies fúngicas sí exhibieron una tendencia estacional considerando su abundancia en cada una de las estaciones. McGee (1989) demostró que la esporulación de las especies de hongos arbusculares es estacional. En nuestro análisis evidenciamos tres tendencias principales: i) Un grupo de especies que no presentó estacionalidad con respecto a la esporulación, este grupo se corresponde con aquellas especies que presentan bajos valores de

abundancia: *Acaulospora bireticulata*, *A. denticulata*, *A. excavata*, *A. laevis*, *A. nicolsonii*, *A. srobiculata*, *A. spinosa*, *Acaulospora* sp. 1 y *Acaulospora* sp. 2, *Entrophospora infrequens*, *Gigaspora gigantea*, *Gi. margarita*, *Gigaspora* sp. 2, *Glomus aggregatum*, *G. ambisporum*, *G. constrictum*, *G. coronatum*, *G. diaphanum*, *G. dimorphicum*, *G. glomerulatum*, *G. intraradices*, *G. microaggregatum*, *Scutellospora fulgida* y *Scutellospora* sp. 1. ii) Especies que presentaron estacionalidad con altos valores de abundancia, entre ellas se encuentran: *A. dilatata*, *A. mellea*, *Gi. candida*, *G. claroideum*, *G. mosseae*, *S. biornata*, *S. calospora*, *S. dipapillosa*, *S. gilmorei* y *S. heterogama* que esporularon en los meses de otoño/invierno y *A. delicata*, *G. clarum*, *G. etunicatum*, *G. fasciculatum* y *Glomus* sp 1 que esporularon en primavera/verano. La esporulación, que representa el estado dormante del hongo, es seguida por el período de actividad fisiológica (Pringle & Bever 2002). Por lo tanto se espera, que el estado fisiológico activo del grupo otoño/invierno y del grupo primavera/verano sea durante los siguientes meses de primavera/verano y otoño/verano respectivamente. iii) Especies que fueron registradas en solo una estación con bajos valores de abundancia: *A. lacunosa*, *A. tuberculata*, *Archaeospora trappei*, *Gigaspora* sp. 1, *S. coralloidea* y *Paraglomus laccatum*. Por lo tanto se acepta la segunda hipótesis planteada.

La esporulación diferencial para cada especie fúngica encontrada en el parque es parte de la dinámica de la comunidad de hongos arbusculares, pudiendo ser explicada por la sucesión fúngica que viene determinada por las diferentes estrategias de vida de cada hongo arbuscular. Estos datos sugieren que las especies fúngicas son ecológicamente distintas y de esta forma contribuyen al mantenimiento de la diversidad de los hongos arbusculares en un mismo sitio (Bever et al. 1996; 2001). Sanders et al. (1996) y Cuenca et al. (1998b) propusieron que la producción de esporas varía a través del año y que no todos los hongos arbusculares esporulan. Los patrones de abundancia relativa de esporas de hongos arbusculares individuales son difíciles de interpretar porque en general no se tienen datos sobre su ecología y fisiología, pero se conoce que responden a los hospedantes y el medio ambiente de diferentes formas, lo cual sugiere que estas especies fúngicas tienen diferentes nichos ecológicos (Lovelock & Ewel 2005).

Este capítulo contribuye a interpretar tendencias estacionales acerca de la esporulación de cada taxa en particular, no pudiéndose encontrar un comportamiento más generalizado a nivel de familia de Glomeromycota y menos aún poder realizar una caracterización de las comunidades de hongos micorrícicos arbusculares fundamentándonos en una distribución temporal.

4.5. CONCLUSIONES

- La estacionalidad no tuvo influencia sobre la composición específica de las comunidades de Glomeromycota del Parque Nacional El Palmar.
- Los índices de diversidad, Shannon-Weaner, Riqueza Específica y Equitabilidad no mostraron diferencias significativas entre las estaciones.
- La esporulación de cada taxa fúngico medida como “densidad de esporas” evidenció tres tendencias estacionales:
 - i) Especies con bajos valores de abundancia y que se distribuyen homogéneamente a lo largo del año: *A. bireticulata*, *A. denticulata*, *A. excavata*, *A. laevis*, *A. nicolsonii*, *A. srobiculata*, *A. spinosa*, *Acaulospora* sp. 1, *Acaulospora* sp. 2, *E. infrequens*, *Gi. gigantea*, *Gi. margarita*, *Gigaspora* sp. 2, *G. aggregatum*, *G. ambisporum*, *G. constrictum*, *G. coronatum*, *G. diaphanum*, *G. dimorphicum*, *G. glomerulatum*, *G.*

intraradices, *G. microaggregatum*, *S. fulgida* y *Scutellospora* sp. 1.

- ii) Especies con altos valores de abundancia que se distribuyen en estacionalmente;
 - 2.a. Con mayor frecuencia de esporulación en otoño/invierno: *A. dilatata*, *A. mellea*, *Gi. candida*, *G. claroideum*, *G. mosseae*, *S. biornata*, *S. calospora*, *S. dipapillosa*, *S. gilmorei* y *S. heterogama*.
 - 2.b. Con mayor frecuencia de esporulación en primavera/verano: *A. delicata*, *G. clarum*, *G. etunicatum*, *G. fasciculatum* y *Glomus* sp 1.
- iii) Especies presentes en solo una estación: *A. lacunosa*, *A. tuberculata*, *Ar. trappei*, *Gigaspora* sp. 1, *S. coralloidea* y *P. laccatum*.

V. DIVERSIDAD EN LAS COMUNIDADES DE GLOMEROMYCOTA EN EL PARQUE NACIONAL EL PALMAR

5.1. MARCO TEÓRICO

La creciente disminución de la biodiversidad es uno de los problemas más acuciantes que enfrenta la humanidad. La diversidad vegetal esta siendo dramáticamente afectada por la actividad antrópica. Uno de los factores de mayor importancia en la aptitud individual de las especies vegetales es la interacción con otras especies de la comunidad vegetal, como así también con los microorganismos del suelo. Entre estos se encuentran los hongos micorrícicos que forman asociaciones mutualistas con la mayoría de las plantas de la tierra (cerca del 80% de las familias botánicas), en esta asociación ambos simbiontes resultan beneficiados mediante un intercambio bidireccional de nutrientes (Smith & Read 1987).

Actualmente se reconoce que bajo circunstancias competitivas los hongos micorrícicos pueden en parte determinar las interacciones entre las plantas, influenciando la estructura y composición de la comunidad vegetal (Grime et al. 1987). Este éxito se debe a que casi todas las plantas en una comunidad están siendo simultáneamente colonizadas por diversas especies de hongos micorrícicos, y además las plantas de una comunidad están interconectadas vía un micelio extraradical el cual forma una extensa red que conecta raíces de diferentes especies vegetales permitiendo la transferencia de nutrientes de una planta a otra. Estudios recientes han indicado que la diversidad florística de una comunidad natural depende de la riqueza de simbiontes fúngicos en el suelo (Read 1998, van der Heijden et al. 1998 ab). Johnson et al. (2003) demostraron a su vez que la composición florística de la vegetación afecta significativamente la diversidad de hongos arbusculares.

Los hongos micorrícicos arbusculares no se encuentran en los ecosistemas como una única especie, sino que ocurren en comunidades que varían en su composición y en su diversidad (Cuenca et al. 1998a; Helgason et al. 1998). Estos taxa tienen nichos multidimensionales específicos que son determinados por las especies presentes en ese nicho y por factores edáficos tales como: textura, pH, contenido de humedad, niveles de P, y disponibilidad de N entre otros, que afectan la esporulación de los hongos micorrícicos. Así, conocer la riqueza de hongos arbusculares en diferentes ambientes puede reflejar diferencias, aunque un mismo hongo puede potencialmente estar presente en todos los ambientes. Por consiguiente las comunidades de hongos arbusculares difieren en su tolerancia a condiciones físico-químicas en el suelo (Sengupta & Chaudhari 1990; Juniper & Abbott 1993; Mankarios & Abdel-Fattah 1994; Joshi & Singh 1995) y como resultado, existe una gran variación entre los sitios y la composición de taxa de hongos micorrícicos (Burrows & Pfleger 2002; Hart & Klironomos 2002).

Estas evidencias nos ilustran sobre la complejidad de involucrar a los hongos arbusculares en estudios ecosistémicos pero justifican a su vez la actual tendencia a estudiar las comunidades de hongos arbusculares en ambientes naturales.

Hasta el momento no existen trabajos en donde se haya descrito la abundancia y diversidad de hongos micorrícicos en áreas protegidas de

Argentina. Por esta razón, nuestro objetivo principal ha sido analizar las comunidades de micorrizas arbusculares en relación con las características edáficas. Este capítulo de la tesis contribuye a conocer algunos aspectos acerca de la ecología de los Glomeromycota, de su distribución y abundancia y, a partir de aquí, discutir posibles implicancias de la asociación micorrícica en el desarrollo y en el mantenimiento de las comunidades nativas del Parque.

HIPÓTESIS

Cada unidad fisonómica del Parque Nacional El Palmar: arbustal, cañada, palmar, pastizal y selva en galería, se corresponde con una particular asociación de especies micorrícicas, si bien estas asociaciones no son específicas, las diferencias edáficas en los ambientes influyen la distribución espacial de los hongos arbusculares.

OBJETIVO

- Analizar la diversidad y riqueza específica de los hongos micorrícicos arbusculares en diferentes fisonomías y su relación con las características edáficas en el Parque Nacional El Palmar.

5.2. MATERIALES Y MÉTODOS

5.2.1. Área de estudio y sitio de muestreo

Las muestras de suelo fueron extraídas de los sitios de muestreo que se describieron previamente en la sección 1.2.5 (Capítulo I).

5.2.2. Diseño de muestreo

Las muestras de suelo rizosférico se tomaron siguiendo la metodología explicada en la sección 3.2.2 (Capítulo III).

5.2.3. Propiedades físico-químicas del suelo

Las muestras de suelo tomadas de los mismos sitios de muestreo fueron secadas al aire y en ellas se determinó: textura, conductividad eléctrica, pH, C orgánico, materia orgánica, N total, P extraíble. Estas determinaciones fueron

realizadas en el Laboratorio de Edafología de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires.

La textura del suelo se determinó con un hidrómetro mediante la metodología propuesta por Bouyocous (1962). La conductividad eléctrica y el pH fueron medidos usando un peachímetro en una relación suelo:agua 1:2.5 (v/v) (Peech 1965). El porcentaje de C orgánico fue determinado mediante el método de oxidación de Walkley & Black (1934) y el porcentaje de materia orgánica se estimó multiplicando el porcentaje C orgánico por un factor de 1,724. El N total fue determinado usando el método microKjedal (Bremmer & Mulvaney 1982) y el contenido de P disponible fue determinado según Bray & Kurtz (1945).

5.2.4. Aislamiento e identificación de las esporas

El aislamiento de las especies de hongos arbusculares y la identificación se realizó del mismo modo que se explicó en la sección 3.2.3 (Capítulo III).

5.2.5. Análisis de los datos

Las comunidades de hongos arbusculares se describieron a través de la constancia relativa, la abundancia de esporas y la riqueza de especies. La **constancia relativa** se define como el número de muestras donde aparece la especie i / número de muestras totales $\times 100$. La **abundancia** es el número de veces que aparece la espora de la especie i en la muestra y la **riqueza de especies (S)** es el número de especies en la muestra. Estos tres parámetros fueron referidos a 100 g de suelo seco.

El índice de diversidad de **Shannon-Weaner (H')** fue calculado como una medida adicional de la diversidad de hongos arbusculares, este índice combina dos componentes de diversidad, riqueza de especies y equidad. Este es calculado de la ecuación $H' = -\sum p_i \ln p_i$, donde p_i es la abundancia relativa de las i^{th} especies comparado con el total de especies identificadas en la muestra (Magurran 1988).

Los sitios de muestreo fueron ordenados de acuerdo a sus características físico-químicas a través de un análisis de componentes

principales (PCA) (Digby & Kempton 1987). Este análisis multivariado permite una representación de las diferencias de composición entre muestras a través de su ordenamiento sobre ejes sucesivos. Sólo se analizaron los ejes sobre los que se observaron tendencias consistentes de variación entre las diferentes muestras. El programa utilizado fue el MVSP 3.1 (program Multi-Variate Statistical Package).

Los valores del índice H' , la abundancia, y las características físico-químicas del suelo se diferenciaron estadísticamente mediante un análisis de la varianza, y si se observaban diferencias las medias fueron comparadas utilizando el test de Fisher's con niveles de significancia de 0.05 y 0.01, utilizando el programa InfoStat versión 1.1.

Las comunidades de Glomeromycota fueron clasificadas a través del programa TWINSpan (two-way indicator species analysis) (Hill 1979) el cual es un sistema de clasificación politético y divisivo. Este programa utiliza valores de abundancia y la presencia o ausencia de alguna especie a través de las llamadas especies diferenciales. Una especie diferencial es una con preferencias ecológicas claras, tal que su presencia puede ser usada para identificar condiciones ambientales particulares.

5.3. RESULTADOS

5.3.1. Análisis del suelo

Los valores de las variables físico-químicas del suelo para cada sitio están resumidos en la Tabla 5.1. Las muestras provenientes del arbustal tienen los valores más altos para el carbono (C), nitrógeno (N) y conductividad eléctrica (CE), y el palmar presentó los más altos valores para la relación C:N y fósforo (P). Por otra parte el pastizal presentó los valores más bajos para todas las propiedades químicas excepto el P y la conductividad eléctrica.

Los valores obtenidos de pH fueron similares entre los cinco sitios, demostrando condiciones levemente ácidas.

El arbustal, palmar y pastizal presentaron una textura arenosa. Los mayores contenidos de arcilla se registraron en las muestras provenientes de la cañada y selva en galería, con texturas franco arcillo limosa y franco arenosa respectivamente.

Tabla 5.1. Características físico-químicas del Parque Nacional El Palmar. ARB (arbustal), CAN (cañada), PAL (palmar), PAZ (pastizal) y SG (selva en galería)

Sitios	MO (%)	C _{org} (%)	N (%)	C:N	P (ppm)	pH	CE (ds/m)	Arcilla (%)	Limo (%)	Arena (%)	Textura
ARB	2,35 a	1,18 a	0,10 a	12,69 a	8,84 a	5,77 a	0,36 a	12,16 a	17,33 b	70,51 a	Arenoso
CAN	1,31 ab	0,66 ab	0,07 a	9,68 a	8,58 a	5,51 a	0,11 ab	20,55 a	8,57 ab	70,88 a	Francoarcillo-limoso
PAL	1,23 ab	0,62 ab	0,04 a	13,03 a	9,71 a	5,37 a	0,16 ab	5,12 a	10,34 ab	84,55 a	Arenoso
PZ	0,47 b	0,24 b	0,02 a	10,52 a	9,12 a	5,45 a	0,08 b	2,21 a	3,59 a	93,06 a	Arenoso
SG	1,12 a	0,56 ab	0,04 a	12,84 a	7,30 a	6,38 a	0,21 ab	14,49 a	5,33 ab	80,18 a	Franco arenoso

MO materia orgánica, C_{ox} carbono orgánico, N nitrógeno, P fósforo, CE conductividad eléctrica. Letras diferentes en la misma columna indican diferencias significativas entre los sitios usando el test de Fisher's LSD (P < 0.05)

Tabla 5.2. Correlación de las variables físico-químicas del suelo con el Eje 1 y Eje 2 del análisis de componentes principales.

	C _{org}	N	C:N	P	pH	CE	Arcilla	Limo	Arena
Eje 1	0,01	0,05	0,05	-0,31	0,37	-0,17	0,54	0	-0,39
Eje 2	0,60	0,67	-0,30	-0,12	0,25	0,71	0,31	0,37	-0,38

5.3.2 Ordenamiento de los sitios según las propiedades físico-químicas del suelo

El diagrama de componentes principales (Figura 5.1) mostró que los ejes I y II en conjunto explicaron el 66.3% de la varianza acumulada. El eje I absorbió el 51% de la varianza total y correlacionó positivamente con el contenido de arcilla ($r= 0.54$) y negativamente con el contenido de arena ($r=-0.39$). Por lo tanto las muestras provenientes de la cañada y la selva en galería se ubicaron a la derecha del gráfico caracterizadas por los altos contenidos de arcilla. A la izquierda se agruparon las muestras del arbustal (excepto el sitio 1), palmar y pastizal caracterizadas por bajos contenidos de arcilla y mayores valores de arena. El eje II absorbió el 15.3% de la varianza total y correlacionó positivamente con algunas variables químicas como la CE ($r= 0.71$), N ($r= 0.67$) y C ($r= 0.60$) (Tabla 5.2). La textura fue la variable edáfica con mayor contribución en el agrupamiento de las muestras de suelo.

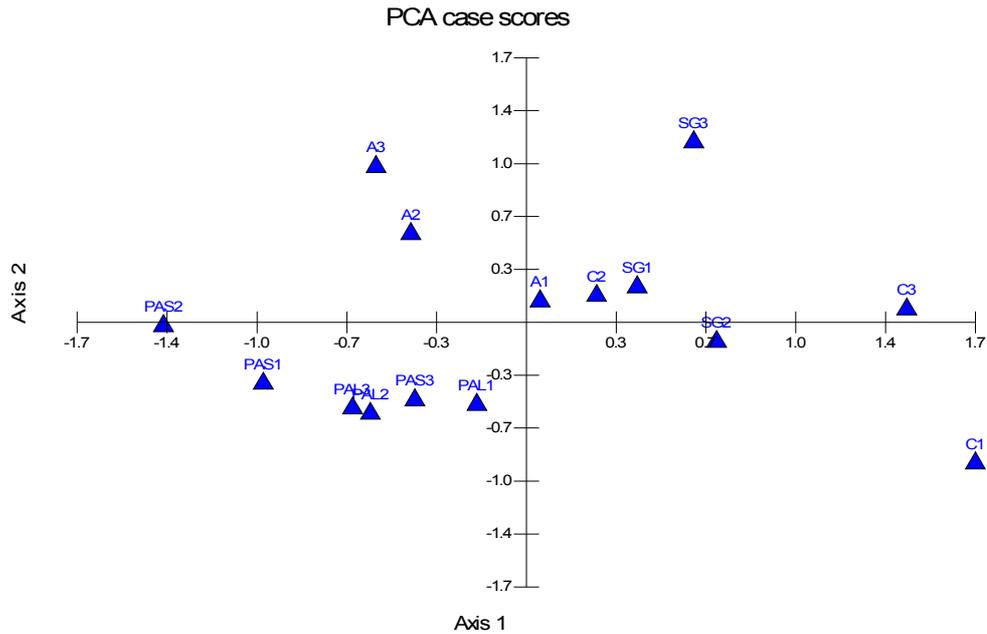


Figura 5.1. Análisis de los componentes principales. Gráfico bidimensional. A (arbustal), C (cañada), PAL (palmar), PAZ (pastizal) y SG (selva en galería).

5.3.3 Composición de las comunidades de hongos arbusculares

De las 120 muestras de suelo colectadas en los 5 sitios, 46 taxa de hongos arbusculares fueron detectados e identificados (Tabla 5.3). Entre los 46 taxa recuperados, 7 de ellos no han sido identificados a nivel específico.

Las esporas con mayor frecuencia en las muestras de suelo correspondieron a especies de *Acaulospora dilatata*, *A. mellea*, *A. scrobiculata* y *Glomus etunicatum* con un 100% de constancia relativa, seguida por *A. delicata*, *G. claroideum* y *Glomus sp. 1* (93,33%), *Scutellospora gilmorei* (80%), *A. spinosa*, *Acaulospora sp 1*, *Acaulospora sp 2*, *Entrophospora infrequens*, *G. clarum* y *G. microaggregatum* (73,33%), *G. diaphanum* y *G. mosseae* (66,66%), *Gigaspora candida* y *S. dipapillosa* (60%) y con un 53,33% esporas de *A. bireticulata* (53,33%). Las especies restantes fueron registradas en menos del 50% de las muestras.

La riqueza total de especies fue similar para las muestras provenientes del arbustal (S= 33), palmar (S= 32), pastizal (S= 31) y cañada (S= 30), mientras que el menor valor de riqueza fue observado en la selva en galería (S= 25).

5.3.4. Variación espacial en la composición de las comunidades de hongos arbusculares

La densidad de esporas de hongos formadores de micorrizas arbusculares en el Parque Nacional El Palmar difirió entre los sitios (Tabla 5.4), fue mayor en las muestras provenientes de la cañada (2755 esporas), seguido por las muestras de selva en galería, palmar y arbustal (1867, 1809, 1709 respectivamente). El menor número de esporas fue registrado en muestras provenientes del pastizal (1314 esporas).

Las esporas con mayor frecuencia de aparición en las muestras de suelo pertenecieron a Acaulosporaceae y Glomeraceae con 92,6% de presencia en relación al porcentaje total de esporas, seguido por Gigasporaceae con 6,7%, Entrophosporaceae 0,9% y las familias Archaeosporaceae, Pacisporaceae y Paraglomeraceae ocurrieron en menos del 1% de las muestras de suelo examinadas.

El análisis de la varianza indicó que la densidad de esporas pertenecientes a Gigasporaceae y Glomeraceae en el Parque varió significativamente dependiendo de los de estudio.

La figura 5.2 muestra la diversidad en las comunidades de Glomeromycota expresada mediante el índice de Shannon-Weaner. El valor máximo para el índice H' estuvo presente en las muestras provenientes del arbustal y el mínimo en la selva en galería.

Tabla 5.3. Abundancia promedio de esporas en 100 g de suelo seco, constancia relativa (CR) y riqueza (S) de las especies de hongos arbusculares identificadas en los diferentes sitios. ARB (arbustal), CAN (cañada), PAL (palmar), PZ (pastizal) y SG (selva en galería).

Especies de hongos arbusculares	Abundancia de esporas (n° de esporas/100 g suelo)					CR (%)
	ARB	CAN	PAL	PZ	SG	
<i>Glomus etunicatum</i>	19,9	56	7,6	5,6	44,3	100
<i>Acaulospora dilatata</i>	18,5	16,5	38	18,4	14,5	100
<i>Acaulospora scrobiculata</i>	13,7	11,2	30	19,7	9,5	100
<i>Acaulospora mellea</i>	29	9,3	4,2	10,5	6	100
<i>Acaulospora delicata</i>	8,2	37,1	5,8	6	20,4	93,3
<i>Glomus sp. 1</i>	9,1	7,6	17,5	7,1	2	93,3
<i>Glomus claroideum (1)</i>	7,3	14,6	0,1	0,1	11,5	93,3
<i>Scutellospora gilmorei (4, 5)</i>	3,2	1,4	3,6	6,7		80
<i>Glomus clarum</i>	7,8	25	11,1	3	10	73,3
<i>Acaulospora spinosa</i>	3,7	3,4	2,4	0,3	0,5	73,3
<i>Acaulospora sp. 1</i>	4,7	2,1	1,5	1,3	0,2	73,3
<i>Glomus microaggregatum</i>	0,5	5,5	1	0,3	0,5	73,3
<i>Entrophospora infrequens</i>	1	3	1,4	0,5	1,8	73,3
<i>Acaulospora sp. 2</i>	2,1	1,7	1,8	0,8	0,5	73,3
<i>Glomus mosseae</i>	0,2	4,6	2	0,5	22,1	66,6
<i>Glomus coronatum</i>	5,9	0,6	0,1	0,1	1,8	66,6
<i>Scutellospora dipapillosa</i>	0,5	1,4	3	3,5		60
<i>Gigaspora candida (3)</i>	1,1	0,1	1,1	5,4		60
<i>Acaulospora bireticulata</i>	0,1	0,5	4,2	4,9		53,3
<i>Acaulospora laevis</i>	0,4	2,5	0,3	1,3	0,1	46,6
<i>Acaulospora nicolsonii</i>	0,1	15,5	0,6		0,2	40
<i>Scutellospora biornata</i>	2	0,2	1	1,4		40
<i>Scutellospora calospora</i>	0,8		0,6	7,9		40
<i>Glomus dimorphicum</i>	0,4	2			4	40
<i>Acaulospora denticulata</i>	0,4	0,1	0,1		0,3	33,3
<i>Glomus constrictum</i>	1	3,5			0,3	33,3
<i>Pacispora sp. 1</i>	1	0,4		0,1	1,5	26,6
<i>Glomus glomerulatum</i>		0,2	3	1,1		26,6
<i>Acaulospora excavata</i>	0,5	1,7	0,1			26,6
<i>Glomus aggregatum</i>	0,6	0,5			0,1	26,6
<i>Glomus intraradices</i>		0,3			1,8	26,6
<i>Scutellospora heterogama (2)</i>	2,5			1		20
<i>Scutellospora sp. 1</i>	0,9			0,1		20
<i>Paraglomus laccatum</i>	0,4			0,5		13,3
<i>Glomus diaphanum</i>			0,1		0,2	13,3
<i>Glomus fasciculatum</i>			4			6,6
<i>Acaulospora tuberculata</i>			1,1			6,6
<i>Gigaspora sp. 2</i>				1		6,6
<i>Gigaspora gigantea</i>			0,9			6,6
<i>Gigaspora margarita</i>			0,5			6,6
<i>Glomus ambisporum</i>					0,5	6,6
<i>Scutellospora fulgida</i>			0,4			6,6

<i>Archaeospora trappei</i>	0,2					6,6
<i>Acaulospora lacunosa</i>					0,1	6,6
<i>Gigaspora sp. 1</i>					0,1	6,6
<i>Scutellospora coralloidea</i>					0,1	6,6
S	33	30	32	31	25	

Tabla 5.4. Densidad promedio de esporas en las familias de Glomeromycota presente en las muestras de suelo en diferentes sitios. ARB (arbustal), CAN (cañada), PAL (palmar), PZ (pastizal) y SG (selva en galería).

	ARB	CAN	PAL	PZ	SG	Total	Total %
Acaulosporaceae*	984 a	1225a	1089a	756 a	632 a	4686	49
Glomeraceae*	637abc	1449c	564ab	218 a	1195bc	4063	42,6
Gigasporaceae**	136 ab	39 a	139ab	332 b	0 a	646	6,7
Entrophosporaceae*	12 a	37 a	17 a	6 a	22 a	94	< 1%
Pacisporaceae*	13 a	5 a	0 a	2 a	18 a	38	< 1%
Paraglomeraceae*	5 a	0 a	0 a	0 a	0 a	5	< 1%
Archaeosporaceae*	3 a	0 a	0 a	0 a	0 a	3	< 1%
Total	1790	2755	1809	1314	1867	9535	

Letras diferentes en una misma fila muestran diferencias significativas mediante la prueba de Fisher's LSD. (*) indica diferencia a $P < 0.05$ y (**) a $P < 0.01$.

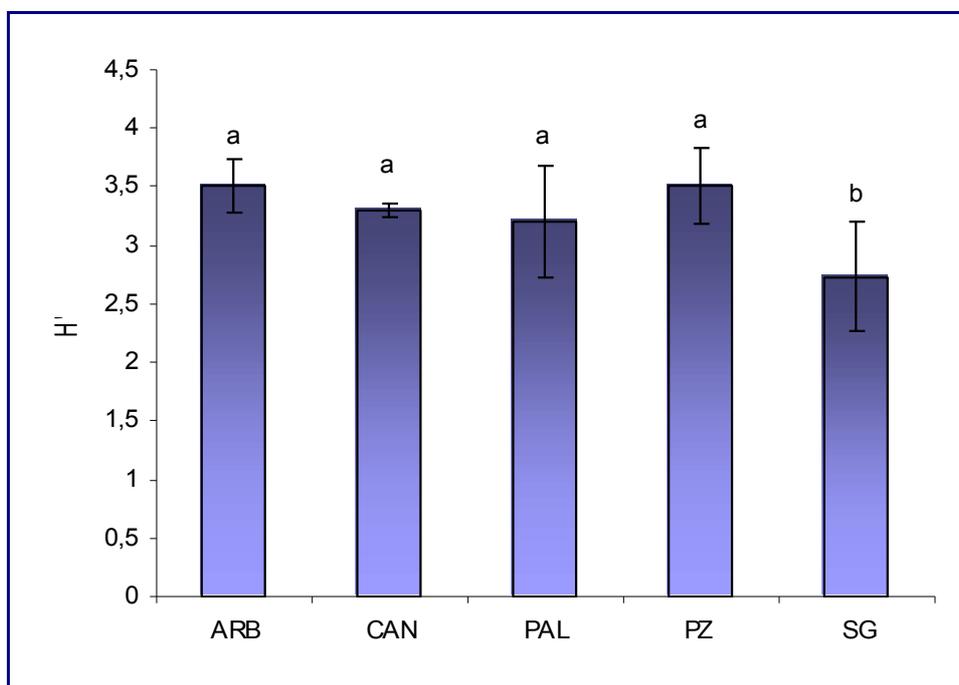


Figura 5.2. Índice de diversidad de Shannon-Wiener. ARB (arbustal), CAN (cañada), PAL (palmar), PZ (pastizal) y SG (selva en galería). Sobre las barras de error letras diferentes indican diferencias entre los sitios usando un test de Fisher's ($P < 0.05$).

5.3.5. Clasificación de los sitios según la composición de hongos arbusculares

El análisis de clasificación (TWISPAN), dividió los 15 sitios muestreados basándose en la similitud de las especies de Glomeromycota presentes en cada sitio en 2 grupos principales (Figura 5.3). El primer grupo (Grupo I) reunió las muestras provenientes del palmar y del pastizal. En un segundo grupo (Grupo II) quedaron reunidas las muestras del arbustal, cañada y selva en galería. Además, dentro del Grupo II las muestras de la cañada y la selva en galería mostraron una mayor similitud en la composición de especies de hongos arbusculares que con aquellas provenientes del arbustal.

Miembros de Gigasporaceae y Glomeraceae permitieron la separación de las muestras, la presencia de *G. claroideum*¹ caracterizó las muestras provenientes del arbustal, cañada y selva en galería, por lo tanto esta fue una especie diferencial para el primer nivel de división. Dentro de este grupo, la abundancia de *S. heterogama*³ permitió separar las muestras del arbustal y la presencia de *S. gilmorei*^{4,5} reunió las muestras de la cañada. Esporas de *G. candida*² fueron abundantes en las muestras del palmar y pastizal, por lo tanto esta especie fue utilizada para caracterizar el Grupo I.

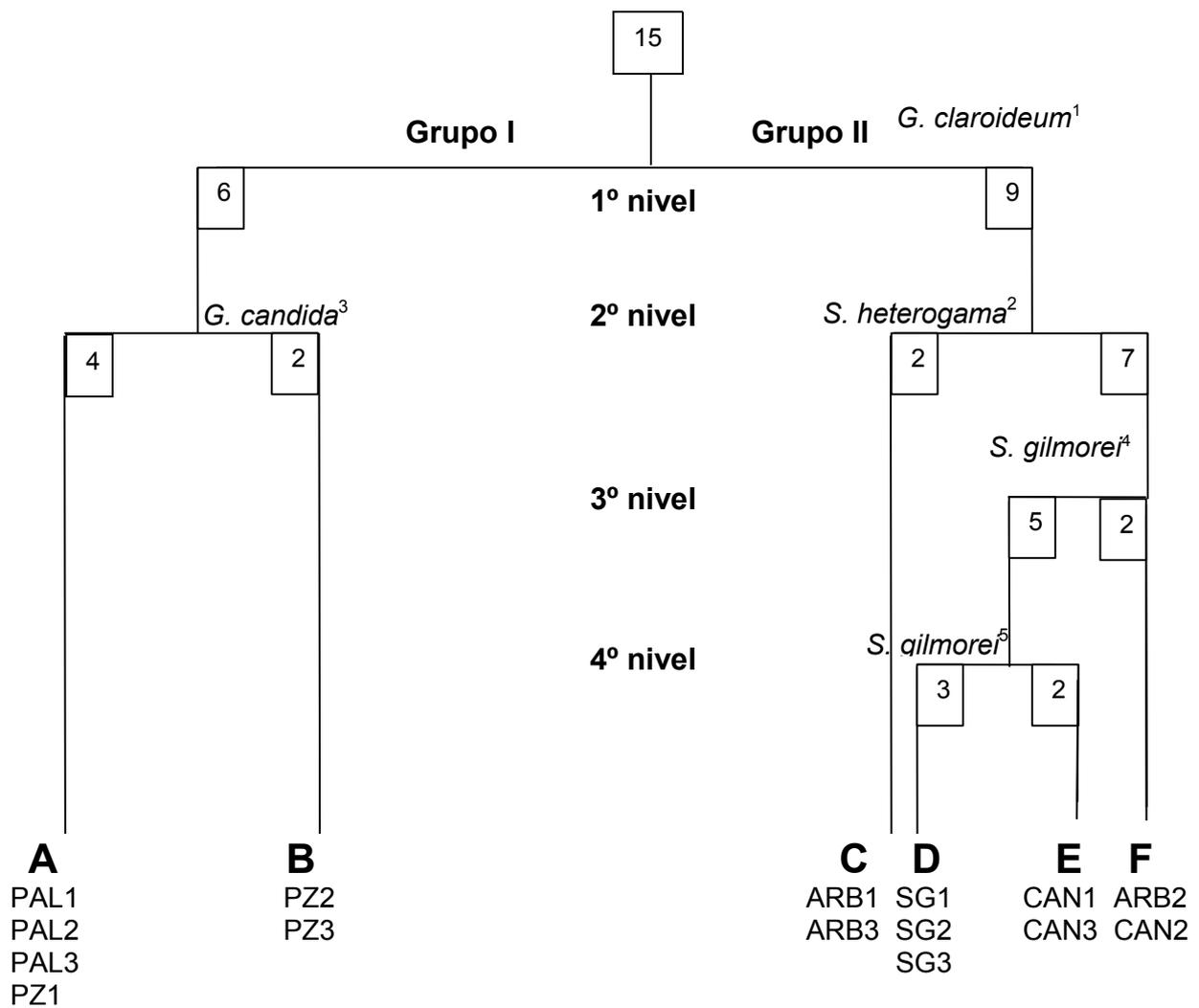


Figura 5.3. Dendrograma cualitativo TWISPAN. Los números en los recuadros representan el total de las muestras en cada división. A-F Representa los grupos finales registrados por TWISPAN. El superíndice en las especies está indicado en la tabla. ARB (arbustal), CAN (cañada), PAL (palmar), PZ (pastizal) y SG (selva en galería).

5.4. DISCUSIÓN

La dinámica y el rol de los hongos formadores de micorrizas arbusculares ha sido bien descrita en ecosistemas terrestres, sin embargo es poco el conocimiento acerca de estos microorganismos en ecosistemas protegidos -reservas ecológicas, parques nacionales- en donde los disturbios antrópicos han sido reducidos. Estos ambientes poseen un incrementado valor socio-ecológico debido a la presencia de especies “raras” o en peligro de extinción (Mota et al. 2002; Fuchs & Haselwandter 2004) y por lo tanto resultan propicios para el estudio de las comunidades de hongos arbusculares.

En este estudio se registró la presencia de 46 taxa de hongos arbusculares pertenecientes a 8 géneros de Glomeromycota -*Acaulospora*, *Archaeospora*, *Entrophospora*, *Gigaspora*, *Glomus*, *Pacispora*, *Paraglomus* y *Scutellospora*- en las 5 fisonomías analizadas.

Los valores de riqueza y diversidad encontrados en el Parque Nacional El Palmar resultan altos en comparación con otros ecosistemas naturales relevados en Argentina (ver Capítulo III, Sección 3.4). Estudios realizados en parques nacionales por Tadych & Blaszkowski (2000), Mandyam & Jumpponen (2008) y por Palenzuela et al. (2008) reportan también bajos valores de riqueza. Oehl et al. (2003a) en un agroecosistema de Europa Central registró valores de riqueza específica similares a los registrados en el parque El Palmar y Li et al. (2007) estudiando un ecosistema árido en el sudeste de China también registró altos valores de diversidad de hongos arbusculares.

Las especies pertenecientes a Acaulosporaceae (49%) fueron las que presentaron mayor abundancia y distribución, seguida por miembros de Glomeraceae (42%) y Gigasporaceae (6%). Las especies de *Acaulospora* han sido ampliamente citadas como dominantes en ecosistemas naturales (Li et al. 2003; Zhao et al. 2003; Tao et al. 2004). Mientras que la mayor cantidad de esporas pertenecientes al género *Glomus* han sido recuperadas de suelos agrícolas (Vestberg 1995; Zhang et al. 1994; Zhang et al. 1988; Oehl et al. 2003a; Gai et al. 2004; Schalamuk et al. 2006). Jansa et al. (2002a) generalizó la preferencia de las Glomeraceae por suelos agrícolas, en contraste con la

mayor diversidad de Gigasporaceae y Acaulosporaceae asociada a ecosistemas naturales. Otros estudios, indican una co-dominancia de *Acaulospora* y *Glomus* en ecosistemas no disturbados (Trufem & Viriato 1990; Zhao 2000; Zhao et al. 2001; Muthukumar et al. 2003; Tawaraya et al. 2003).

Consideramos que la co-dominancia de miembros de Acaulosporaceae y Glomeraceae en este estudio son el resultado de factores ecológicos (por ejemplo: propiedades físico-químicas del suelo, diversidad de especies vegetales). Sin embargo, tenemos presente que la diversidad de especies registradas constituye una subvaloración de la diversidad total de hongos arbusculares, debido a que muchas especies de Glomeromycota no se encontrarían esporuladas al momento de tomar las muestras.

En la presente tesis se utilizó el programa TWISPAN para clasificar a los sitios de acuerdo a la composición de las especies fúngicas. Existen pocos ejemplos de este análisis en estudios ecológicos de hongos y entre los que han sido publicados se encuentran los realizados por (Termorshuizen 1991) y Heilmann-Clausen (2001) sobre la distribución de hongos macroscópicos, también ha sido utilizado en el estudio de comunidades de endófitos radicales (Wilbeforce et al. 2003). Este análisis en el Parque El Palmar permitió agrupar a los sitios en dos grupos principales. El primer grupo reunió muestras provenientes del palmar y pastizal y las muestras del arbustal, cañada y selva en galería fueron reunidas en un segundo grupo. Tres especies de Glomeromycota se comportan como diferenciales, de acuerdo a TWISPAN, que contribuyeron a la separación de los grupos: *G. claroideum*, *Gi. candida* y *S. heterogama*.

Especies pertenecientes a Gigasporaceae fueron abundantes y caracterizaron las muestras del pastizal y palmar (50% y 21 % respectivamente). *Gi. candida* fue abundante en las muestras del pastizal y palmar, esta especie es considerada especialista dentro del Parque. Batthacharjee et al. (1982) registro esporas de *G. candida* en un campo de trigo en Wazirabad, Delhi. En Argentina no existen registros previos para esta especie.

Altos porcentajes de Glomeraceae caracterizaron las muestras provenientes de la cañada, selva en galería, y arbustal (36%, 29% y 16% respectivamente). La abundancia de *G. claroideum* en estas muestras permitió

la segregación del Gupo II. Esta especie resultó ser dominante en nuestra área de estudio, ya que exhibió una alta frecuencia de ocurrencia, y presentó además una elevada abundancia. *G. claroideum* es considerada una especie cosmopolita, sugiriendo de este modo una considerable plasticidad ecológica (Börstler et al. 2006). Su amplia distribución ha sido confirmada en estudios realizados en suelos arables del norte de Europa y Estados Unidos, y además forma micorrizas con un amplio rango de hospedantes (Walker & Vestberg 1988). En nuestro país ha sido reportada previamente por Cabello (2001); Irrazabal et al. (2004) y Schalamuk et al. (2006). Esporas de *S. heterogama* fueron abundantes en las muestras provenientes del arbustal, su presencia permitió separar al arbustal de la cañada y selva en galería. *S. heterogama* fue citada por Menéndez et al. (2001) para un monocultivo de cereal en la estación experimental INTA, provincia de Buenos Aires.

La variación espacial en la distribución de abundancias de las comunidades de Glomeromycota dentro del Parque es compleja y dependería de factores ecológicos e históricos. Los factores que producen estos cambios no se llegan a comprender completamente, algunos de ellos pueden que tengan mayor influencia que otros, nuestros estudios indican que la textura fue la variable con mayor influencia en los agrupamientos. Se acepta la hipótesis planteada.

Una composición similar en las comunidades de hongos arbusculares fue obtenida en las muestras provenientes del palmar y pastizal. Esta similitud se debe a la abundancia de las Gigasporaceae. En general miembros de esta familia son registrados en suelos con texturas sueltas con elevados contenidos de arena involucrando el rol funcional de esta familia de Glomeromycota en el ambiente. Especies de Gigasporaceae pueden beneficiar las comunidades vegetales mejorando la agregación de los suelos (Miller & Jastrow 1992). Así, el micelio extraradical de las Gigasporaceae, actúa aglutinando las partículas de suelo en grandes agregados, estabilizando de este modo las comunidades vegetales en suelos con texturas arenosas. Otros autores también confirman la dominancia de la Gigasporaceae en suelos sueltos (Koske & Halvorson 1981; Sylvia 1986; Koske 1987; Stürmer & Beller 1994). Las especies de Gigasporaceae producen esporas de gran tamaño, y se ha observado que la densidad de miembros de esta familia aumenta a medida

que aumentan los macroagregados del suelo, inversamente, esporas con menor biovolumen, como presentan los miembros de las Glomeraceae, decrecen en este tipo de suelos (Miller & Jastrow 1992).

Las especies de Glomeraceae caracterizaron las muestras de la selva en galería, cañada y arbustal en respuestas a los altos contenidos de arcilla. Este mismo patrón de distribución para las especies de *Glomus* fue observado por Egerton-Warburton & Allen (2000); Treseder & Allen (2002) y Landis et al. (2004).

Los miembros de Acaulosporaceae presentaron altos valores de abundancia en las cinco fisonomías analizadas. Egerton-Warburton & Allen (2000) señalaron que especies de *Acaulospora* toleran una amplia gama de condiciones ecológicas.

El N fue la variable química con mayor contribución al agrupamiento de las muestras, reuniendo por un lado a las muestras provenientes del arbustal, cañada y selva en galería, y por otro lado las provenientes del palmar y pastizal. Probablemente el N haya tenido un efecto en la distribución de las familias de Glomeromycota dentro del Parque. La familia Gigasporaceae presentó mayor número de esporas y riqueza de especies en las muestras provenientes del palmar y pastizal, sitios en los cuales el contenido de N es menor. Nuestros hallazgos coinciden con los registrados por Schalamuk (2006), en un estudio sobre la dinámica y diversidad de hongos arbusculares en un cultivo de trigo, quién encontró una disminución de las Gigasporaceae a medida que aumentaba la concentración de N por fertilización en el suelo. Resultados similares fueron obtenidos por Egerton-Warburton & Allen (2000), quienes reportaron que las especies con esporas más grandes, pertenecientes a los géneros *Scutellospora* y *Gigaspora*, disminuyeron su incidencia o desaparecieron en las situaciones con elevada disponibilidad de N. Treseeder (2005) señala que las Gigasporaceae presentan características que les permiten tolerar bajas disponibilidades de N, siendo competitivos en esa situación.

Este estudio revela que existe una comunidad fúngica particular para cada fisonomía estudiada en El Parque Nacional El Palmar. Constituye el primer reporte sobre la diversidad de Glomeromycota para un Parque Nacional de Argentina. Así mismo la elevada riqueza de especies de hongos

arbusculares registrada resalta la importancia de conservar las áreas protegidas para refugio y mantenimiento de la biodiversidad vegetal así como también de los microorganismos asociados.

5.5. CONCLUSIONES

- La comunidad fúngica de Glomeromycota del Parque Nacional El Palmar está constituida por 49% de especies pertenecientes a Acaulosporaceae, seguida por 42% de miembros de Glomeraceae y 6% de Gigasporaceae. Las familias Entrophosporaceae, Archaeosporaceae, Pacisporaceae y Paraglomeraceae ocurren en $\leq 1\%$ de las muestras.
- El índice de diversidad y la riqueza específica presentan mayores valores en el arbustal, y sus valores más bajos fueron registrados en la selva en galería.
- La distribución espacial de los miembros de Glomeromycota en el Parque Nacional El Palmar estuvo condicionada por las clases texturales que caracterizan los sitios muestreados. De este modo, se concluye que miembros de Gigasporaceae se encuentran asociados a texturas arenosas, las Glomeraceae son más frecuentes a medida que aumentan los contenidos de arcilla en el suelo, y representantes de Acaulosporaceae no exhiben preferencias en cuanto a la textura de los suelos.
- El nitrógeno tuvo un efecto en la distribución de las Gigasporaceae dentro del Parque, indicando de este modo que los miembros de esta familia resultan más competitivos frente a bajas concentraciones de este elemento.
- Tres especies de Glomeromycota, *Gigaspora candida*, *Glomus claroideum* y *Scutellospora heterogama*, se consideran especies diferenciales dentro del Parque Nacional El Palmar evidenciando claras preferencias ecológicas. De este modo: *Gi. candida* predominó en el pastizal y palmar; *G. claroideum* en el arbustal, la cañada y la selva en galería mientras que *S. heterogama* en el arbustal.

VI. DIVERSIDAD DE HONGOS ARBUSCULARES

OBTENIDOS EN CULTIVOS TRAMPA

6.1. MARCO TEÓRICO

Debido al carácter de biótrofos obligados, los hongos micorrícicos arbusculares no pueden ser aislados mediante técnicas microbiológicas estándares en medios de cultivos artificiales (Sieverding 1991). La propagación de los hongos arbusculares requiere de la asociación con plantas hospedadoras en los llamados “cultivos trampa”. Además, estos cultivos son de importancia, para investigaciones taxonómicas, debido a que proveen esporas más saludables que las colectadas a campo (Walker 1992; Morton et al. 1993). Por otra parte, no todas las especies de hongos arbusculares producen suficiente cantidad de esporas en su ambiente natural que permitan su aislamiento e identificación. La producción de esporas es altamente dependiente de las condiciones ambientales, del estado fisiológico y de la estrategia de vida de cada hongo micorrícico en particular (Smith & Read 1987). Así mismo, las esporas en muestras de campo no siempre están en condiciones adecuadas para la identificación de las especies de hongos ya que se encuentran alteradas por la actividad microbiana o por haber pasado por el tracto digestivo de algún animal (Janos et al. 1995; Lovelock et al. 2003). Por esta razón, la multiplicación de hongos nativos en cultivos trampa es necesaria, pues permite obtener esporas en todos los estadios de desarrollo y con todos los atributos morfológicos necesarios para su identificación (Vilar et al. 2000).

Además, la importancia del uso de cultivos trampa, es la de revelar especies no recuperadas por el método del tamizado y decantación de muestras del ambiente (Miller et al. 1985; An et al. 1990; Stutz & Morton 1996).

Jansa et al. (2002b) y Oehl et al. (2003b) indicaron que estos cultivos no revelan la misma composición de las comunidades de Glomeromycota que el análisis de las esporas realizado directamente de las muestras traídas

del campo. Este fenómeno ha sido atribuido en parte al efecto selectivo de las especies vegetales usadas como plantas trampa (Jansa et al. 2002b; Ahulu et al. 2006) o a las condiciones diferentes de crecimiento existentes en el invernáculo incluyendo la duración del cultivo (Oehl et al. 2003b).

Los hongos micorrícicos también pueden ser propagados en plantas que crecen en medios aeropónicos, en sistemas semi-hidropónicos o en cultivos de órganos radicales (Plenchette et al. 1982; Bécard & Piché 1992; Jarstfer & Sylvia 1993); sin embargo estos métodos no son prácticos para el aislamiento de nuevas especies a partir de muestras provenientes del campo.

Debido a que no todas las especies de Glomeromycota habrán esporulado al momento del muestreo, se plantea este ensayo con el propósito de multiplicar el inóculo inicial y complementar, con mayor detalle, la descripción y caracterización de las comunidades fúngicas dentro del Parque. Es por ello que se propuso el uso de un consorcio de plantas trampa creciendo durante 24 meses en condiciones controladas en invernadero.

OBJETIVO

- Recuperar especies de hongos micorrícicos arbusculares mediante el empleo de un consorcio de plantas hospedadoras para multiplicar el inóculo inicial y completar la caracterización de las comunidades fúngicas en el Parque Nacional El Palmar.

6.2. MATERIALES Y MÉTODOS

6.2.1. Muestreo

Las muestras de suelo fueron extraídas de los sitios indicados en el Capítulo I, en el mes de Junio del 2006.

6.2.2. Cultivos trama

Para la construcción de los cultivos trampa, se utilizaron 3 plántulas provenientes de semillas esterilizadas en superficie de *Lolium perenne* L., *Trifolium pratense* L. y *Plantago lanceolata* L. por maceta. Existen dos razones metodológicas: *i)* el consorcio de plantas trampa es más efectivo que especies individuales para la reproducción de especies de hongos arbusculares y *ii)* son especies vegetales frecuentemente usadas como plantas hospedadoras de hongos arbusculares.

Para cada una de las unidades fisonómicas muestreadas -arbustal, cañada, palmar, pastizal y selva en galería- y sus 3 repeticiones, se formularon 3 cultivos trampa (5 sitios x 3 repeticiones x 3 cultivos trampa= 45 macetas trampa) siguiendo la metodología propuesta por Oehl et al. (2003b). Se utilizaron macetas de 27 x17 x 20 cm (largo x ancho x profundidad). El sustrato consistió en una mezcla de suelo:vermiculita estéril en una relación 3:1 v/v. El inóculo micorrícico, que consistió en suelo traído directamente del campo, fue colocado en las macetas en la posición donde luego las plántulas fueran transplantadas (cada una de las 9 posiciones por maceta recibió 20 g de inóculo).

Las plantas se mantuvieron por 2 años en invernáculo con temperatura controlada (24 °C ±1 día/ 20 °C ±1 noche) y luz suplementada con lámparas blanco-frías (fotoperíodo de 16 horas). Fueron fertilizadas semanalmente con solución nutritiva (Cabello 1997). Durante este tiempo las plantas se podaron tres veces dejándolas a una altura de 3 cm por encima del sustrato.

6.2.3. Muestreo de cultivos trampa

La toma de muestras se realizó con un sacabocado (15 cm³ a una profundidad de 10 cm) cada tres meses durante dos años.

6.2.4. Aislamiento e identificación de esporas de Glomeromycota

Para cada tiempo de muestreo las esporas fueron extraídas del suelo mediante la técnica de tamizado húmedo y centrifugación en gradiente de sacarosa detallada en el Capítulo III (Sección 3.2.3) e identificadas taxonómicamente como se explicó en la misma sección.

Los parámetros utilizados para describir a las comunidades de hongos arbusculares fueron la densidad de Glomeromycota, abundancia de esporas por familia, riqueza de especies y equitabilidad, explicados en la sección 4.2.4 (Capítulo IV).

6.3. RESULTADOS

6.3.1. Densidad de esporas

La densidad de esporas registrado en 100 gramos de suelo fue más alto en el segundo año de cultivo para todos los sitios analizados (Figura 6.1). En el primer año el mayor número de esporas se encontró en el arbustal, seguido en orden decreciente por: SG>PAL>CAN>PZ. Durante el segundo año el mayor número de esporas se registró en la selva en galería y decreció en el siguiente orden: ARB> PZ>CAN>PAL.

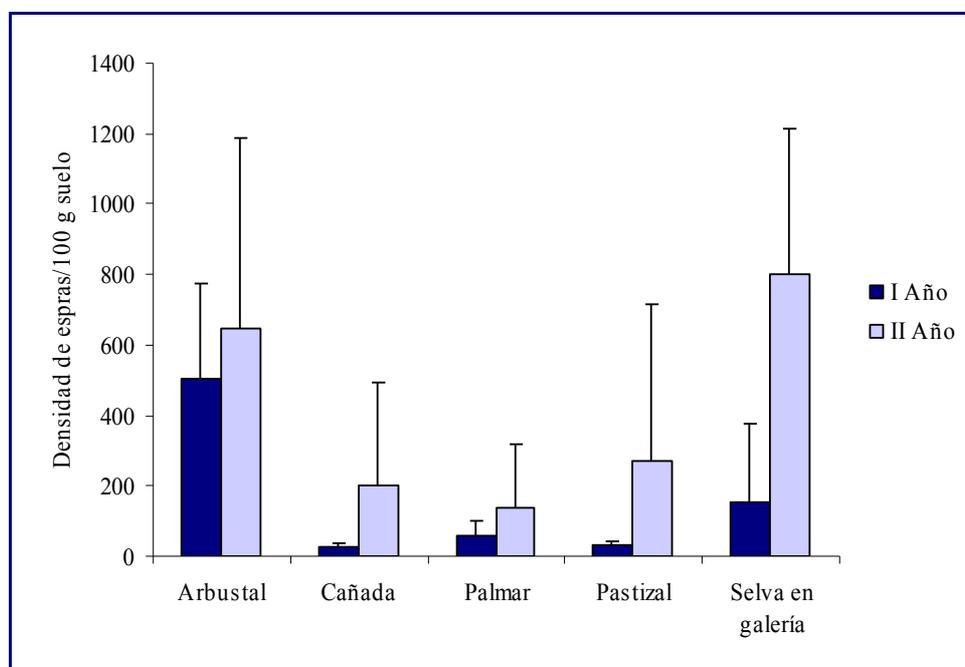


Figura 6.1. Densidad de esporas en 100 g de suelo en los dos años de cultivo. Los datos son promedio de 9 repeticiones. Barras de error DS. No se observan diferencias significativas según test de Fisher's ($P < 0.05$ y 0.01).

6.3.2. Distribución de las familias de Glomeromycota

El número de esporas en cada familia varió a través de los dos años que duró el ensayo.

En la figura 6.2., se puede observar para todas los sitios analizados, que un mayor número de familias de Glomeromycota estuvieron presentes durante el primer año del cultivo. Siendo Glomeraceae y Acaulosporaceae las familias con mayor recuento de esporas, seguido en orden de abundancia por Gigasporaceae, Entrophosporaceae, Archaeosporaceae y Pacisporaceae.

En el segundo año de cultivo se registró un aumento en el número de esporas de Glomeraceae y una disminución de las demás familias, excepto en las macetas con inóculo proveniente de la cañada, donde se registró un aumento en el número de esporas pertenecientes tanto a Glomeraceae como a Acaulosporaceae.

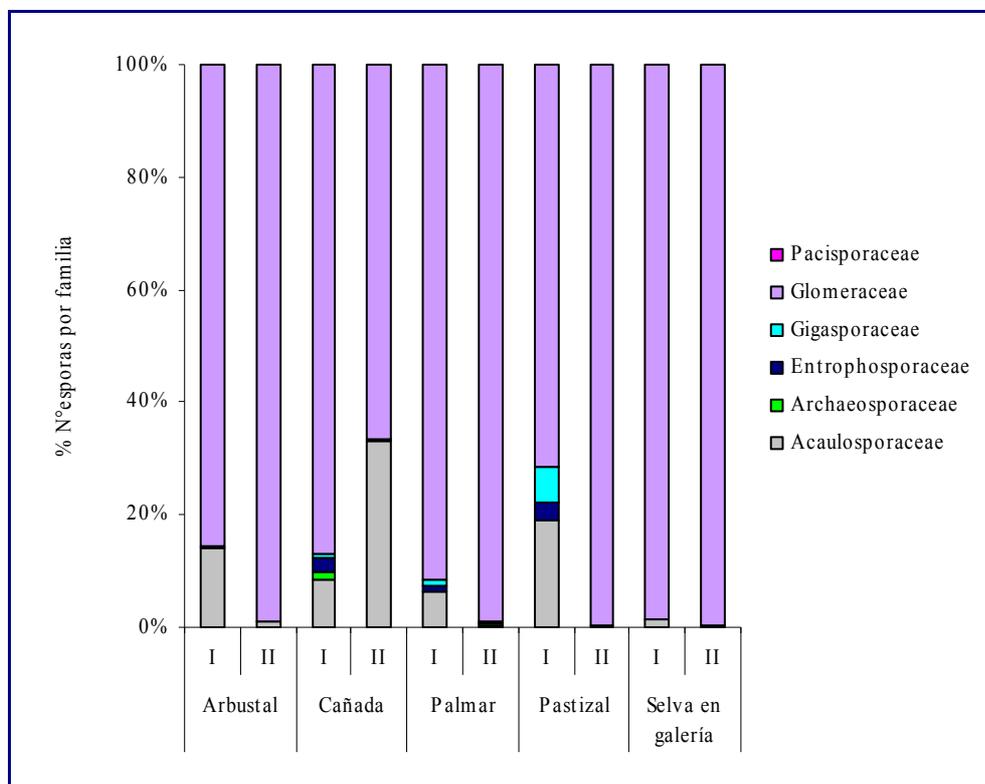


Figura 6.2. Número de esporas por familia de Glomeromycota durante los dos años de cultivo.

6.3.3. Abundancia específica de hongos arbusculares

Se registraron 34 taxa de Glomeromycota, de las cuales en el primer año del cultivo se recuperaron 32 especies de hongos arbusculares y 26 en el segundo año (94% y 76% respectivamente) (Tabla 6.1).

Algunas especies de hongos arbusculares se encontraron presentes en todas las macetas analizadas durante el primer año: *Glomus etunicatum*, *Acaulospora delicata*, *G. clarum*, *Glomus* sp., *G. claroideum*, *G. microaggregatum*, *G. mosseae* y *A. dilatata* (ordenadas según abundancia decreciente). Las especies *G. etunicatum*, *G. claroideum* y *G. microaggregatum* también estuvieron presentes en todas las situaciones durante el segundo año de cultivo.

Las especies *Acaulospora* sp. 2, *Scutellospora dipapillosa*, *Scutellospora* sp. 2, *A. spinosa*, *A. foveata*, *A. elegans* y *Gigaspora rosea* estuvieron presentes sólo en el primer año de cultivo, mientras que el segundo año permitió la esporulación de *G. intraradices* y *G. coronatum* que no habían sido registradas previamente.

Tabla 6.1. Abundancia específica de hongos arbusculares identificadas para cada una de las situaciones en los dos años de cultivo trampa.

Los datos son promedio de 9 repeticiones. ARB: arbustal; CAN: cañada; PAL: palmar; PAZ: pastizal; SG: selva en galería.

AMF especies	I° Año de cultivo					II° Año de cultivo				
	ARB	CAN	PAL	PAZ	SG	ARB	CAN	PAL	PAZ	SG
<i>Glomus etunicatum</i>	366,28	8,33	32,44	3,72	20,89	405,4	78,37	87,53	170,37	457,47
<i>Acaulospora delicata</i>	55,72	0,55	1,22	2,55	0,78	0,30		0,23	0,58	0,58
<i>Glomus clarum</i>	33,28	3,94	0,22	0,61	111,11	229,99		22,9	0,79	53,95
<i>Glomus</i> sp.	19,61	11,61	15,78	15,28	17,83	3,7	6	9,41	7,89	7,63
<i>Glomus claroideum</i>	7,61	0,17	0,78	0,17	0,55	15,05	8,47	41,41	116,21	211,10
<i>Glomus microaggregatum</i>	3,72	0,78	2,39	0,83	0,67	0,20	0,26	0,29	0,42	0,37
<i>Glomus mosseae</i>	1,67	0,17	1,78	0,5	0,22	4,75	0,42		0,26	3,10
<i>Acaulospora dilatata</i>	0,78	0,5	1,22	1,61	0,28		46,84			1
<i>Acaulospora entreriana</i>	12,61		0,28		0,28	4,75			0,42	
<i>Entrophospora infrequens</i>	1,44	0,72	0,72	0,89		0,5				
<i>Acaulospora</i> sp. 2	0,22		0,5	0,44	0,89					
<i>Acaulospora scrobiculata</i>	0,22	0,5	0,22							0,26
<i>Acaulospora mellea</i>	0,22	0,22	0,17			0,65			0,37	0,16
<i>Acaulospora bireticulata</i>	0,28	0,68				0,20				
<i>Aff. Intraspora</i>	0,22	0,39				0,20		0,23		0,26
<i>Scutellospora dipapillosa</i>	0,22	0,17								
<i>Scutellospora</i> sp. 2	0,78		0,22							
<i>Scutellospora biornata</i>	0,17			0,39			0,16			
<i>Gigaspora</i> sp. 2			0,22	0,67		0,60		0,29	0,68	
<i>Scutellospora gilmorei</i>			0,17	0,61		0,55				
<i>Gigaspora</i> sp. 1	0,28					0,20				
<i>Acaulospora spinosa</i>	0,22									
<i>Glomus constrictum</i>	0,22									
<i>Pacispora</i> sp. 2	0,22					0,20				0,26
<i>Acaulospora rhemii</i>				0,67				0,23		
<i>Glomus tortuosum</i>				0,44		0,2			0,26	
<i>Acaulospora laevis</i>				0,28				0,29	0,31	
<i>Acaulospora foveata</i>				0,22						
<i>Scutellospora</i> sp. 1				0,22				0,29		

<i>Acaulospora</i> sp. 1		0,28	3	
<i>Glomus intraradices</i>				120,37
<i>Glomus coronatum</i>			4,90	
<i>Acaulospora elegans</i>	0,17			
<i>Gigaspora rosea</i>	0,17			

6.3.4. Índices de diversidad

Los valores de los índices H' , S y J' fueron mayores durante el primer año de cultivo en todos los sitios analizados (Figura 6.3).

Los índices H' y S fueron significativamente mayores en el primer año para las macetas con inóculo proveniente de la cañada y el palmar comparándolos con el segundo período de vegetación. En las otras situaciones también se evidenciaron valores mayores aunque estas diferencias no fueron significativas.

La equidad fue el componente del índice H' que exhibió menores diferencias en los dos años analizados, siendo la cañada el sitio que presentó la mayor variación.

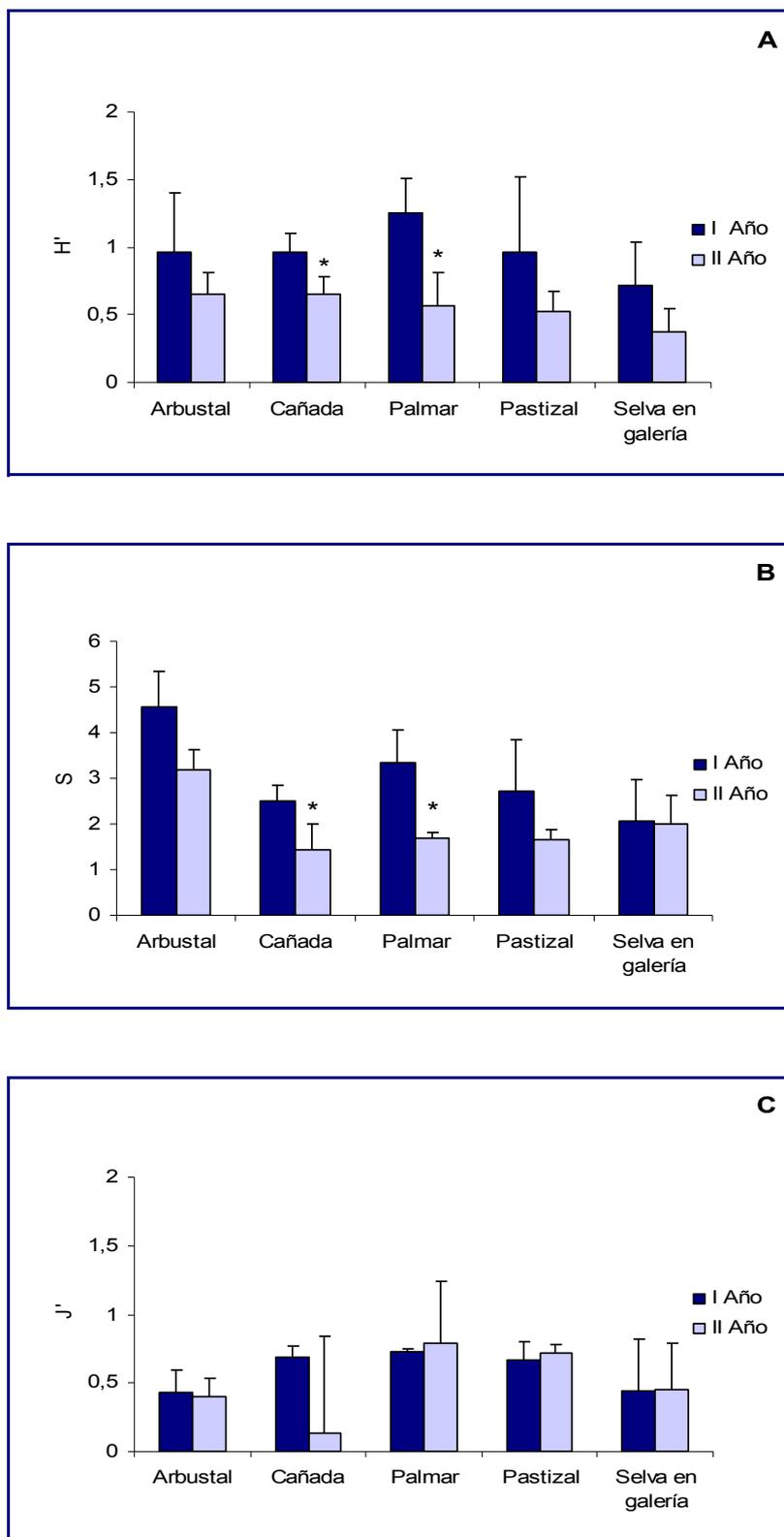


Figura 6.3. Índices de diversidad para cada una de las situaciones muestreadas en los dos años de cultivo. **A.** Índice de Shannon-Weaver (H). **B.** Riqueza específica (S). **C.** Equidad (J'). Barras de error DS. Los datos son promedio de 9 repeticiones. Asteriscos denotan diferencias al comparar el mismo sitio en los dos años usando un test de Fisher's LSD ($P < 0.05$).

6.4. DISCUSIÓN

La abundancia total de esporas en todas los tratamientos fue mayor en el segundo año de cultivo, estos valores resultan esperables ya que el número de esporas incluye tanto estructuras de formación reciente, como así también esporas formadas en períodos anteriores, las que son morfológicamente indistinguibles.

Varios autores señalan que los aislamientos basados en cultivos trampa permiten la recuperación de mayor cantidad de especies de Glomeromycota que el análisis directo de las muestras traídas del campo (Miller et al. 1985; An et al. 1990; Watson & Milner 1996; Stutz & Morton 1996; Oehl et al 2004).

En el Parque Nacional El Palmar se identificaron un total de 55 taxa de Glomeromycota (ver Capítulo III, Sección 3.3). En el presente capítulo, el empleo de la metodología de plantas trampa permitió recuperar 34 especies, lo que corresponde al 61% del total de especies identificadas, de las cuales 7 especies (12%) no habían sido previamente registradas en las muestras de campo. Entre estas se encuentran: *Acaulospora entreriana* (especie nueva para la ciencia, Velázquez et al. 2008), *A. elegans*, *Acaulospora* sp. 2, *Glomus tortuosum*, *Gigaspora rosea*, *Gigaspora* sp. 1 y *Scutellospora* sp. 2.

El uso de diferentes especies vegetales en el cultivo influencia notablemente la propagación y esporulación de los hongos formadores de micorrizas arbusculares (Bever et al. 1996, 2001). La duración de los cultivos trampa en invernáculo por 24 meses y el consorcio de tres especies vegetales han influenciado en el número de especies registradas tal como lo sugirieron Oehl et al. (2003b, 2004).

Teniendo en cuenta que el ensayo duró dos años, y que se registraron 34 taxa de Glomeromycota, en el primer año de cultivo se recuperaron 32 especies (94%), mientras que en el segundo año se encontraron 26 taxa (76%), lo que resulta en una disminución del 18% del total de las especies. Por el contrario Oehl et al. (2004) reportaron un incremento del 50% de las especies registradas durante el segundo año del cultivo y Stutz & Morton (1996) indicaron un 25% de incremento en el número de especies luego de finalizar el primer año de cultivo.

Diversos autores (Land et al. 1993; Kurle & Pflieger 1996; Jansa et al. 2002b; Oehl et al. 2003b) han sugerido que el mantenimiento de los cultivos trampa durante 24 meses bajo condiciones de luz y temperatura controlada, favorece la esporulación de las especies en diferentes períodos a lo largo del cultivo. Sin embargo nosotros observamos que las especies mostraron un *continuum* a lo largo de los dos años de cultivo, en los que sí se observó un cambio en sus valores de abundancia.

Entre las especies de Glomeromycota, se conoce que existen diferencias en el tiempo requerido para formar esporas (Gazey et al. 1992). Sieverding (1991) señaló que algunas especies son capaces de producir estas estructuras reproductivas muy temprano, es decir a partir de 3-4 semanas luego de la colonización primaria de la raíz, mientras que otras especies de Glomeromycota requieren más de 6 meses para iniciar este proceso.

Los porcentajes de las familias de Glomeromycota reportados para el primer año de cultivo, reflejan una distribución similar al de las muestras analizadas del suelo traído directamente del campo. La mayor contribución corresponde a las familias Acaulosporaceae y Glomeraceae (67%) seguido de la Gigasporaceae (23%) y en menor medida las Archaeosporaceae, Entrophosporaceae y Pacisporaceae (en total el 10%). Sin embargo es importante resaltar que estos porcentajes variaron durante el segundo año del ensayo. La familia Glomeraceae (97%) fue dominante teniendo en cuenta su abundancia en todos los sitios, mientras que el resto de las familias presentaron en total recuentos de esporas menores al 3%. Esto puede atribuirse a que ciertas especies de hongos micorrícicos pueden competir con éxito e inhibir la reproducción de otras especies de Glomeromycota, considerando el pequeño volumen de las macetas trampa (Sieverding 1991). La dominancia de especies de *Glomus* en aislamientos a partir de suelo diluido como fuente de inóculo ya fue observada por Brundrett et al. (1999), y en dicho trabajo los autores consideran que este procedimiento selecciona las especies de hongos arbusculares más infectivos. Schalamuk & Cabello (2010) observaron también dominancia de la familia Glomeraceae en cultivos trampa usando suelo diluido como fuente de inóculo.

En nuestro experimento *Glomus etunicatum* y *G. clarum* fueron las especies que dominaron las muestras, considerando su mayor abundancia de esporas y estuvieron presentes en todos los sitios durante los dos períodos analizados. En el segundo período *G. claroideum* aumentó su abundancia y *G. intraradices* esporuló con altos valores para la selva en galería. Miembros de la familia Glomeraceae descritos a menudo como dominantes en agroecosistemas (Blaszkowski 1993; Land et al. 1993; Talukdar & Germida 1993; Kurlle & Pflieger 1996; Jansa et al. 2002b) han sido reportados por Oehl et al. (2003b) como los primeros en esporular. Las especies *G. etunicatum* y *G. clarum* son altamente competitivas y su dominancia en los cultivos trampa ha sido confirmada por diversos autores (Tchabi et al. 2008; Schalamuk & Cabello 2010).

Oehl et al. (2004) indicaron que las especies de Acaulosporaceae esporulan al principio del segundo año del cultivo. En contraposición nosotros encontramos una disminución en el número de especies de *Acaulospora* en el segundo año.

En nuestro ensayo se registró una disminución de las Gigasporaceae para el segundo año del cultivo, estos resultados difieren con lo reportado por Lee & Koske (1994b) quienes encontraron un incremento en la abundancia de *Gigaspora gigantea*, luego de pasar por un período en invernáculo. De igual manera Oehl et al. (2004) sugieren que estas especies esporulan al final del cultivo.

Los índices de diversidad fueron menores a los hallados en las muestras analizadas de campo y disminuyeron a su vez a lo largo del tiempo de cultivo. En los cultivos trampa los mayores valores de diversidad correspondieron a la cañada y los menores en la selva en galería. Stutz & Morton (1996) también evidenciaron un menor número de especies en los cultivos trampa comparándolo con las muestras de campo.

El empleo de cultivos trampa en este trabajo contribuyó tanto a la recuperación de especies no registradas previamente como así también a la multiplicación del inóculo inicial para poder completar la descripción de la diversidad de hongos formadores de micorrizas arbusculares en el Parque Nacional El Palmar.

6.5. CONCLUSIONES

- El empleo de cultivos trampa usando un consorcio de plantas hospedadoras contribuyó a un mejor conocimiento de la diversidad de Glomeromycota del área al recuperar las especies de: *Acaulospora elegans*, *Acaulospora* sp. 2, *Gigaspora rosea*, *Gigaspora* sp. 1, *Glomus tortuosum*, *Scutellospora* sp. 1 no registradas de muestras de campo.
- Este ensayo permite identificar a *Acaulospora entreriana* como una nueva especie de hongo micorrízico arbuscular para la ciencia.
- Los cultivos trampa revelaron valores menores respecto a los índices de diversidad reportados en las muestras traídas directamente del campo, por lo que no resultan propicios para realizar un análisis de la diversidad de hongos arbusculares, pero sí constituyen una herramienta complementaria para el estudio taxonómico de este grupo de microorganismos.

DISCUSIÓN GENERAL

La propuesta de este estudio de tesis fue analizar las comunidades de Glomeromycota del Parque Nacional El Palmar dadas sus características de área natural protegida para preservar *in situ*, según el artículo 8 del Convenio sobre Diversidad Biológica, la diversidad de hongos micorrícicos arbusculares.

Se encontró que los hongos formadores de micorrizas arbusculares estuvieron presentes en todos los sitios analizados del Parque Nacional El Palmar –arbustal, cañada, palmar, pastizal y selva en galería- asociados a las raíces de las especies vegetales que dominan el paisaje del Parque.

De las 700 especies vegetales registradas en el Parque (Biganzoli et al. 2001), se seleccionaron 103 especies por ser las más representativas en cada sitio estudiado. El 88 % de las plantas analizadas, pertenecientes a 42 familias botánicas, estuvieron asociadas con micorrizas arbusculares. Esta proporción de plantas colonizadas coincide con una revisión realizada por Wang & Qiu (2006) quienes registraron los resultados de 3617 especies de plantas pertenecientes a 263 familias incluyendo Angiospermas, Gimnospermas, Peridófitas y Briófitas, de las cuales el 80% de las especies y el 92% de las familias estudiadas presentaron dicha asociación. En nuestros estudios la morfología tipo-*Arum* resultó ser ampliamente dominante (90% de especies vegetales examinadas), mientras que el tipo-*Paris* se encontró en sólo tres especies. El 10% de las especies vegetales no presentaron asociación micorrícica, no pudiéndose relacionar este hecho con el hábito de vida de las plantas, ya que entre estas especies se encontraban plantas acuáticas, terrestres y epífitas. Tampoco se encontró relación entre el no-micotrofismo de estas plantas con su identidad botánica. Estos resultados contribuyen a ampliar el conocimiento de la micotrofia de la vegetación nativa como así también los principales tipos que la conforman y se suman a los reportes previos realizados por Becerra et al. (2007) en las Yungas, Menoyo et al. (2007) en bosques de *Polylepis* y por Fracchia et al. (2009) en bosques del Chaco Serrano. Estos estudios previos y los nuestros sirven para configurar la distribución de patrones de colonización de nuestro país como sigue: tipo-*Arum* dominante en

bosques del Chaco Serrano y en el Parque Nacional El Palmar, tipo-*Paris* dominante en las Yungas y en bosques de *Polylepis*.

Considerando la heterogeneidad ambiental estudiada de las 5 fisonomías vegetales del Parque, el porcentaje de plantas vasculares asociadas con hongos micorrícicos presentó diferencias entre los sitios. La sabana de palmeras fue el sitio en donde se registraron los mayores porcentajes de plantas micorrizadas (96%), seguido en orden decreciente por el pastizal (94%), arbustal (91%), cañada (90%) y por último los valores más bajos fueron encontrados en la selva en galería (70%).

En la actualidad se reconoce ampliamente que los hongos micorrícicos arbusculares contribuyen sustancialmente a la supervivencia, no sólo de plantas individuales, sino que tienen también un marcado efecto en toda la comunidad vegetal (Grime et al. 1987; Gange et al. 1990; Sanders & Koide 1994), pudiendo decir que la vegetación del Parque presenta dependencia micorrícica en sentido evolutivo y ecológico de acuerdo a la propuesta de Trappe (1987). En sentido evolutivo, las plantas necesitan micorrizarse para sobrevivir y continuar la especie mientras que en sentido ecológico necesitan asociarse a hongos micorrícicos arbusculares para competir y reproducirse en las distintas fisonomías del Parque Nacional El Palmar.

Con respecto a la diversidad de Glomeromycota dentro del Parque, 55 especies de hongos arbusculares han sido identificados tanto del análisis directo de las muestras traídas del campo, como así también del análisis de esporas obtenidas de cultivos trampa. Esta riqueza de especies resulta elevada si consideramos que Cabello & Irrazabal (2004) recopilaron información acerca de 46 taxa de Glomeromycota para todo el territorio nacional. En estos últimos años y la contribución de nuestros estudios sobre diversidad de hongos arbusculares en el Parque Nacional elevan esta cifra a 74 especies de hongos micorrícicos arbusculares.

La familia Acaulosporaceae fue dominante en el Parque considerando su abundancia y riqueza (18 taxa identificados). Seis especies (40%) de *Acaulospora* fueron registradas por primera vez en el país -*A. dilatata*, *A. elegans*, *A. foveata*, *A. nicolsonii*, *A. rehmi*, *A. tuberculata*- y *A. entreriana* fue descrita por primera vez para la ciencia. Nuestros resultados muestran que el Parque Nacional El Palmar es el área con mayor riqueza de Acaulosporaceae

reportado para el país. Las especies de *Acaulospora* han sido ampliamente citadas como dominantes en ecosistemas naturales (Li et al. 2003; Zhao et al. 2003; Tao et al. 2004). Lovelock et al. (2003) observaron altos porcentajes de Acaulosporaceae (58%) en Bosques tropicales de Costa Rica. Trabajos previos realizados por Lugo & Cabello (1999) y Lugo et al. (1999) reportaron 7 especies de *Acaulospora* en pastizales de altura en la provincia de Córdoba. Dentro del Parque, las Acaulosporaceae estuvieron presentes en todos los sitios analizados con altos valores de abundancia. Representantes de esta familia fueron también analizados estacionalmente. Aquellas especies que presentaron altos valores de abundancia como *A. dilatata* y *A. mellea* exhibieron tasas más altas de esporulación en los meses de otoño/invierno, y *A. delicata* en los meses de primavera/verano. El resto de las especies: *A. bireticulata*, *A. denticulata*, *A. excavata*, *A. laevis*, *A. nicolsonii*, *A. scrobiculata*, *A. spinosa* y *Acaulospora* sp. 2 presentaron bajos valores de abundancia durante todo el año; y las especies de *A. lacunosa* y *A. tuberculata* fueron registradas sólo en una estación.

Glomeraceae fue otra familia con alta representatividad dentro del Parque, analizando también su abundancia y riqueza (16 taxa identificados). Esta familia siempre es abundante en suelos disturbados principalmente en agroecosistemas (Zhang et al. 1988; Zhang et al. 1994; Vestberg 1995; Oehl et al. 2003b, Gai et al. 2004; Schalamuk et al. 2006). El hallazgo de *Glomus constrictum*, *G. diaphanum* y *G. glomerulatum* contribuyen a ampliar la diversidad conocida para nuestro país. Las especies de *Glomus* fueron abundantes en las muestras de la cañada y la selva en galería. Algunas de las especies tales como –*G. aggregatum*, *G. ambisporum*, *G. constrictum*, *G. coronatum*, *G. diaphanum*, *G. dimorphicum*, *G. glomerulatum*, *G. intraradices* y *G. microaggregatum*– estuvieron presentes todo el año y con bajos valores de abundancia; especies con alta abundancia como: *G. claroideum* y *G. mosseae* esporularon en los meses de otoño/invierno y *G. clarum*, *G. etunicatum*, *G. fasciculatum* y *Glomus* sp 1 esporularon en primavera/verano.

La familia Gigasporaceae, estuvo representada en El Parque con 15 especies de las cuales 6 correspondieron a *Gigaspora* y 9 a *Scutellospora*. Las especies: *G. candida*, *S. calospora* y *S. coralloidea* son registradas por primera vez en Argentina. La mayor abundancia de esta familia se registró en el

pastizal, seguida por las muestras provenientes del palmar, arbustal con escasa representividad en las muestras de la cañada y ningún registro en la selva en galería. Las especies de *G. gigantea*, *G. margarita*, *Gigaspora* sp. 2, *S. fulgida* y *Scutellospora* sp. 1. fueron registradas todo el año; mientras que *S. biornata*, *S. calospora*, *S. dipapillosa*, *S. gilmorei* y *S. heterogama* esporularon en los meses de otoño/invierno y *Gigaspora* sp. 1 solo fue observada en otoño.

Las restantes familias Archaeosporaceae, Entrophosporaceae, Pacisporaceae y Paraglomeraceae son las que presentaron menor riqueza específica y abundancia en el área estudiada, coincidiendo con el bajo número de especies descritas para cada una de estas familias. *Paraglomerus laccatum*, aislado en muestras provenientes del arbustal es registrado por primera vez para el país.

Sin embargo existe un denominador común en cuanto a las especies de hongos micorrícicos dominantes del Parque. Las especies de: *G. etunicatum*, *A. dilatata*, *A. scrobiculata*, *A. delicata*, *A. mellea*, *G. clarum*, *Glomus* sp 1 y *G. claroideum* se podrían considerar características teniendo en cuenta su abundancia y a que están presentes en todos los sitios.

La variación espacial en la distribución de abundancias de las comunidades de Glomeromycota dentro del Parque es compleja y depende de factores ecológicos e históricos (Grime et al. 1987). Los análisis realizados de las variables físico-químicas y la distribución de las especies dentro del Parque nos indican que las diferencias texturales en los suelos afectaría la distribución de los Glomeromycota. De este modo el palmar y el pastizal, cuyos suelos presentan altos contenidos de arena, comparten similitudes en las comunidades de hongos micorrícicos asociadas con la mayor representatividad de las Gigasporaceae y una menor contribución de Glomeraceae. Otros autores también confirman la dominancia de la Gigasporaceae en suelos sueltos (Koske & Halvorson 1981; Sylvia 1986; Koske 1987; Stürmer & Beller 1994). Las especies de Gigasporaceae producen esporas de gran tamaño, y se ha observado que la densidad de miembros de esta familia aumenta a medida que aumentan los macroagregados del suelo, inversamente, esporas con menor biovolumen, como presentan los miembros de las Glomeraceae, decrecen en este tipo de suelos (Miller & Jastrow 1992). Las Glomeraceae fueron más abundantes en el arbustal, cañada y selva en galería, estos suelos

presentan contenidos mayores de arcilla. Este mismo patrón de distribución para las especies de *Glomus* en suelos arcillosos fue observado por Egerton-Warburton & Allen (2000); Treseder & Allen (2002) y Landis et al. (2004).

Líneas de investigación futuras originadas a partir de la presente tesis

A partir de los resultados obtenidos sobre las comunidades de hongos micorrícicos del Parque Nacional El Palmar, se proponen las siguientes líneas de investigación:

i) Se debería investigar sobre la dependencia micorrícica de las poblaciones de palmera *Butia yatay*, con el propósito de brindar una mejor adaptación de las palmeras durante su rusticación y trasplante. Para este objetivo se utilizarían las especies de hongos formadores de micorrizas arbusculares que se encontraron como dominantes en la sabana de palmeras.

ii) En futuros trabajos se deberían incluir herramientas moleculares, para completar la diversidad de Glomeromycota encontrada en el suelo y poder relacionar esta variabilidad de especies de hongos arbusculares con la diversidad de especies presentes en las raíces.

iii) Identificar el efecto de los factores que hacen susceptible la pérdida de diversidad vegetal del parque –fuegos, especies invasoras- sobre las especies de hongos arbusculares. De este punto también se desprende la posibilidad de comprender el efecto de la micorrización sobre las invasoras.

BIBLIOGRAFÍA

Aerts, R. (2002) The role of various types of mycorrhizal fungi in nutrient cycling and plant competition. En: van der Heijden, G.A. & Sanders, I.R. (eds) *Mycorrhizal Ecology*. Springer. Nueva York, pp. 117-131.

Ahmadsad, I. (1985) Untersuchung der Außenmyzelbildung der VA-Mykorrhiza und deren Beziehung zur Effizienz dieser Symbiose unter verschiedenen Wachstumsbedingungen bei tropischen und subtropischen Pflanzen. *Göttinger Beiträge zur Land- und Forstwirtschaft in den Tropen und Subtropen*, Heft 11. Margraf, Gaimersheim.

Ahulu, E.M.; Gollote, A.; Gianinazzi-Pearson, V. & Nonaka, M. (2006) Cooccurring plants forming distinct arbuscular mycorrhizal morphologies harbor similar AM fungal species. *Mycorrhiza* 17: 37-49.

Allen, M.F. (1991) *The ecology of mycorrhizae*. Cambridge University Press, Cambridge.

Allen, E.B. & Allen, M.F. (1986) Water relation of xeric grasses in the field: interactions of mycorrhizae and competition. *New Phytologist* 104: 559-571.

Allsopp, N. & Stock, W.D. (1993) Mycorrhizal status of plant growing in the Cape Floristic Region, South Africa. *Bothalia* 23: 91-104.

An, Z-Q.; Hendrix, J.W.; Hershman, D.E. & Henson, G.T. (1990) Evaluation of the "most probable number" (MPN) and wet-sieving methods for determining soil-borne populations of endogonaceous mycorrhizal fungi. *Mycologia* 82: 576-581.

APG II. (2003) An Update of the Angiosperm Phylogeny Group Classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society* 141: 399-436.

APN (Administración Parques Nacionales). (1994) *El Sistema Nacional de Áreas Naturales Protegidas de la República Argentina. Diagnóstico para su Desarrollo Institucional y Patrimonio Natural*. Administración de Parques Nacionales. Argentina.

Barley, K.P. (1970) The configuration of the root system in relation to nutrient uptake. *Advances in Agronomy* 22: 159-201.

- Batthacharjee, M.; Mukerji, K.G.; Tewari, J.P. & Skoropad, W.P. (1982)** Structure and hyperparasitism of a new species of *Gigaspora*. Transactions British Mycological Society 78 (1): 184-188.
- Bécard, G. & Piché, Y. (1992)** Establishment of vesicular-arbuscular mycorrhiza in root organ culture: review and proposed methodology. En: Norris, J.R.; Read, D.J. & Varma, A.K. (eds) Methods in Microbiology, vol 14. Academic, London, pp. 89-108.
- Becerra, A. (2006)** Estado micorrícico de los bosques de *Alnus acuminata* Kunth y de su vegetación asociada en dos zonas del noroeste argentino. Tesis doctoral. Universidad Nacional de Córdoba. Argentina.
- Becerra, A. & Cabello, M. (2008)** Hongos micorrícicos arbusculares presentes en bosques de *Alnus acuminata* (Betulaceae) de la Yunga Argentina. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 43 (3-4): 197-203.
- Becerra, A.; Cabello, M. & Chiarini, F. (2007)** Arbuscular mycorrhizal colonization of vascular plants from the Yungas forests, Argentina. Annals of Forest Science 64: 765-772.
- Becerra, A.G.; Cabello, M.; Zak, M.R.; Bartoloni, N. (2009)** Arbuscular mycorrhizae of dominant plant species in Yungas forests, Argentina. Mycologia 101 (5): 612-621.
- Bentivenga, S.P. & Hetrick, B.A. (1992)** Seasonal and temperature effects on mycorrhizal activity and dependence of cool and warm-season tallgrass prairie grasses. Canadian Journal of Botany 70: 1569-1602.
- Bermudes, D. & Benzina, D.H. (1989)** Fungi in neotropical epiphyte roots. BioSystems 23: 65-73.
- Bever, J.D. (1994)** Feedback between plants and their soil communities in an old field community. Ecology 75: 1965-1977.
- Bever, J.D.; Morton, J.B.; Antonovics, J. & Schultz, P.A. (1996)** Host-dependent sporulation and species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in a mown grassland. Journal of Ecology 84: 71-82.
- Bever, J.D.; Schultz P.A.; Pringle, A. & Morton, J.B. (2001)** Arbuscular mycorrhizal fungi: more diverse than meets the eye, and the ecological tale of why. BioScience 51: 923-931.

- Bhardwaj, S.; Dudeja, S.S. & Khurana, A.L. (1997)** Distribution of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi in the natural ecosystem. *Folia Microbiologica* 42: 589-594.
- Biganzoli, F.; Batista, W.B.; Burkart, S.E.; Goveto, L. & Maranta, A. (2001)** La diversidad florística del Parque Nacional El Palmar: contribución de diferentes ambientes de sabana. 1ra Reunión Binacional Argentino-Chilena de Ecología, XX Reunión Argentina de Ecología y X Reunión de la Sociedad de Ecología de Chile, San Carlos de Bariloche, Argentina.
- Blaszkowski, J. (1993)** Comparative studies on the occurrence of arbuscular fungi and mycorrhizae (Glomales) in cultivated and uncultivated soils of Polan. *Acta Mycologica* 28: 93-140.
- Blaszkowski, J. (1994)** Arbuscular fungi and mycorrhizae (Glomales) of the Hel Peninsula, Poland. *Mycorrhiza* 5: 71-88.
- Blaszkowski, J.; Madej, T. & Tadych, M. (1988)** *Entrophospora baltica* sp. nov. and *Glomus fuegianum*, two species in the Glomales from Poland. *Mycotaxon* 68: 165-184.
- Bonfante-Fasolo, P. & Fontana, A. (1985)** VAM fungi in *Ginkgo biloba* roots: their interactions at the cellular level. *Symbiosis* 1: 53-67.
- Börstler, B.; Renker, C.; Kahmen, A. & Buscot, F. (2006)** Species composition of arbuscular mycorrhizal fungi in two mountain meadows with differing managements types and levels of plant biodiversity. *Biology and Fertility of Soils* 42: 286-298.
- Bouyocus, B.J. (1962)** Hydrometer method improved for making particle size analysis of soil. *Agronomy Journal* 54:464-465.
- Bowen, G.D. (1980)** Misconceptions, concepts, and approaches in rhizosphere biology. En: Ellwood, D.C.; Latham, M.J.; Hedger, J.N.; Lynch, J.N. & Slater, J.M. (eds) *Contemporary Microbial Ecology*. Academic Press, London, pp. 283-304.
- Braun-Blanquet, J. (1928)** *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde*. Springer, Berlin Heidelberg. Nueva York.
- Braunberger, P.G.; Abbott, L.K. & Robson, A.D. (1994)** The effect of rain in the rain in the dry season on the formation of vesicular-arbuscular mycorrhizas in the growing season of annual clover-based pastures. *New Phytologist* 127: 107-114.

- Bray, R.H. & Kurtz, L.T. (1945)** Determination of total organic and available forms of phosphorus in soil. *Soil Science* 59: 39-45.
- Bremner, J.M. & Mulvaney, C.S. (1982)** Nitrogen-total. En: Page, A.L. (ed.) *Methods of soil analysis. Part II.* American Society of Agronomy: Soil Science Society of America, Madison, Wisc.
- Brundrett, M. (1991)** Mycorrhizas in natural ecosystems. *Advances in Ecological Research* 21: 171-262.
- Brundrett, M.C.; Abbot, L.K. & Jasper, D.A. (1999)** Glomalean fungi from tropical Australia. I. Comparison of the effectiveness of isolation procedures. *Mycorrhiza* 8: 305-314.
- Brundrett, M.; Beegher, N.; Dell, B.; Groove, T. & Malajczuk, N. (1995)** Mycorrhizal associations in the Alligator Rivers Region. Part II. Results of experiments. Final report, Office of the Supervising Scientist, Jabiru NT.
- Brundrett, M.C. & Kendrick, B. (1988)** The mycorrhizal status, root anatomy and phenology of plants in a sugar maple forest. *Canadian Journal of Botany* 66: 1153-1173.
- Brundrett, M. & Kendrick, B. (1990a)** The roots and mycorrhizas of herbaceous woodlands plants. I. Quantitative aspects of morphology. *New Phytologist* 114: 457-468.
- Brundrett, M. & Kendrick, B. (1990b)** The roots and mycorrhizas of herbaceous woodlands plants. II. Structural aspects of morphology. *New Phytologist* 114: 469-479.
- Brundrett, M.; Melville, L. & Peterson, L. (1994)** *Practical Methods in Mycorrhizal Research.* Mycologue Publications. Univ. of Guelph, Guelph, Ontario, Canada.
- Burrows, R.L. & Pflieger, F.L. (2002)** Host responses to AMF from plots differing in plant diversity. *Plant and Soil* 240: 169-179.
- Cabello, M.N. (1997)** Hydrocarbon pollution: its effect on native arbuscular mycorrhizal fungi (AMF). *FEMS Microbiology Ecology* 22: 233-236.
- Cabello, M.N. (2001)** Fungi in bioremediation. En: Gadd, G.M. (ed.) Cambridge University Press, pp. 481.
- Cabello, M.; Gaspar, L. & Pollero, R. (1994)** *Glomus antarcticum* sp. nov., a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus from Antarctica. *Mycotaxon* 51: 123-128.

- Cabello, M.N. & Irrazabal, G.B. (2004)** Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) from Argentina: an up-dated review. *Current Trends in Microbiology* 1: 135-138.
- Cabrera, A.L. (1976)** *Regiones Fitogeográficas Argentinas*. Editorial Acme SACI. Buenos Aires.
- Calow, P. (1998)** *The encyclopedia of ecology and environmental management*. Blackwell Sc. Oxford, pp. 805.
- Cardoso, I. & Kuyper, T.W. (2006)** Mycorrhizas and tropical soil fertility. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 116: 72-84.
- Carey, P.D.; Fitter, A.H. & Watkinson, A.R. (1992)** A field study using the fungicide benomyl to investigate the effect of mycorrhizal fungi on plant fitness. *Oecologia* 90: 550-555.
- Carrillo, R.; Godoy, R. & Peredo, H. (1992)** Simbiosis micorrícica en comunidades boscosas de Valle Central en el sur de Chile. *Bosque* 13: 57-67.
- Cavagnaro, T.R.; Gao, L.-L. & Smith, S.E. (2001a)** Morphology of arbuscular mycorrhizas is influenced by fungal identity. *New Phytologist* 151: 469-475.
- Cavagnaro, T.R.; Gao, L.-L.; Smith, F.A. & Smith, S.E. (2001b)** Morphology of arbuscular mycorrhiza is influenced by fungal identity. *New Phytologist* 151: 469-475.
- Cavalier-Smith, T. (1998)** A revised six-kingdom system of life. *Biological Reviews* 73: 203-266.
- Coleman, D.C.; Odum, E.P. & Crossley, D.A. (1992)** Soil biology, soil ecology and global change. *Biology and Fertility of Soils* 14: 104-111.
- Cooper, K.M. (1984)** Physiology of VA mycorrhizal associations. En: Powell, C.L. & Bagyaraj, D.J. (eds) *VA Mycorrhiza*. CRC Press, Boca Raton, pp. 155-186.
- Covacevich, F. & Echeverría, H.E. (2008)** Mycorrhizal occurrence and responsiveness of tall fescue and wheatgrass are affected by the source of phosphorus fertilizer and fungal inoculation. *Journal of Plant Interactions*. En prensa.
- Cuenca, G.; De Andrade, Z. & Escalante, G. (1998a)** Diversity of Glomalean spores from natural, disturbed and revegetated communities growing on nutrient-poor tropical soil. *Soil Biology and Biochemistry* 30: 711-719.

- Cuenca, G.; De Andrade, Z. & Escalante, G. (1998b)** Arbuscular mycorrhizae in the rehabilitation of fragile degraded tropical lands. *Biology and Fertility of Soils* 26: 369-377.
- Curl, E.A. & Truelove, B. (1986)** *The Rhizosphere*. Springer-Verlag. Berlín.
- De Mars, B.G. & Boerner, R.E.J. (1995)** Mycorrhizal dynamics of three woodland herbs of contrasting phenology along topographic gradients. *American Journal of Botany* 82: 1426-1431.
- Dhillon, S.S. & Friese, C.F. (1994)** The occurrence of mycorrhizas in prairies: application to ecological restoration, proceedings of the 13th North American Prairie Conference, University of Windsor Press, Windsor, Canada.
- Dhillon, S.S. & Zak, J.C. (1993)** Microbial dynamics in arid ecosystems desertification and the potencial role of micorrizas. *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 253-270.
- Dickson, S. (2004)** The *Arum-Paris* continuum of mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist* 163: 187-200.
- Digby, J.P.N. & Kempton, R.A. (1987)** Multivariate analysis of ecological communities. En: Chapman, E. & Hall, W. (eds) London Press, UK.
- Douds, D.D. & Millner, P. (1999)** Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74: 77-93.
- Egerton-Warburton, L.M. & Allen, E.B. (2000)** Shifts in arbuscular mycorrhizal communities along an anthropogenic nitrogen deposition gradient. *Ecological Applications* 10: 484-496.
- Elliot, E.T. & Coleman, D.C. (1988)** Let the soil work for us. *Ecological Bulletins* 39: 23-32.
- Eom, A.H.; Hartnett, D.C. & Wilson, G.W.T. (2000)** Hots plant species effects on arbuscular mycorrhizal fungal communities in tallgrass prairie. *Oecologia* 122: 435-444.
- Fitter, A.H. (2001)** Specificity, links and networks in the control of diversity in plant and microbial communities. En: Press, M.C.; Hontly, N.J. & Levin, S. (eds) *Mycorrhizal functioning. Ecology: achievement and challenge*. Blackwell Scientific Publication Ltd. Oxford, pp. 95-114.
- Fitter, A.H.; Newsham, K.K. & Merryweather, J.W. (1996)** Diversity and function of arbuscular mycorrhizas in natural ecosystems. En: Azcón-Aguilar, C.

& Barea, J.M. (eds) Mycorrhizas in integrated systems: From genes to plant development, European Commission, Brussels, Belgica, pp. 58-62.

Fontenla, S.; Godoy, R.; Rosso, P. & Havrylenko, M. (1998) Root associations in *Austrocedrus chilensis* forests and seasonal dynamics of arbuscular mycorrhizas. *Mycorrhiza* 8: 29-33.

Fontenla, S.; Punteri, J. & Ocampo, J.A. (2001) Mycorrhizal associations in the Patagonian steppe, Argentina. *Plant and Soil* 233: 13-29.

Foster, R.C. & Bowen, G.D. (1982) Plant surfaces and bacterial growth: The rhizosphere and rhizoplane. En: Mount, R. & Lacey, C. (eds) *Phytopathogenic Prokaryotes*. Academic Press, New York, pp. 159-185.

Fracchia, S.; Aranda, A.; Gopar, A.; Silvani, V.; Fernandez, L. & Godeas, A. (2009) Mycorrhizal status of plants species in the Chaco Serrano Woodland from Central Argentina. *Mycorrhiza* 19: 205-214.

Fracchia, S.; Scervino, J.M.; Menéndez, A. & Godeas, A. (2003) Isolation, culture and development of *Entrophospora schenckii*, a vesicular arbuscular mycorrhizal fungus. *Nova Hedwigia* 77: 383-387.

Francis, R. & Read, D.J. (1984) Direct transfer to carbon between plants connected by vesicular-arbuscular mycelium. *Nature* 307: 53-56.

Fuchs, B. & Haselwandter, K. (2004) Red list plants: colonization by arbuscular mycorrhizal fungi and dark septate endophytes. *Mycorrhiza* 14: 277-281.

Gai, J.P.; Feng, G. & Li, X.L. (2004) Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in field soils from north China. *International Journal of Biological Science* 12: 435-440.

Galeano, E. (2003) Úselo y tírelo. El mundo visto desde una ecología Latinoamérica. 7° ed. Buenos Aires. Editorial Planeta, pp. 20.

Gallaud, I. (1905) Études sur les mycorrhizas endotrophes. *Révue Générale de Botanique* 17: 5-48.

Gange, A.C.; Brown, V.K. & Farmer, L.M. (1990) A test of mycorrhizal benefit in an early successional plant community. *New Phytologist* 115: 85-91.

Gazey, C.; Abbot, L.K. & Robson, A.D. (1992) The rate of development of mycorrhizas affects the onset of sporulation and production of external hyphae by two species of *Acaulospora*. *Mycological Research* 96: 643-650.

- Gemma, J.N. & Koske, R.E. (1988)** Seasonal variation in spore abundance and dormancy of *Gigaspora gigantea* and in mycorrhizal inoculum potential of a dune soil. *Mycologia* 80: 211-216.
- Gemma, J.N.; Koske, R.E. & Carreiro, M.M. (1989)** Seasonal dynamics of selected species of VA-mycorrhizal fungi in a sand dune. *Mycological Research* 92: 317-321.
- Gemma, J.N.; Koske, R.E. & Habte, M. (2002)** Mycorrhizal dependency and endangered Hawaiian plant species. *American Journal of Botany* 89: 337-345.
- Gerdemann, J.W. (1965)** Vesicular arbuscular mycorrhizas formed on maize and tulip tree by *Endogone fasciculata*. *Mycologia* 57: 562-575.
- Gerdemann, J.W. & Nicolson, T.H. (1973)** Spores of mycorrhizal *Endogone* species extracted from soil by wet sieving and decanting. *Transaction of British of Mycological Society* 84: 679-684.
- Giovannetti, M. & Gianinazzi-Pearson, V. (1994)** Biodiversity in arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycological Research* 98 (7): 7025-715.
- Giovannetti, M. & Mosse, B. (1985)** Seasonal variations of vesicular-arbuscular mycorrhizas and endogonaceous spores in a maritime sand dune. *Transactions British Mycological Society* 84: 679-684.
- Giovannetti, M.; Schubert, A.; Caverio, M.C. & Salutini, L. (1988)** Spore production by the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus monosporum* as related to host species, root colonization and plant growth enhancement. *Biology and Fertility of Soils* 6: 120-124.
- Grime, J.P.; Mackey, J.M.L.; Hillier, S.H. & Read, D.J. (1987)** Floristic diversity in a model system using experimental microcosms. *Nature* 328: 420-422.
- Godoy, R.; Romero, R. & Carrillo, R. (1994)** Status micotrófico de la flora vascular en bosques de coníferas nativas del sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 209-220.
- Guadarrama, P. & Álvarez-Sánchez, F.J. (1999)** Abundance of arbuscular mycorrhizal fungi spores in different environments in a tropical rain forest, Veracruz, Mexico. *Mycorrhiza* 8: 267-270.
- Harley, J.L. & Harley, E.L. (1987)** A check-list of mycorrhiza in the British flora. *New Phytologist* 105: 1-102.

- Harley, J.L. & Smith, S.E. (1983)** Mycorrhizal symbiosis. Academic Press, London.
- Hart, M. & Klironomos, J.N. (2002)** Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi and ecosystem functioning. En: van der Heijden, M.G.A. & Sanders, I.R. (eds) Mycorrhizal ecology: Ecological Studies 157. Berlin, Germany: Springer Verlag, pp. 225-242.
- Hart, M.M. & Reader, R.J. (2002)** Taxonomic basis for variation in the colonization strategy of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 153: 335-344.
- Hartge, K.H. & Stewart, B.A. (1995)** Soil structure: its development and function. *Advances in soil sciences*. CRC/Lewis Publishers, Boca Raton.
- Hartnett, D.C. & Wilson, G.W.T. (1999)** Mycorrhizae influence plant community structure and diversity in tallgrass prairie. *Ecology* 80: 1187-1195
- Hawksworth, D.L. (1991)** The fungal dimension of biodiversity: magnitude, significance, and conservation. *Mycological Research* 95: 641-655.
- Heilmann-Clausen, J. (2001)** A gradient análisis of communities of macrofungi and slime moulds on decaying beech logs. *Mycological Research* 99: 575-596.
- Helgason, T.; Daniell, T.J.; Husband, R.; Fitter, A.H. & Young, J.P.Y. (1998)** Ploughing up the wood-wide web? *Nature* 394: 431.
- Helgason, T.; Fitter, A.H. & Young, J.P.W. (1999)** Molecular diversity of colonizing *Hyacinthoides non-scripta* (bluebell) in a semi-natural woodland. *Molecular Ecology* 8: 659-666.
- Hibett, D.S. & Donoghue, M.J. (1998)** Integrating phylogenetic analysis and classification in fungi. *Mycologia* 90: 347-356.
- Hildebrandt, U.; Janetta, K.; Ouziad, U.; Renne, B.; Nawrath, K. & Bothe, H. (2001)** Arbuscular mycorrhizal colonization of halophytes in Central European Salt marshes. *Mycorrhiza* 10: 175-183.
- Hill, M.O. (1979)** TWINSpan. A Fortran program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes. Cornell University, Ithaca, Nueva York.
- INTA (Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria). (1985)** Carta de Suelos y Erosión de la Provincia de Entre Ríos.
- Irrazabal, G.B. (2007)** Estudio de las comunidades de hongos formadores de micorrizas arbusculares en bosques nativos de *Celtis tala*. Su influencia en el

desarrollo temprano de plántulas de tala en condiciones de invernadero. Tesis doctoral. Universidad Nacional de La Plata. Argentina.

Irrazabal, G.; Velázquez, S. & Cabello, M. (2004) Infectividad y diversidad de hongos micorrícicos arbusculares de la rizósfera de los talares de Magdalena, Provincia. de Buenos Aires, Argentina. Boletín Micológico 19: 49-57.

Jacquelinet-Jeanmougin, S. & Gianinazzi-Pearson, V. (1983) Endomycorrhizas I the Gentianaceae. I. The fungus associated with *Gentiana lutea* L. New Phytologist 95: 663-666.

Janos, D.P.; Sahley, C.T. & Emmons, L.H. (1995) Rodent ospersal of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in Amazonian Peru. Ecology 76: 1852-1858.

Jansa, J.; Mozafar, A.; Anken, T.; Ruh, R.; Sanders, I.R. & Frossard, E. (2002a) Diversity and structure of AMF communities as affected by tillage in a temperate soil. Mycorrhiza 12: 225-234.

Jansa, J.; Mozafar, A.; Banke, S.; McDonald, B.A. & Frossard, E. (2002b) Intra- and intersporal diversity of ITS rDNA sequences in *Glomus intradices* assessed by cloning and sequencing, and by SSCP analysis. Mycological Research 106: 670-681.

Jarstfer, A.G. & Sylvia, D.M. (1993) Inoculum production and inoculation strategies for vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. En: Metting, F.B. (ed) Soil microbial ecology applications in agriculture and environmental management. Dekker, New York, pp. 349-377.

Jasper, D.A.; Abbott, L.K.; Robson, A.D. (1993) The survival of infective hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in dry soil: an interaction with sporulation. New Phytologist 124: 473-479.

Jastrow, J.D. & Miller, R.M. (1997) Soil aggregate stabilization and carbon sequestration: feed-backs through organomineral associations. En: Lal, R.; Kimble, J.M.; Follett, R.F. & Stewart, B.A. (eds) Soil processes and the carbon cycle. CRC Press, Boca Raton, pp. 207-223.

Johnson, N.C.; Graham, J.H. & Smith., F.A. (1997) Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum. New Phytologist 135: 575-585.

- Johnson, N.C. & Pfleger, F.L. (1992)** Vesicular-arbuscular mycorrhizae and cultural stresses. En: Bethlenfalvay, G.J. & Linderman, R.G. (eds). ASA Special Publication 54: Madison, WI, USA, pp. 71-99
- Johnson, D.; Vandenkoornhuysse, P.J.; Leake, J.R.; Gilbert, L.; Booth, R.E.; Grime, J.P.; Young, J.P.W. & Read, D.J. (2003)** Plant communities affect arbuscular mycorrhizal fungal diversity and community composition in grassland microcosms. *New Phytologist* 161: 503-515.
- Joner, E.J. & Jakobsen, I. (1995)** Uptake of ³²P from labelled organic matter by mycorrhizal and non-mycorrhizal subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.). *Plant and Soil* 172: 221-227.
- Jones, G.G. & Lawton, J.H. (1995)** Linking species and ecosystems. Chapman & Hall. Nueva York.
- Joshi, K.C. & Singh, H.P. (1995)** Interrelationships among VA mycorrhiza population, soil properties and root colonization capacity of soil. *Journal Indian Society Soil Science* 43: 204-207.
- Juniper, S. & Abbott, L. (1993)** Vesicular-arbuscular mycorrhizas and soil salinity. *Mycorrhiza* 4: 45-57.
- Kim, C.-K. & Weber, D.J. (1985)** Distribution of VA mycorrhiza on halophytes on in land Salt playas. *Plant and Soil* 83: 207-214.
- Klironomos, J. (2000)** Host-specificity and functional diversity among arbuscular mycorrhizal fungi. En: Bell, C.R.; Brylinsky, M. & Johnson-Green, P. (eds) *Microbial biosystems: new frontiers. Proceedings of the 8 th international symposium on microbial ecology.* Society for Microbial Ecology, Halifax, Canada, pp. 845-851.
- Klironomos, J.N. & Hart, M.M. (2002)** Colonization of roots by arbuscular mycorrhizal fungi using different sources of inoculum. *Mycorrhiza* 12: 181-184.
- Klironomos, J.N.; McCune, J.; Hart, M. & Neville, J. (2000)** The influence of arbuscular mycorrhizae on the relationship between plant diversity and productivity. *Ecology Letters* 3: 137-141.
- Koske, R.E. (1975)** *Endogone* species in Australian sand dunes. *Canadian Journal of Botany* 53: 668-672.
- Koske, R.E. (1987)** Distribution of VA mycorrhizal fungi along a latitudinal temperature gradient. *Mycologia* 79: 55-68.

- Koske, R.E. & Halvorson, W.L. (1981)** Ecological studies of vesicular-arbuscular mycorrhizae in a barrier sand dune. *Canadian Journal of Botany* 59: 1413-1422.
- Koske, R.E. & Tessier, B. (1983)** A convenient, permanent slide mounting medium. *Mycological Society of America Newsletter* 34: 1-59.
- Kubota, M.; Mc Gonigle, T.P. & Hyakumachi, M. (2005)** Co-occurrence of Arum and Paris-type morphologies of arbuscular mycorrhizae in cucumber and tomato. *Mycorrhiza* 15: 73-77.
- Kurle, J.E. & Pflieger, F.L. (1996)** Management influences on arbuscular mycorrhizal fungal species composition in a corn-soybean rotation. *Agronomy Journal* 88: 155-161.
- Land, S. & Schönbeck, F. (1991)** Influence of different soil types on abundance and seasonal dynamics of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in arable soils of North Germany. *Mycorrhiza* 1: 39-44.
- Land, S.; von Alten, H. & Schönbeck, F. (1993)** The influence of host plant, nitrogen fertilization and fungicide application on the abundance and seasonal dynamics of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in arable soils of northern Germany. *Mycorrhiza* 2: 157-166.
- Landis, F.C.; Gargas, A. & Givnish, T.J. (2004)** Relationships among arbuscular mycorrhizal fungi, vascular plants and environmental condition in oak savannas. *New Phytologist* 164: 493-504.
- Lange Ness, R.L. & Vlek, P.L.G. (2000)** Mechanism of calcium and phosphate release from hydroxyl-apatite by mycorrhizal hyphae. *Soil Science Society of American Journal*. 64: 949-955.
- Lee, P.J. & Koske, R.E. (1994a)** *Gigaspora gigantea*: parasitism of spores by fungi and actinomycetes. *Mycological Research* 98: 458-466.
- Lee, P.J. & Koske, R.E. (1994b)** *Gigaspora gigantea*: seasonal abundance and ageing of spores in a sand dune. *Mycological Research* 98: 453-457.
- Lekberg, Y.; Koide, R.T.; Rohr, J.R.; Aldrich-Wolfe, L. & Morton, J.B. (2007)** Role of niche restrictions and dispersal in the composition of arbuscular mycorrhizal communities. *Journal of Ecology* 95 (1): 95-105.
- Leon, R.J.; Burkart, S.E. & Movia, C.P. (1979)** "Relevamiento fitosociológico del pastizal del norte de la Depresión del Salado" en la vegetación de La República Argentina. Serie Fitogeográfica, N° 17. Boletín Agrícola. INTA.

- Lesica, P. & Antibus, R.K. (1990)** The occurrence of mycorrhizae in vascular epiphytes of two Costa Rica rain forests. *Biotropica* 22: 250-258.
- Li, J.P.; Li, T. & Zhao, Z.W. (2003)** Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in the hot-dry valley of Jinsha river. *Mycosystema* 22: 604-612.
- Li, L.-F.; Li, T. & Zhao, Z.-W. (2007)** Differences of arbuscular mycorrhizal fungal diversity and community between a cultivated land, an old field, and a never-cultivated field in a hot and arid ecosystem of southwest China. *Mycorrhiza* 17: 655-665.
- Lovelock, C.E.; Andersen, K. & Morton, J.M. (2003)** Host tree and environmental control on arbuscular mycorrhizal spore communities in tropical forests. *Oecologia* 135: 268-279.
- Lovelock, C.E. & Ewel, J.J. (2005)** Links between tree species, symbiotic fungal diversity and ecosystem functioning in simplified tropical ecosystems. *New Phytologist* 167: 219-228.
- Lovera, M. & Cuenca, G. (2006)** Arbuscular mycorrhizal infection in Cyperaceae and Gramineae from natural, disturbed and restored savannas in La Gran Sabana, Venezuela. *Mycorrhiza* 6: 111-118.
- Lugo, M. (1997)** Seis especies de Glomales (Zygomycetes) en *Poaceae* argentinas. *Kurtziana* 25: 187-204.
- Lugo, M.A. & Cabello, M.N. (1999)** Acaulosporaceae (Glomales, Zygomycetes) en pastizales autóctonos del centro de Argentina. II. *Darwiniana* 37: 323-332.
- Lugo, M. & Cabello, M. (2002)** Native arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) from mountain grassland (Cordoba, Argentina) I. Seasonal variation of fungal spore diversity. *Mycologia* 94 (4): 579-586.
- Lugo, M.A.; Cabello, M.N. & Antón, A.M. (1999)** Novedades en Glomales (Zygomycetes) de pastizales de centro de Argentina. *Kurtziana* 27: 391-401.
- Lugo, M.A.; Domínguez de Toledo, L. & Anton, A.M. (1995)** *Sclerocystis sinuosa* (Glomales, Zygomycetes) en cuatro *Poaceae* argentinas. *Kurtziana* 24: 145-152.
- Lugo, M.A.; Ferrero, M.; Menoyo, E.; Estévez, M.C.; Siñeriz, F. & Anton, A. (2007)** Arbuscular mycorrhizal fungi and rhizospheric bacteria diversity along an altitudinal gradient in South American Puna grassland. *Microbial Ecology* 55: 705-713.

- Lyles, L.L.; Hagen, L.J. & Skidmore, E.L. (1983)** Soil conservation: Principles of erosion by wind. En: Dregne, H.E. & Willis, W.W. (eds) Dryland agriculture. American Society of Agronomy, Madison WI, pp. 177-188.
- Lynch, J.M. (1983).** Soil Biotechnology. Microbiological Factors in Crop Productivity. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Magurran, A.E. (1988)** Ecological diversity and its measurement. London: Croom Helm, pp. 160.
- Mandyam, K. & Jumpponen, A. (2008)** Seasonal and temporal dynamics of arbuscular mycorrhizal and dark septate endophytic fungi in a tallgrass prairie ecosystem are minimally affected by nitrogen enrichment. *Mycorrhiza* 18: 145-155.
- Mankarios, A.T. & Abdel-Fattah, G.M. (1994)** Ecology of VA mycorrhiza in some Egyptian soils. *Egyptian Journal of Botany* 34: 135-152.
- Mathimaran, N.; Ruh, R.; Jama, B.; Verchot, L.; Frossard, E. & Jansa, J. (2007)** Impact of agricultural management on arbuscular mycorrhizal fungal communities in Kenyan ferralsol. *Agriculture Ecosystems & Environment*. 119 (1-2): 22-32.
- McGee, P.A. (1989)** Variation in propagule numbers of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in a semi-arid soil. *Mycological Research* 92: 28-33.
- Meharg, A.A. & Cairney, J.W.G. (2000)** Co-evolution of mycorrhizal symbionts and their hosts to metal contaminated environments. *Advances in Ecological Research* 30: 69-112.
- Menéndez, A.B.; Scervino, J.M. & Godeas, A.M. (2001)** Arbuscular mycorrhizal populations associated with natural and cultivated vegetation on a site of Buenos Aires province, Argentina. *Biology and Fertility of Soils* 33: 373-381.
- Meney, K.A.; Dixon, K.W.; Scheltema, M. & Pates, J.S. (1993)** Occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in dryland species of Restionaceae and Cyperaceae from South-West Western Australia. *Australian Journal of Botany* 41: 733-737.
- Menoyo, E.; Becerra, A.G. & Renison, D. (2007)** Mycorrhizal associations in *Polylepis* woodlands of Central Argentina. *Canadian Journal of Botany* 85: 526-531.

- Merryweather, J.W. & Fitter, A.H. (1998)** The arbuscular mycorrhizal fungi of *Hyacinthoides non-scripta*. I. Seasonal and spatial patterns of fungal populations. *New Phytologist* 138: 131-142.
- Miller, S.L. & Allen, E.B. (1992)** Mycorrhizae, nutrient translocation, and interactions between plants. En: Allen, M.F. (ed) *Mycorrhizal functioning*. Chapman & Hall, Nueva York, London, pp. 301-332.
- Miller, D.D.; Domoto, P.A. & Walker, C. (1985)** Mycorrhizal fungi at eighteen apple rootstock plantings in the United States. *New Phytologist* 100: 379-391.
- Miller, R.M. & Jastrow, D. (1992)** The role of mycorrhizal fungi in soil conservation. En: Bethenfalvay, G.J. & Linderman, R.G. (eds.) *Mycorrhizae in sustainable agriculture*. Am. Soc. Agron. Spec. Publ. 54, Madison, Wisconsin, pp. 29-44.
- Mohabed, I. (1985)** Hongos formadores de micorrizas vesículo-arbusculares en arena de dunas marítimas: I. *Ciencia del suelo* 3: 177-179.
- Mohabed, I. (1986)** Hongos formadores de micorrizas vesículo-arbusculares en arena de dunas marítimas: II. *Ciencia del suelo* 2: 221-224.
- Molina, R.; Massicotte, H. & Trappe, J.M. (1992)** Specificity phenomena in mycorrhizal symbioses: community-ecological consequences and practical implications. En: Allen, M.F. (ed.) *Mycorrhizal functioning*. Chapman & Hall, Nueva York, London, pp. 357-423.
- Montaño, N.M.; Camargo-Ricarde, S.L.; Gracia-Sánchez, R. & Monroy, A. (eds). (2007)** *Micorrizas arbusculares en ecosistemas áridos y semiáridos*. Instituto Nacional de Ecología- SEMARNAT, Munid-Prensa SA de CV, UAM-Iztapalapa, FES, Zaragoza, UNAM. Distrito Federal, México, pp.460.
- Morton, J.B. & Benny, G.L. (1990)** Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Zygomycetes). A new order, *Glomales*, two new suborders, *Glomineae* and *Gigasporineae*, and two new families *Acaulosporaceae* and *Gigasporaceae*, with an emendation of *Glomaceae*. *Mycotaxon* 37: 471-491.
- Morton, J.B.; Bentivenga, S.P. & Wheeler, W.W. (1993)** Germplasm in the international collection of arbuscular and vesicular-mycorrhizal fungi (INVAM) and procedures for culture development, documentation and storage. *Mycotaxon* 48: 491-528.
- Mosse, B. (1973)** Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. IV. In soils given additional phosphate. *New Phytologist* 72: 127.

- Mota, J.F.; Pérez-García, F.J.; Jiménez, M.L.; Amate, J.J. & Peñas, J. (2002)** Phytogeographical relationships among high mountain areas in the Baetic Ranges (South Spain). *Global Ecology and Biogeography* 11: 497-504.
- Muthukumar, T.; Sha, L.Q.; Yang, X.D.; Cao, M.; Tang, J.W. & Zheng, Z. (2003)** Mycorrhiza of plants in different vegetation types in tropical ecosystems of Xishuangbanna, southwest China. *Mycorrhiza* 13: 289-297.
- Muthukumar, T. & Udaiyan, K. (2000)** Arbuscular mycorrhizas of plants growing in the Western Ghats region, Southern India. *Mycorrhiza* 9: 297-313.
- Nadarajah, P. & Nawawi, A. (1993)** Mycorrhizal status of epiphytes in Malaysian oil plantations. *Mycorrhiza* 4: 21-25.
- Neeraj; Shankar A.; Mathew, J. & Varma, A. (1991)** Occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhizas with Amaranthaceae in soils of the Indian semi-arid region. *Biology and Fertility of Soils* 11: 140-144.
- Nelson, C.E.; Bolgiano, N.C.; Furutani, S.C.; Safir, G.R. & Zandstra, B.H. (1981)** The effects of soil phosphorus levels on mycorrhizal infection of field grown onion plants and on mycorrhizal reproduction. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 106: 786.
- Newman, E.I. (1978)** Root microorganisms: Their significance in the ecosystem. *Biological Reviews* 53: 511-554.
- Newman, E.I. & Reddell, P. (1987)** The distribution of mycorrhizas among families of vascular plants. *New Phytologist* 106: 745-751.
- Newshman, K.K.; Fitter, A.H. & Merryweather J.W. (1995)** Multifunctionality and biodiversity in arbuscular mycorrhizas. *Tree* 10: 407-411.
- Novas, M.; Fracchia, S.; Menéndez, A.; Cabral, D. & Godeas, A. (2005)** *Glomus patagonicus* a new arbuscular mycorrhizal fungus from Argentina. *Nova Hedwigia* 80: 533-540.
- Oades, J.M. (1984)** Soil organic matter and structural stability: mechanisms and implications for management. *Plant and Soil* 76: 319-337.
- O'Connor, P.J.; Smith, S.E. & Smith, F.A. (2001)** Arbuscular mycorrhizas influence diversity and structure in a semiarid plant community. En: Smith S.E. (ed) *Diversity and Integration in Mycorrhizas*. Proceeding 3rd International Conference on Mycorrhizas, Adelaide, South Australia.

- Oehl, F.; De Souza, F. & Sieverding, E. (2008)** Revision of *Scutellospora* and description of five new genera and three new families in the arbuscular mycorrhiza-forming Glomeromycetes. *Mycotaxon* 106: 311-360.
- Oehl, F.; Sieverding, E.; Ineichen, K.; Mäder, P.; Boller, T. & Wiemken, A. (2003a)** Impact of land use intensity on the species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in agroecosystems of Central Europe. *Applied and Environmental Microbiology* 69 (5): 2816-2824.
- Oehl, F.; Sieverding, E.; Mäder, P.; Dubois, D.; Ineichen, K.; Boller, T. & Wiemken, A. (2004)** Impact of long-term conventional and organic farming on the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. *Oecologia* 138: 574-583.
- Oehl, F.; Wiemken A. & Sieverding, E. (2003b)** *Glomus aureum*, a new sporocarpic arbuscular mycorrhizal fungal species from European grasslands. *Journal of Applied Botany* 77: 111-115.
- Palenzuela, J.; Ferrol, N.; Boller, T.; Azcón-Aguilar, C. & Oehl, F. (2008)** *Otospora barei*, a new fungal species in the Glomeromycetes from a dolomitic shrub land in a Sierra de Baza National Park (Granada, Spain). *Mycologia* 100 (2): 296-305.
- Parniske, M. (2008)** Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses. *Nature*: 6: 763-775.
- Peech, M. (1965)** Hydrogen-ion activity activity. En: Black, C.A. (ed.) *Methods in Soil Analysis: Agronomy.*, N° 9, Parte 2, 2° Edición, Am. Soc. Agron., Inc., Madison WI, pp. 914-926.
- Peterson, R.L.; Massicotte, H.B. & Melville, L.H. (2004)** *Mycorrhizas: anatomy and cell biology.* National Research Council Canada.
- Peterson, R.L.; Piche, Y. & Plenchette, C. (1984)** Mycorrhizae and their potential use in the agricultural and forestry industries. *Biotechnology Advances* 2: 101-120.
- Phillips, J.M. & Hayman, D.S. (1970)** Improved procedure for clearing root and staining parasitic and VA-mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Transaction of British of Mycological Society* 55: 158-161.
- Plenchette, C.; Furlan, V. & Fortin, J.A. (1982)** Effects of different endomycorrhizal fungi on five host plants grown on calcined montmorillonite clay. [Journal of the American Society for Horticultural Science](#) 107: 535-538.

- Powell, C.L. & Bagyaraj, D.K. (eds) (1984)** VA mycorrhizae. CRC Press. Boca Raton, Florida, USA.
- Pringle, A. & Bever, J.D. (2002)** Divergent phonologies may facilitate the coexistence of arbuscular mycorrhizal fungi in a North Carolina grassland. *American Journal of Botany* 89: 1439-1446.
- Rabatin, S.C. (1979)** Seasonal and edaphic variation in vesicular-arbuscular mycorrhizal infection of grasses by *Glomus tenuis*. *New Phytologist* 83:95-102.
- Ramírez, O. (2009)** Disponible en: www.areasnaturalesprotegidas.html.
- Read, D.J. (1998)** The ties that bind. *Nature* 396: 22-23.
- Read, D.J. (1999)** The ecophysiology of mycorrhizal symbioses with special reference to impacts upon plant fitness. En: Press, M.C.; Scholes, J.D. & Barker, M.G. (eds) *Physiological plant ecology*. Blackwell Science, Oxford.
- Remy, W.; Taylor, T.N.; Hass, H. & Kerp, H. (1994)** Found hundred-million-year-old vesicular-arbuscular mycorrhizae. *Proceedings of the National Academy of Science* 91: 11841-11843.
- Reyes, Q.C.K. (2000)** Estudio microbiológico de la rizósfera e interrízósfera de la relación entre *Neobuabauimia tetetzo* y dos leguminosas de la familia Mimosaceae. Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México D. F., México.
- Rodwell, J.S. (1991)** *British plant communities*, vol 1-5. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Rosendahl, S. & Rosendahl, C.N. (1992)** Seasonal variation in occurrence of VA Mycorrhizal infection types in a Danish Grassland community. En: Read, D.J.; Lewis, D.H.; Fitter, A.H. & Alexander, I.J. (eds). *Mycorrhizas in Ecosystems*. Cambridge, UK: CAB, pp. 400.
- Sanders, I.A. (2004)** Plant and arbuscular mycorrhizal fungal diversity – are we looking at the relevant levels of diversity and are we using the right techniques? *New Phytologist* 164: 415-418.
- Sanders, I.R.; Clapp, J.P. & Wiemken, A. (1996)** The genetic diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in natural ecosystem: a key to understanding the ecology and functioning of the mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist* 133: 123-134.

- Sanders, I.R. & Fitter, A.H. (1992)** The ecology and functioning of vesicular-arbuscular mycorrhizas in co-existing grassland species II. Nutrient uptake and growth of vesicular-arbuscular mycorrhizal plants in a semi-natural grassland. *New Phytologist* 120:525-533.
- Sanders, I.R. & Koide, R.T. (1994)** Nutrient acquisition and community structure in co-occurring mycotrophic and non-mycotrophic old-field annuals. *Functional Ecology* 8: 77-84.
- Schalamuk, S. (2006)** Dinámica y biodiversidad de hongos formadores de micorrizas arbusculares (HFMA): efecto de sistemas de labranza y fertilización en cultivos extensivos. Tesis doctoral. Universidad Nacional de La Plata. Argentina.
- Schalamuk, S. & Cabello, M. (2010)** Arbuscular mycorrhizal fungal propagules from tillage and no-tillage systems: possible effects on Glomeromycota diversity. *Mycologia* 102: 1-8.
- Schalamuk, S.; Velázquez, S.; Chidichimo, H. & Cabello, M. (2006)** Fungal spore diversity of arbuscular mycorrhizal fungi associated with spring wheat: effects of tillage. *Mycologia* 98: 22-28.
- Schüessler, A. (2009)** Disponible en: www.AMF-phylogeny.com
- Schüessler, A.; Schwarzott, D. & Walker, C. (2001)** A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycological Research* 105: 1413-1421.
- Sengupta, A. & Chaudhari, S. (1990)** Vesicular arbuscular micorrhiza (VAM) in pioneer Salt marsh plants of the Ganges river delta in West Bengal (India). *Plant and Soil* 122: 111-113.
- Shi, Z.Y.; Chen, Y.L.; Feng, G.; Liu, R.J.; Chrisite, P. & Li, X.L. (2005)** Arbuscular mycorrhizal fungi associated with the Meliaceae on Hainan island, China. *Mycorrhiza* 15: 589-595.
- Sieverding, E. (1980)** Einfluß der Bodenfeuchte auf Entwicklung und Effektivität der vesicular-arbuskulären Mykorrhiza. Diss., Göttingen.
- Sieverding, E. (1991)** Vesicular-arbuscular mycorrhiza management in tropical ecosystems. Technical Cooperation, Germany.
- Sieverding, E.; Toro, T.S. & Mosquera, O. (1989)** Biomass production and nutrient concentrations in spores of VA mycorrhizal fungi. *Soil Biology and Biochemistry* 21: 69-72.

- Simard, S.W.; Jones, M.D. & Durall, D.M. (2002)** Carbon and nutrient fluxes within and between mycorrhizal plants. En: van der Heijden, M.G.A. & Sanders, I.R. (eds) *Mycorrhizal Ecology*. Ecological studies. Springer-Verlag, Berlin, pp. 33-74.
- Simon, L.; Bousquet, J.; Levesque, R.C. & Lalonde, M. (1993)** Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular land plants. *Nature* 363: 67-69.
- Singh, K. & Varma, A.K. (1985)** Association of bacteria with endogonaceous spore, *Glomus macrocarpus* var. *geosporus* extracted from xerophytic plants. *Transaction Japanes Society of Mycology* 21: 39-44.
- Singüenza, C.; Espejel, I. & Allen, E.B. (1996)** Seasonality of mycorrhizae in coastal sand dunes of Baja California. *Mycorrhiza* 6: 151-157.
- Smith, S.E. & Read, D.J. (1987)** *Micorrhizal Symbiosis*. 2nd ed., Academic Press, New York.
- Smith, S.E. & Read D.J. (1997)** *Mycorrhizal symbiosis*. Academic Press, San Diego.
- Smith, F.A. & Smith, S.E. (1997)** Structural diversity in (vesicular)-arbuscular mycorrhizal symbioses. *New Phytologist* 137: 373-388.
- Spegazzni, C. (1887)** Las trufas argentinas. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 24: 120-128.
- Stürmer, S.L. & Beller, M.M. (1994)** Composition and seasonal variation of spore populations of arbuscular mycorrhizal fungi in dune soils on the island of Santa Catarina, Brazil. *Canadian Journal of Botany* 72: 359-363.
- Stutz, J.C. & Morton J.B. (1996)** Successive pot cultures reveal high species richness of arbuscular endomycorrhizal fungi in arid ecosystems. *Canadian Journal of Botany* 74: 1883-1889.
- Suslow, T.V. (1982)** Role of root-colonizing bacteria in plant growth. En: Mount, R. & Lacey, C. (eds) *Phytopathogenic Prokaryotes*. Academic Press, New York, pp.187-223.
- Sylvia, D.M. (1986)** Spatial and temporal distribution of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Uniola paniculata* in Florida foredunes. *Mycologia* 78: 728-734.

- Tadych, M. & Blaszkowski, J. (2000)** Succession of arbuscular mycorrhizal fungi in a deflation hollow of the Slowinski National Park, Poland. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* Vol 69 N°3: 223-236.
- Tchabi, A.; Coyne, D.; Hountondji, F.; Wiemken, A. & Oehl, F. (2008)** Arbuscular mycorrhizal fungal communities in sub-Saharan of Benin, West Africa, as affected by agricultural land use intensity and ecological zone. *Mycorrhiza* 18: 181-195.
- Talukdar, N.C. & Germida, J.J. (1993)** Occurrence and isolation of vesicular-arbuscular mycorrhizae in cropped field soils of Saskatchewan, Canada. *Canadian Journal of Microbiology* 39: 567-575.
- Tao, L.; Jianping, L. & Zhiwei, Z. (2004)** Arbuscular mycorrhizas in a valley-type savanna in southwest China. *Mycorrhiza* 14: 323-327.
- Tawaraya, K.; Takaya, Y.; Turjaman, M.; Tuah, S.J.; Limin, S.H.; Tamai, Y.; Cha, J.Y.; Wagatsuma, T. & Osaki, M. (2003)** Arbuscular mycorrhizal colonization of tree species grown in peat swamp forest of Central Kalimantan, Indonesia. *Forest Ecology and Management* 182: 381-386.
- Termorshuizen, A.J. (1991)** Succession of mycorrhizal fungi in stands of *Pinus-sylvestris* in the Netherlands. *Journal of Vegetation Science* 2: 555-564.
- Thaxter, R. (1922)** A revision of the Endogonaceae. *Proceedings of the American Academy of Arts and Science* 57: 291-341.
- Tisdall, J.M. & Oades, J.M. (1982)** Organic matter and water stable aggregates in soils. *Journal of Soil Science* 33: 141-163.
- Trappe, J.M. (1987)** Phylogenetic and ecologic aspects of mycotrophy in the angiosperms from an evolutionary standpoint. En: Safir, G.R. (ed) *Ecophysiology of VA mycorrhizal plants*. CRC, Boca Raton. pp, 5-25.
- Treseder, K.K. (2005)** Nutrient acquisition strategies of fungi and their relation to elevated atmospheric CO₂. En: Dighton, J.; Oudemans, P. & White, J. (eds). *The Fungal Community*, 3rd. Edition. Marcel Dekker.
- Treseder, K.K. & Allen, M.F. (2002)** Direct nitrogen and phosphorus limitation of arbuscular mycorrhizal fungi: a model and field test. *New Phytologist* 155: 507-515.
- Trufem, S.F.B. & Viriato, A. (1990)** Fungos micorrízicos vesículo-arbusculares da Reserva Biológica do Alto da Serra de Paranapiacaba, São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 13: 49-54.

- Tulasne, L. R. & Tulasne, C. (1844)** Fungi nonnulli hipogaei, novi v. minus cogniti auct. Giornale Botanico Italiano 2: 55-63.
- van der Heijden, M.G.A.; Boller, T.; Wiemken, A. & Sanders, I.R. (1998a)** Different arbuscular mycorrhizal fungal species are potential determinants of plant community structure. Ecology 79: 2082-2091.
- van der Heijden, M.G.A.; Klironomos, J.N.; Ursic, M.; Moutoglis, P.; Streitwolf-Hengel, R.; Boller, T.; Wiemken, A. & Sanders, I.R. (1998b)** Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity ecosystem variability and productivity. Nature 306: 69-72.
- van der Heijden, M.G.A. & Sanders, I.R. (2002)** Mycorrhizal Ecology. Ecological Studies Vol 157, Springer Verlag, Berlin, Germany.
- van Duin, W.E.; Rozema, J. & Ernst, W.H.O. (1989)** Seasonal and spatial variation in the occurrence of vesicular-arbuscular (VA) mycorrhiza in Salt marsh plants. Agriculture, Ecosystems and Environment 29: 107-110.
- Velázquez, M.S.; Cabello, M.; Irrazabal, G. & Godeas, A. (2008)** Acaulosporaceae from El Palmar National Park, Entre Ríos, Argentina. Mycotaxon 103: 171-187.
- Vestberg, M. (1995)** Occurrence of some Glomales in Finland. Mycorrhiza 5: 336-339.
- Vilar, A.; Siquiera, J.; Layola, J. & Rocha, A. (2000)** Micorrizas arbusculares. Boletín Pesquisa No.17 Embrapa, Brasil, pp. 17.
- Walker, C. (1992)** Systematics and taxonomy of the arbuscular mycorrhizal fungi. Agronomie 12: 887-897.
- Walker, C.; Mize, W. & Mc Nabb, H.S. (1982)** Populations of endogonaceous fungi at two populations in central Iowa. Canadian Journal of Botany 60: 2518-2529.
- Walker, C. & Vestberg, M. (1988)** Synonymy amongst the arbuscular mycorrhizal fungi: *Glomus claroideum*, *G. maculosum*, *G. multisubstenum* and *G. fistulosum*. Annals of Botany 82: 601-624.
- Walkley, A. & Black, I.C. (1934)** Examination of the Degtj are of method for determining soil organic matter and proposed modification of the chromic acid nitration method. Soil Science 37: 29-38.
- Wang, B. & Qiu, Y.-L. (2006)** Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. Mycorrhiza 16: 299-363.

- Watson, D.M.H. & Milner, P.D. (1996)** Assessment of glomalean species biodiversity as influenced by trapping methods. En: Szro, T.M. & Bruns, T.D. (eds) Programs and Abstract of the First International Conferene on Mycorrhizae. University of California Berkeley.
- Wilbforce, E.M.; Boddy, L.; Griffiths, R. & Griffith, G.W. (2003)** Agricultural management affects communities of culturable root-endophytic fungi in temperate grasslands. *Soil Biology and Biochemistry* 35: 1143-1154.
- Wilson, J.M. & Hartnett, D.C. (1998)** Interspecific variation in plant responses to mycorrhizal colonization in tallgrass prairie. *American Journal of Botany* 85: 1732-1738.
- Wilson, J.M. & Tommerup, I.C. (1992)** Interactions between fungal symbionts: VA mycorrhizae. En: Allen, M.F. (ed.) *Mycorrhizal functioning: An integrative plant-fungal process*. Chapman & Hall, Nueva York. pp, 199-248
- Wright, S.F.; Franke-Snyder, M.; Morton, J.B. & Upadhyaya, A. (1996)** Time-course study and partial characterization of a protein on hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi during active colonization of roots. *Plant and Soil* 181: 193-203.
- Wright, S.F. & Upadhyaya, A. (1996)** Extraction of an abundant and unusual protein from soil and comparison with hyphal protein of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Science* 161: 575-586.
- Wright, S.F. & Upadhyaya, A. (1998)** A survey of soils for aggregate stability and glomalin, a glycoprotein produced by hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil* 198: 97-107.
- Wubet, T.; Kotke, I.; Teketay, D. & Oberwinkler, F. (2003)** Mycorrhizal status of indigenous trees in dry Afromontane forests of Etiopía. *Forest Ecology and Management* 179: 387-399.
- Yamato, M. (2004)** Morphological types of arbuscular mycorrhizal fungi in roots of weeds on vacant lands. *Mycorrhiza* 14: 127-131.
- Yamato, M. & Iwasaki, M. (2002)** Morphological types of arbuscular mycorrhizal fungi in roots of understorey plants in Japanese deciduous broad-leaved forest. *Mycorrhiza* 12: 291-296.
- Zhang, Y.; Guo, L.-D. & Liu, R.-J. (2004)** Arbuscular mycorrhizal fungi associated with common pteridophytes in Dujiangyan, southwest China. *Mycorrhiza* 14: 25-30.

- Zhang, M.Q.; Wang, Y.S. & Xing, L.J. (1988)** The regional distribution of AM fungi in the east and south coast of China. *Mycosystema* 17: 274-277.
- Zhang, M.Q.; Wang, Y.S.; Zhang, C. & Huang, L. (1994)** The ecological distribution characteristics of some genera and species of VAMF in northern China. *Acta Mycologica Sinica* 13: 166-172.
- Zhao, Z.W. (2000)** The arbuscular mycorrhizas of pteridophytes in Yunnan, southwest China: evolutionary interpretations. *Mycorrhiza* 10: 145-149.
- Zhao, Z.W.; Wang, G.H. & Yang, L. (2003)** Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi in a tropical rainforest of Xishuangbanna, southwest China. *Fungal Diversity* 13: 233-242.
- Zhao, Z.-W.; Xia, Y.-M.; Qin, X.-Z.; Li X.-W.; Cheng, L.-Z.; Sha, T. & Wang, G.-H. (2001)** Arbuscular mycorrhizal status of plants and the spore density of arbuscular mycorrhizal fungi in the tropical rain forest of Xishuangbanna, southwest China. *Mycorrhiza* 11: 159-162.
- Zuloaga, F.O.; Morrone, O. & Belgrano, M.J. (eds.) (2008)** Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Botanical Garden*, pp. 107.