



INSTITUTO DE BOTÁNICA CARLOS SPEGAZZINI  
Facultad de Ciencias Naturales y Museo  
Universidad Nacional de la Plata



“Estudio de las comunidades de hongos formadores de micorrizas arbusculares en bosques nativos de *Celtis tala*. Su influencia en el desarrollo temprano de las plántulas de tala en condiciones de invernadero”

Lic. Gabriela Irrazabal

Director: Dra. Marta Cabello  
Codirector: Dr. Marcelo Arturi

La Plata, 26 de junio de 2007



*A mis padres Lizzie y Jorge  
A mis sobrinas Florencia,  
Agustina y Martina  
A Patricia y a Julián*

## AGRADECIMIENTOS

A mi directora, la Dra. Marta Cabello por brindarme día a día todos sus conocimientos, su apoyo y sus valiosos consejos.

A mi codirector, el Dr. Marcelo Arturi, por su infinita comprensión, su estímulo, su grata calidez y por todas las tardes que dedicó para que este trabajo saliera adelante.

A la Dra. Angélica Arambarri, por iniciarme en el ámbito micológico, por sus palabras y su apoyo constante.

A todo personal del Instituto Spegazzini: Lic. María Luz Arellano, Alicia Bargas, Jorge Chayle, Lic. Eugenia González Ibáñez, Lic. Agostina Marano, Lic. Daniel Melendi, Lic. Suani Pacheco Marino, Hugo Perla, Dra. Vilma Rosato, Dr. Mario Saparrat, Dra. Mónica Steciow, también a la Dra. María Cecilia Cazau y Horacio Spinedi, por todos estos años compartidos.

A la Lic. Ana Buczinszky porque desde mi ingreso en el instituto, estuvo siempre a mi lado, brindándome su ayuda, sus palabras de aliento y compartiendo todas mis alegrías y mis tristezas.

A las Lic. Natalia Allegrucci, Lorena Eliades y Silvana Velázquez, porque además de ser mis queridas compañeras de trabajo, son mis grandes amigas, porque sin ellas nada hubiera sido igual; porque esta tesis también es de ellas.

A la Lic. Guillermina Massaccesi, juntas iniciamos esta carrera, y aún ahora en la distancia seguimos compartiendo sueños e ilusiones.

Al Lic. Fernando Biganzoli, mi querido amigo, por su ayuda en los tiempos difíciles de este trabajo y por disfrutar conmigo de los buenos momentos.

Al Dr. Pedro Balatti, por sus consejos y ayuda desinteresada.

Al Dr. Carlos Bártoli, por su generosa colaboración.

A la Dra. Carolina Pérez por toda su colaboración.

A mi familia, porque a ellos les debo todo, lo que soy y lo que tengo. Porque siempre estuvieron a mi lado, por su ayuda, aliento y apoyo incondicional.

A mis amigas y amigos, me reservo sus nombres, porque la vida sin trabajo no es digna, pero sin amigos no tiene sentido!

A Ale, por su compañía y paciencia infinita.

Finalmente, agradezco a la Universidad Nacional de La Plata y al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas por haberme otorgado las becas doctorales que permitieron la realización de la presente tesis.

RESUMEN	iii
ABSTRACT	vi
INTRODUCCIÓN	1
OBJETIVOS	26
Objetivo general	27
Objetivos particulares	28
Hipótesis de trabajo	29
MATERIALES Y MÉTODOS	30
Área de estudio	31
<i>Descripción de las comunidades de hongos formadores de micorrizas arbusculares presentes en los bosques de C. tala</i>	
Diseño experimental	44
Determinación del status micorrícico de <i>C. tala</i>	45
Descripción de las comunidades de hongos formadores de micorrizas arbusculares presentes en las distintas situaciones, a través de la riqueza, abundancia y diversidad	46
Estudio del número de propágulos de hongos formadores de micorrizas arbusculares presentes en las distintas situaciones	50
Análisis de la composición específica potencial de los hongos formadores de micorrizas arbusculares	51
<i>Importancia de los hongos formadores de micorrizas en el desarrollo de la fase temprana de C. tala en condiciones de invernadero.</i>	
Prueba de eficiencia en tala	55
Grado de dependencia a la micorrización del tala	56

Análisis del efecto de los hongos micorrícicos sobre plántulas de tala bajo condiciones de estrés hídrico	57
RESULTADOS	60
<i>Descripción de las comunidades de hongos formadores de micorrizas arbusculares presentes en los bosques de C. tala</i>	
Determinación del status micorrícico de <i>C. tala</i>	61
Descripción de las comunidades de hongos formadores de micorrizas arbusculares presentes en las distintas situaciones, a través de la riqueza, abundancia y diversidad	63
Estudio del número de propágulos de hongos formadores de micorrizas arbusculares presentes en las distintas situaciones	106
Análisis de la composición específica potencial de los hongos formadores de micorrizas arbusculares	110
<i>Importancia de los hongos formadores de micorrizas en el desarrollo de la fase temprana de C. tala en condiciones de invernadero.</i>	
Prueba de eficiencia y grado de dependencia a la micorrización del tala	121
Análisis del efecto de los hongos micorrícicos sobre plántulas de tala bajo condiciones de estrés hídrico	124
DISCUSIÓN	129
CONCLUSIONES	152
BIBLIOGRAFÍA	156

Las micorrizas constituyen una simbiosis mutualista entre hongos del suelo y raíces de plantas. Esta asociación es necesaria para la supervivencia del hongo, el cual es biótrofo obligado. El hongo recibe fotosintatos producidos por la planta y le transfiere nutrientes que capta y trasloca con más eficiencia que la raíz.

Los hongos formadores de micorrizas arbusculares tienen gran influencia en el mantenimiento de la diversidad y la productividad de las comunidades de plantas. Las especies vegetales a ellos asociadas, manifiestan respuestas de crecimiento diferencial, por lo que la composición y diversidad de las comunidades fúngicas en ecosistemas naturales afecta el patrón de coexistencia de las especies de plantas, siendo por consiguiente un determinante en la estructura de la comunidad vegetal.

El objetivo de este trabajo fue describir las comunidades de hongos formadores de micorrizas arbusculares en distintas situaciones estudiadas: bosque dominado por *Celtis tala* Gill. ex Planch. (tala), bosque dominado por *Scutia buxifolia* Reiss. (coronillo), bosque con codominancia de ambas especies y dos áreas desmontadas, evaluando su incidencia en el desarrollo de la fase temprana de *C. tala* en condiciones de invernadero.

Se seleccionaron los bosques de *C. tala* porque comprenden la comunidad boscosa más importante de la región pampeana. La zona muestreada se encuentra a 20 km hacia el SE de la localidad de Magdalena, Provincia de Buenos Aires. Estos bosques crecen en cordones conchiles o albardones cuyo suelo, de pH alcalino, ha sido clasificado como Rendol típico.

De cada situación se tomaron tres muestras, cada una corresponde a un albardón con bosques puros y codominantes (3 repeticiones: las repeticiones de cada tipo de bosque se tomaron en diferentes albardones) siguiendo un diseño en bloques completos. En el caso de los tratamientos con desmontes (desmorte antiguo más de 15 años y desmorte reciente menos de 4 años) se tomó un sólo sitio por desmorte. Las tres réplicas fueron tomadas dentro de cada uno, constituyendo pseudorepeticiones. Esto se debió a que no se disponía de otras áreas con idénticas condiciones en las cercanías de los bloques. Se realizaron diez muestreos: febrero, abril, junio, agosto, octubre y diciembre de 2003 y febrero, mayo, agosto y noviembre de 2004. Se analizaron 150 muestras (3 muestras x 5 situaciones x 10 muestreos).

Se determinó la abundancia y diversidad de las especies de hongos formadores de micorrizas arbusculares presentes en las distintas situaciones. Se realizaron ensayos con plantas trampa formuladas a partir de distintos inóculos: suelo, raíces colonizadas y micelio externo, para observar la composición específica potencial de hongos micorrícicos en cada situación. Se diseñaron experimentos que permitieron establecer la eficiencia de la micorrización y la dependencia del tala a diferentes inóculos y se realizó un ensayo con distintos niveles de agua y plántulas de tala para poder evidenciar el efecto de la asociación micorrícica frente al estrés hídrico.

Se cita por primera vez la asociación *C. tala-Glomus mosseae* (Nicolson & Gerd.) Gerdemann & Trappe y se pone de manifiesto al tala como una especie hospedadora.

Mediante un ensayo en condiciones de invernadero se determinó la influencia de cada situación sobre el número de propágulos de hongos formadores de micorrizas arbusculares y su infectividad.

Se identificaron 30 especies de hongos formadores de micorrizas arbusculares, pertenecientes a tres familias: *Acaulosporaceae*, *Glomeraceae* y *Gigasporaceae*.

Las especies *Acaulospora delicata* Walker, Pfeiffer & Bloss., *Glomus clarum* Nicolson & Schenck, *Glomus etunicatum* Becker & Gerdemann y *Scutellospora gilmorei* (Trappe & Gerd.) Walker & Sanders identificadas en los bosques puros y codominante y en las áreas desmontadas constituyeron el primer registro para Argentina.

Las especies de hongos formadores de micorrizas arbusculares presentaron mayor esporulación en las áreas desmontadas respecto de las situaciones arboladas.

La riqueza específica fue significativamente mayor en todos los muestreos en los tratamientos desmontados. La equitabilidad resultó variable en todos los casos, mientras que el índice de diversidad resultó mayor en los tratamientos desmontados.

En las plantas trampa se identificaron 24 especies en las que se utilizó suelo de campo como fuente inóculo, 13 en las plantas trampa con raíces colonizadas como fuente de inóculo y 9 especies en aquellas inoculadas con micelio externo. *Glomus ambisporum* Schenck & Smith, *G. lacteum* Rose & Trappe y *Glomus sp 7* fueron identificadas únicamente en las plantas trampa inoculadas con suelo; *G. coronatum*

Giovann. y *Glomus sp 6* fueron encontradas en las plantas trampa con suelo y raíces como fuente de inóculo y *G. intraradices* Schenck & Smith en las plantas trampa obtenidas de suelo y micelio micorrícico. La familia *Glomeraceae* fue la que contribuyó con el mayor número de especies en todas las situaciones.

Se obtuvo mayor calidad de plántulas de *C. tala* cuando se usó suelo de bosque como fuente de inóculo.

No se observaron diferencias significativas en el contenido relativo de agua y la fluorescencia a la clorofila en las hojas de tala en el ensayo de estrés hídrico. Sin embargo, los datos de la relación peso seco aéreo/ peso seco radical en condiciones hídricas óptimas, presentaron mayores valores en todos los tratamientos inoculados que en el control no inoculado.

Mycorrhizas constitute a mutualistic symbiosis between soil fungi and plant roots. This association is necessary for the survival of the fungus, since it is an obligate biotroph. The fungus receives the photosynthates produced by the plant and then transfers the nutrients that it takes up and translocates, with more efficiency than the root.

Arbuscular mycorrhizal fungi have a great influence in maintaining the diversity and productivity of plant communities. Since the plant species associated with them express differential growth responses, the composition and diversity of the fungal communities in natural ecosystems affect the coexistence pattern in plant species, and is thus a determinant of the plant community structure.

The aim of this work was to describe the communities of arbuscular mycorrhizal fungi in different situations (a forest dominated by *Celtis tala* Gill. ex Planch. (tala), a forest dominated by *Scutia buxifolia* Reiss. (coronillo), a forest codominated by both species, and two deforested areas) by evaluating their incidence in the early phase of *C. tala* in greenhouse conditions.

*C. tala* forests were selected because they constitute the most important forest community of the Pampeana region. The studied area is located 20 km towards the South East of the locality of Magdalena, Province de Buenos Aires, Argentina. These forests grow in shelly ridges, whose alkaline soil has been classified as typical Rendoll.

Three samples were taken from each situation, each corresponding to a shelly ridge, with either pure or codominated forests (with three repetitions each: the repetitions of each type of forest were taken in different shelly ridges) following a design of complete blocks. In the case of the treatments with deforestation (old deforestation (more than 15 years ago) and recent deforestation (less than four years ago) only one site was used for each area. The three replicates were taken inside each of them, thus constituting pseudorepetitions. This was because no other nearby areas with identical conditions were available.

Ten samplings were carried out: February, April, June, August, October and December 2003, and February, May, August and November 2004. A total of 150 samples were analyzed (three samples per five situations per ten dates). The abundance

and diversity of arbuscular mycorrhizal fungi present in the different situations was determined.

Experiments with trap culture pots were carried out using different inocula (soil, colonized roots and external mycelia) in order to observe the specific potential composition of mycorrhizal fungi in each situation. Experiments were designed to establish the efficiency of mycorrhization and the dependence of the tala on different inocula. In addition, an assay with different levels of water and tala plantlets was performed in order to evidence the effect of the mycorrhizal association under hydric stress.

To our knowledge, this is the first report on the association *C. tala-Glomus mosseae* (Nicolson & Gerd.) Gerdemann & Trappe and the first report in which the *tala* is manifested as a host species.

By means of an assay in greenhouse conditions, the influence of each situation on the number of propagules of arbuscular mycorrhizal fungi and their infectivity was determined.

Thirty species of arbuscular mycorrhizal fungi belonging to three families (*Acaulosporaceae*, *Glomeraceae* and *Gigasporaceae*) were identified.

The species *Acaulospora delicata* Walker, Pfeiffer & Bloss., *Glomus clarum* Nicolson & Schenck, *Glomus etunicatum* Becker & Gerdemann and *Scutellospora gilmorei* (Trappe & Gerd.) Walker & Sanders identified in both the pure and the codominant forests as well as in the deforested areas constitute the first report for Argentina.

The species of arbuscular mycorrhizal fungi presented a higher sporulation in the deforested areas than in the forested ones.

The species richness was significantly higher in all the samples of the deforested treatments. The evenness was variable in all the cases, while the diversity index was higher in the deforested treatments.

We identified 24, 13 and 9 species of arbuscular mycorrhizal fungi in trap plants in which the inoculum source was field soil, colonized roots and external mycelia, respectively. *Glomus ambisporum* Schenck & Smith, *G. lacteum* Rose & Trappe and *Glomus sp 7* were identified only in trap plants inoculated with soil. *G.*

*coronatum* Giovann. and *Glomus sp 6* were found in the trap plants inoculated with soil and roots, and *G. intraradices* Schenck & Smith in the trap culture pots inoculated with mycorrhizal mycelia and soil. The *Glomeraceae* family was the one that most contributed to the number of species in all situations.

Higher quality of *C. tala* plantlets was obtained when forest soil was used as the inoculum source.

No significant differences were observed in the relative content of water or the fluorescence of chlorophyll in the leaves of *tala* in the hydric stress assay. However, the data regarding aerial dry weight/root dry weight in optimal hydric conditions presented higher values in all the inoculated treatments than in the non-inoculated controls.

Las micorrizas constituyen una simbiosis mutualista entre hongos del suelo y raíces de plantas. La palabra micorriza proviene del griego *Mykes* (hongo) y *rhiza* (raíz), y fue propuesta por Frank en 1885 para describir la unión de dos individuos, en este caso particular, pertenecientes a distintos reinos, constituyendo un órgano morfológicamente diferente, en el cual la planta se nutre a partir del hongo y el hongo de la planta.

Las asociaciones micorrícicas se dividen en dos grupos según su morfología: ectomicorrizas y endomicorrizas. En las ectomicorrizas, el hongo desarrolla un manto hifal externo a la raíz y penetra siempre intercelularmente en las capas externas de la corteza de las raíces de las plantas formando la red de Harting, mientras que en las endomicorrizas, el hongo se desarrolla tanto inter como intracelularmente produciendo distintas estructuras dentro de las células corticales. En las endomicorrizas se pueden mencionar seis subtipos: ectendomicorrizas, micorrizas arbutoides, micorrizas monotropoides, micorrizas ericoides, micorrizas orquidioides y micorrizas arbusculares, aunque algunas de ellas son muy similares (Brundrett, 2002). Las micorrizas arbusculares y vesículo-arbusculares –según si el hongo produce o no vesículas en el interior de la raíz-, constituyen la asociación más difundida en la tierra (Smith & Read, 1997). Su distribución es cosmopolita, se encuentran asociados a plantas que crecen en regiones árticas (Laureen & Schmielewski, 1982), subárticas (Vestberg, 1995) y antárticas (Cabello *et al.* 1994); templadas (Dhillion *et al.* 1995) y tropicales (Zhao *et al.* 2001; Lovelock & Ewel, 2005), desarrollándose en un amplio rango ecológico, desde ambientes acuáticos hasta desérticos (Mosse *et al.* 1981). Las plantas son simbiontes facultativas, mientras que los hongos son obligados, por ello se necesitan

plantas hospedadoras para poder mantener estos hongos en cultivo.

Wang & Qiu (2006) realizaron una revisión de 659 trabajos, publicados desde 1987, con el objeto de crear una lista de las especies de plantas que presentan asociación micorrícica. Se registraron los resultados de 3617 especies de plantas pertenecientes a 263 familias incluyendo Angiospermas, Gimnospermas, Pteridofitas y Briofitas, de las cuales el 80% de las especies y el 92% de las familias estudiadas presentaron dicha asociación.

Los hongos formadores de micorrizas arbusculares, constituyen un grupo monofilético, dentro del *Phylum Glomeromycota*, clase *Glomeromycetes* (Schuëbler *et al.*, 2001). Esta clase comprende en la actualidad cuatro órdenes: Archaeosporales, Paraglomerales, Diversisporales y Glomerales, y once géneros: *Acaulospora*, *Archaeospora*, *Diversispora*, *Entrophospora*, *Geosiphon*, *Gigaspora*, *Glomus*, *Intraspora*, *Pacispora*, *Paraglomus* y *Scutellospora*, reuniendo un total cercano a 180 especies (Schuëbler, 2006; AMF-phylogeny.com).

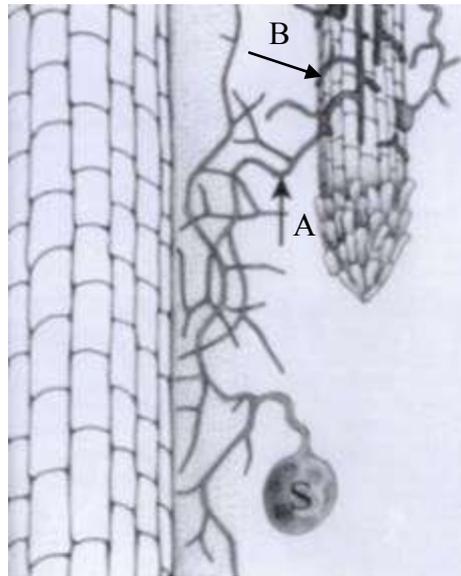
La simbiosis entre plantas y hongos formadores de micorrizas arbusculares y vesículo arbusculares es mutualista y necesaria para la supervivencia del hongo, el cual es biótrofo obligado. El hongo recibe fotosintatos producidos por la planta y le transfiere nutrientes que capta y trasloca con más eficiencia que la raíz (Smith & Read, 1997). El carbono fijado por la planta durante el crecimiento vegetativo se destina por encima del suelo a tejidos fotosintetizadores y por debajo a raíces absorbentes y micorrizas. Ambas son esenciales para el continuo desarrollo de la planta. Frecuentemente se ha sugerido que el C utilizado por el hongo representa un costo considerable para la planta, el cual puede o no ser compensado por la toma de nutrientes

(Fitter, 1991). La cantidad total de fotosintatos requerida por el hongo no se conoce, pero se sabe que el flujo de hidratos de carbono es regulado por la especie vegetal hospedadora y depende de la especie de hongo micorrícico que esté involucrado en la asociación. Se estima que los hongos formadores de micorrizas requieren entre 1 y 17% de los hidratos de carbono que la planta destina para la producción de biomasa radical, tanto para su desarrollo como actividad funcional, aunque pueden alcanzar un máximo de requerimiento que oscila entre el 40 y el 60% (Stribley *et al.*, 1980). En términos simples, la colonización micorrícica de sistemas radicales y las actividades fúngicas que implican energía tales como crecimiento vegetativo, producción de esporas y captación de nutrientes desde el sustrato representan un costo para la planta. Si no existiera una compensación se estaría frente a la situación planta-patógeno. En plantas micorrizadas, la captación de nutrientes por parte del hongo puede directa o indirectamente incrementar la habilidad de las plantas de fijar CO<sub>2</sub>, y a consecuencia los requerimientos del hongos son compensados (Eissenstat *et al.*, 1993).

Evolutivamente se estima que los hongos formadores de micorrizas han estado muy relacionados con el desarrollo de las plantas en la tierra, facilitando el origen de la flora terrestre durante el Período Silúrico. Las micorrizas arbusculares son unas de las pocas interacciones hongo-planta con registro fósil. Los primeros fósiles fueron encontrados en la Formación Guttenberg, de las dolomitas de Wisconsin del Ordovícico medio, los cuales se presume fueron depositados entre sedimentos marinos hace 460 millones de años. El material fosilizado consiste en hifas no septadas, ocasionalmente ramificadas y esporas. Las hifas poseen un diámetro de 3 a 5 µm y presentan esporas terminales globosas a subglobosas de 40 a 95 µm de diámetro en las cuales se observa

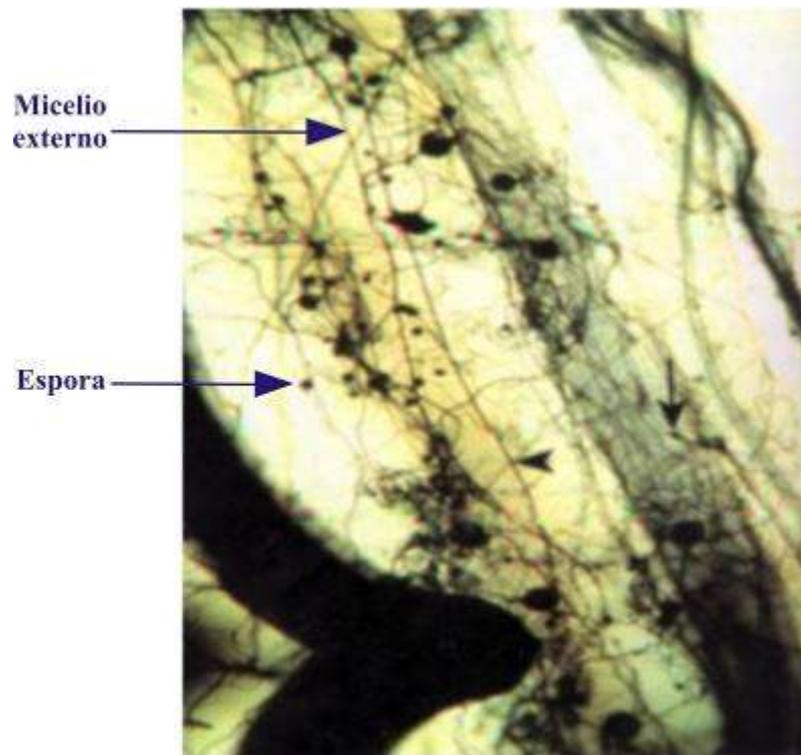
una hifa sustentora (Redecker *et al.*, 2000). La información paleontológica apoya estimaciones temporales de la filogenia fúngica obtenidas a partir de las secuencias de las pequeñas subunidades ribosomales. En ellas se incluyeron los hongos formadores de micorrizas, y como resultado se observó un linaje puro formado por este grupo que se diferencia antes o al mismo tiempo que los primeros Basidiomycota y Ascomycota. La edad aproximada correspondería a la datada en estos primeros fósiles, posteriormente no se observa la aparición de ningún linaje que desarrolle endomicorrizas, pero sí se observa una ulterior divergencia de clados dentro del grupo de Glomeromycota, con un impacto global en los ecosistemas terrestres (Berbee & Taylor, 2000). Este hallazgo es consistente con la hipótesis de que estos hongos fueron imprescindibles para las plantas durante el proceso colonización de la tierra, indicando que el transporte de nutrientes de los hongos hacia las plantas puede haber sido un prerrequisito para dicho evento (Pirozynski & Dalpé, 1989). Desde entonces las plantas y estos hongos han co-evolucionado.

En el desarrollo del componente fúngico de esta simbiosis se pueden distinguir dos fases: extraradical e intraradical (figura 1). Cada fase presenta estructuras fúngicas características que cumplen funciones particulares (Morton *et al.* 1996).



**Figura 1.** Esquema de colonización radical, donde se señalan la fase fúngica extra (A) e intraradical (B) (Peterson *et al.* 2004).

La fase **extraradical** está representada por el micelio externo, las células auxiliares presentes en algunas especies y las esporas asexuales de resistencia o clamidosporas. Las hifas externas se desarrollan alrededor de la raíz generando puntos de entrada para la colonización por lo cual se las considera como una fuente de inóculo. El micelio extraradical aumenta la captación de nutrientes y agua ampliando el volumen de suelo explorado. Cumple, además, con la función reproductiva al originar las esporas (figura 2).



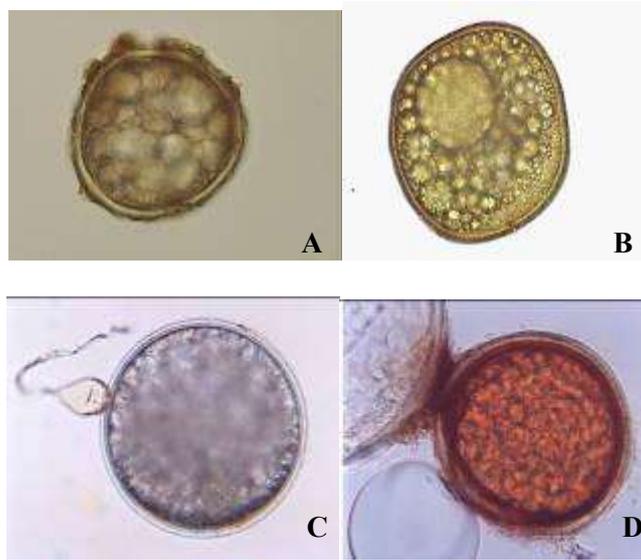
**Figura 2.** Fotografía de micelio externo con desarrollo de esporas de *Glomus versiforme* (Peterson *et al.* 2004).

Las **células auxiliares** (figura 3) solitarias o agrupadas, son terminales en las hifas extraradicales, aparecen en estadios tempranos de la colonización y disminuyen su número al producirse la esporulación (Franke & Morton, 1994). Este tipo de células son producidas por las especies de los géneros *Gigaspora* y *Scutellospora*. No se conoce su función exacta, pero se considera que es análoga a la de las vesículas, que no son producidas por estos géneros.



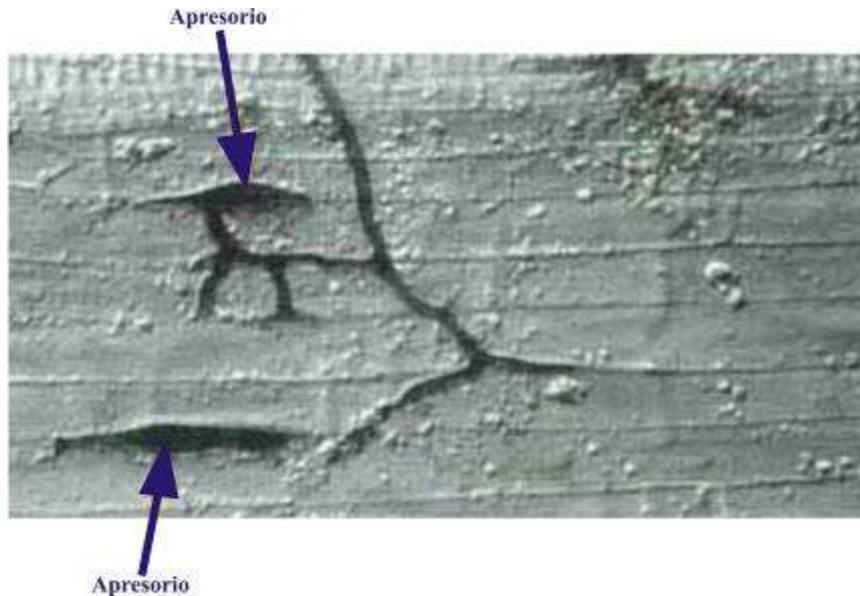
**Figura 3.** Células auxiliares de *Scutellospora* producidas en raíces de *Maytenus sp.* provenientes del Parque Nacional El Palmar, Argentina (Fotografía gentileza S. Velázquez)

Las **esporas** (figura 4) son unidades biológicas preprogramadas, en estado de quiescencia, que necesitan ser activadas para desencadenar los procesos de su biología celular y las funciones metabólicas que sustentan su germinación y crecimiento de fase filamentosa (García Romera, 1990). Son capaces de persistir considerables períodos de tiempo en el suelo. En algunos casos representan la única fuente de inóculos remanente en el campo. Pueden formarse individualmente o estar agrupadas en esporocarpos. Morfológicamente son muy variables, aunque se diferencian a nivel específico por lo que se las ha utilizado para realizar la identificación taxonómica. A partir de ellas se han establecido las clasificaciones que se han utilizado durante mucho tiempo hasta la aparición de la taxonomía molecular, la cual hasta la actualidad ha complementado en general la identificación morfológica.



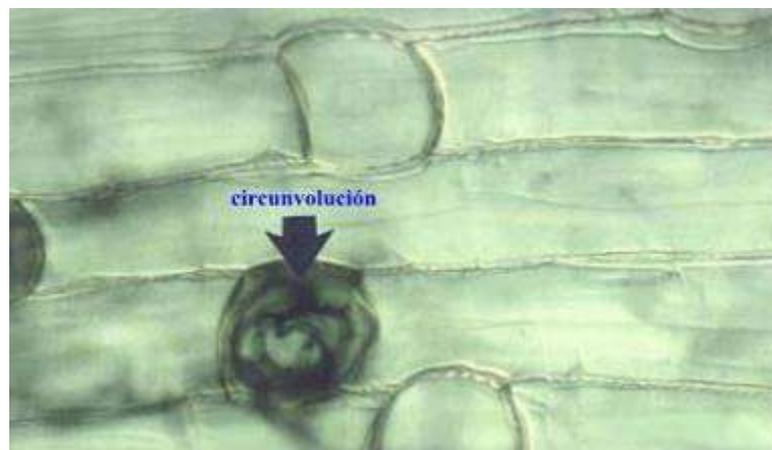
**Figura 4.** Esporas aisladas de suelos de bosques de *C. tala* y *S. buxifolia*. **A** *Glomus clarum*, **B** *Acaulospora mellea*, **C** *Scutellospora gilmorei*, **D** *Entrophospora infrequens*.

La fase **intraradical** comprende estructuras como arbusculos, circunvoluciones y vesículas. Los hongos formadores de micorrizas arbusculares colonizan las células corticales de las raíces de las plantas, pero no penetran en el cilindro vascular ni en los meristemas radicales (Bonfante-Fasolo, 1984). Los estados morfológicos del desarrollo de la colonización son variables, dependiendo mayormente de la planta hospedante. En general, una hifa contacta la superficie de la raíz, donde se diferencia formando un **apresorio** (figura 5); otras veces, cuando la hifa se encuentra en proximidad de la raíz, se forma una ramificación similar a un abanico que da como resultado la formación de varios apresorios sobre ésta (Buee *et al.*, 2000).



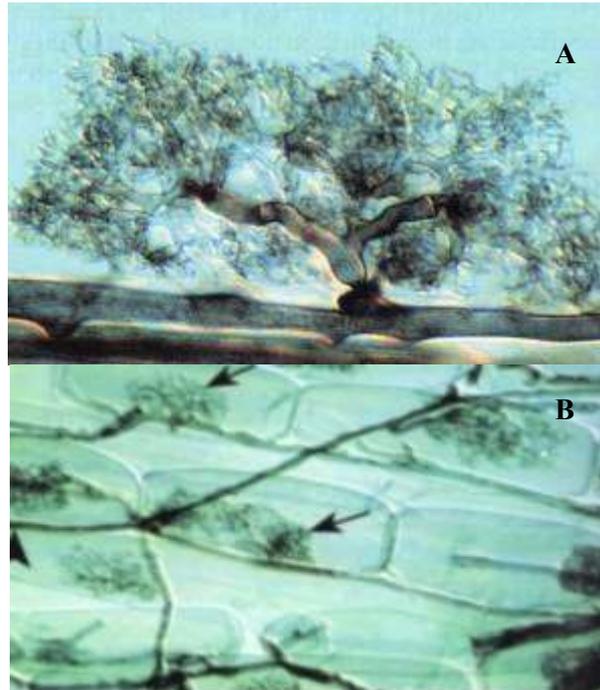
**Figura 5.** Fotografía de apresorios e hifa ramificada de *Glomus vesiforme* en la superficie de raíces de *Allium porrum* (Peterson *et al.* 2004).

Las capas externas de la corteza de la raíz se colonizan a menudo por **hifas intracelulares**, que son lineales, sin ningún tipo de ramificación. El tamaño de la hifa depende de la especie fúngica. La hifa puede formar una **circunvolución** (figura 6), que se ubica en las capas de células subepidérmicas, seguidas de un crecimiento intracelular en las capas internas de la corteza (Koske, 1992).



**Figura 6.** Fotografía de circunvolución en célula epidérmica (Brundrett M.C. [www.ffp.csiro.au/research/mycorrhiza](http://www.ffp.csiro.au/research/mycorrhiza))

Una vez alcanzado el interior de la corteza, las hifas penetran las células corticales y se diferencian en su interior produciendo estructuras haustoriales terminales altamente ramificadas conocidas como **arbúsculos** (figura 7).

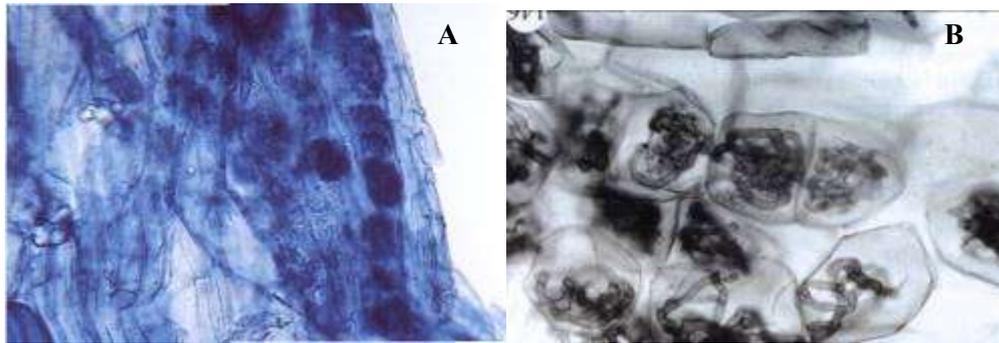


**Figura 7.** A Arbúsculo producido por *Glomus mosseae* B Hifa intracelular y arbúsculos producidos por *G. mosseae* en raíces de *Allium porrum* (Brundrett en Peterson *et al.* 2004)

En el sitio donde se contactan el arbúsculo y la célula vegetal (**interfase o matriz interfacial**) se produce el intercambio de carbono y nutrientes; por ello muchos autores consideran al arbúsculo como una estructura clave o determinante de la simbiosis (Allen, 1996; Morton & Benny, 1990).

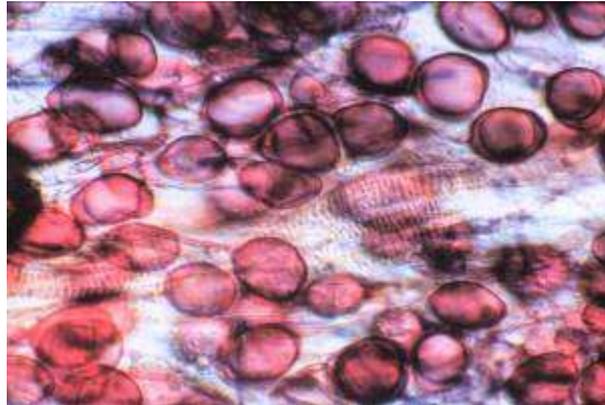
Gallaud en 1905, describió dentro de las micorrizas arbusculares dos grupos anatómicos, y grupos intermedios entre ambos, cuyas características dependen de la especie de planta hospedadora (figura 8). El tipo **Arum** es el más frecuente en el cual el

micelio se distribuye rápidamente en la corteza radical, creciendo intercelularmente y produciendo mayormente arbusculos. En el tipo **Paris**, la colonización del micelio es intracelular, penetrando cada una de las células de la corteza radical; las hifas se repliegan produciendo circunvoluciones intracelulares (Smith & Read, 1997).



**Figura 8.** Tipos de colonización. **A** tipo Arum producida por *Glomus clarum* en raíces de *Lactuca sativa* (gentileza S. Velázquez) **B** tipo Paris producida por *Glomus intraradices* en células corticales de *Panax quinquefolius* (Peterson *et al.* 2004).

La mayoría de las especies de hongos micorrícicos arbusculares producen **vesículas** en el interior de la raíz (figura 9). Las vesículas son cuerpos globosos, con forma y tamaño variable, originadas por un ensanchamiento intercalar o terminal de la hifa. Su función es de almacenamiento y existen evidencias que apoyan su condición de propágulos (Bierman & Linderman, 1983).



**Figura 9.** Vesículas de *Glomus vermiforme* producidas en raíces de *Allium porrum* (Peterson *et al.* 2004).

El proceso de colonización de las raíces por parte de los hongos formadores de micorrizas arbusculares se puede originar a partir de 3 fuentes de inóculo: esporas, micelio externo y segmentos de raíces colonizadas.

Las **esporas** son los propágulos que más tiempo de supervivencia presentan debido a las paredes gruesas y resistentes. Presentan, además capacidad de ser dispersadas por el viento y el agua (Koske & Gemma, 1990).

La densidad de las esporas en el suelo y su diversidad específica es variable. En algunos habitats el nivel de esporas encontrado ha sido muy bajo, siendo de 1-5 esporas  $g^{-1}$  la cantidad hallada en el período de máxima producción, inclusive, pueden estar ausentes en algunas estaciones. En otros casos su desarrollo es variable a lo largo del año y se han observado 9-89 esporas  $g^{-1}$ , donde los valores máximos corresponden a las estaciones en las cuales las plantas alcanzan la madurez (Sieverding, 1991). En algunos casos la densidad de esporas puede presentar una correlación positiva con la colonización (Jakobsen & Nielsen, 1983), o una correlación negativa entre estos parámetros (Louis & Lim, 1987) y en algunos casos no existe correlación alguna (Powell, 1977).

La composición de especies y abundancia de las poblaciones de esporas, así como la contribución de las esporas a la infectividad, están probablemente influenciadas por un amplio rango de factores relacionados con su producción, dormancia e infectividad. Esto puede variar entre las especies fúngicas, el tipo de comunidad vegetal, así como también con los disturbios, la estacionalidad y otras variables ambientales (Díaz & Honrubia, 1993).

El **micelio** es un propágulo altamente infectivo, su importancia reside en la amplia red hifal que puede desarrollar en el suelo, lo que le permite, entre otras funciones, la rápida colonización de las plántulas. Esta red permite la conexión hifal entre plantas, formando puentes que pueden ser simples o ramificarse en las proximidades de la raíz para realizar una colonización a través de múltiples puntos (Friese & Allen, 1992). El micelio puede interconectarse mediante anastomosis, lo que potencialmente permite crear una red indefinida de hifas interconectadas de manera continua entre distintas plantas en una comunidad (Giovannetti *et al.*, 2004). Sin embargo, mientras que las esporas pueden sobrevivir por varios años en el suelo, la infectividad del micelio se pierde luego de 2-4 semanas (Sieverding, 1991).

Los **segmentos de raíces colonizados** pueden ser una fuente importante de inóculo en muchos suelos, pero se sabe muy poco acerca de su biología. El desarrollo de las hifas a partir de fragmentos de raíces colonizadas es un proceso que se ha observado frecuentemente (Williams, 1990; Silvani *et al.*, 2006). Tommerup & Abbott (1981) sugieren que el tiempo de supervivencia de una hifa vegetativa dentro de una raíz senescente puede alcanzar los 6 meses.

La viabilidad de los propágulos en el suelo está afectada por un amplio rango de

factores tanto bióticos como abióticos. Los disturbios en el suelo reducen la viabilidad del inóculo, en especial de las hifas (Schalamuk, 2005).

La concentración de propágulos define la **infectividad** de un suelo, y expresa la habilidad de un suelo natural, que posee hongos formadores de micorrizas arbusculares, de iniciar una infección micorrícica en una planta hospedante.

La contribución relativa de cada tipo de propágulo en la colonización de las plantas es difícil de determinar (Smith & Read, 1997). Hay evidencias que señalan una variación dependiendo de las especies fúngicas (Klironomos & Hart, 2002) o de los habitats, relacionado generalmente a las diferencias en el comportamiento fúngico en respuesta a las condiciones ambientales (Braunberger *et al.*, 1996). Se sabe que los propágulos no presentan la misma eficiencia para producir nuevas unidades de infección (Jasper *et al.*, 1989).

El desempeño de los hongos formadores de micorrizas en la simbiosis como también el fenotipo final de las micorrizas puede considerarse como el resultado de la interacción de dos factores, la infectividad y la efectividad (Giovannetti & Gianinazzi-Pearson, 1994). Ambos factores dependen tanto de la planta como del hongo. La **infectividad** puede ser definida como la habilidad de una cepa fúngica de colonizar las raíces de la planta hospedadora, considerando su velocidad y extensión dentro de la raíz (tasa de infección). Este parámetro es altamente variable y puede determinarse por factores relacionados al comportamiento en la germinación de las esporas y en eventos de pre- y post-infección (Sieverding, 1991). Las variaciones en la cantidad de puntos de entrada exitosos, la temprana producción de arbusculos y la extensión del micelio en el interior de las raíces no sólo depende de la especie fúngica sino también del genotipo de

la planta hospedadora (Giovannetti *et al.*, 1993). Las diferencias en el potencial de infectividad y colonización de los tejidos vegetales están relacionados con la capacidad del hongo de promover o reprimir los mecanismos de defensa del hospedador (Gianinazzi-Pearson, 1994).

En tanto la **efectividad** es la capacidad de los hongos de llevar a cabo una función, como la captación de nutrientes, particularmente del fósforo. A partir de diversos parámetros se caracteriza la **eficiencia** de la simbiosis. Ésta se puede estimar en términos de la planta hospedante como un mayor y mejor desarrollo o supervivencia, un aumento en la nutrición mineral o el incremento en la tolerancia a condiciones de estrés biótico o abiótico (Bethlenfalvay & Linderman, 1992). El rango de respuesta a la micorrización puede ser afectada por la especie vegetal asociada y las condiciones del suelo (Sieverding, 1991). Con respecto a las características de las especies fúngicas la eficiencia depende de la tasas de producción de biomasa fúngica y distribución en las raíces y en el suelo; las características fisiológicas del micelio en términos de absorción y traslocación de nutrientes, el desarrollo de arbusculos, la eficiencia en el intercambio de nutrientes y su influencia en la transferencia hacia la interfase simbiótica en las células radicales y finalmente, del uso de los compuestos carbonados aportados por el hospedador en relación a la provisión de P a la planta (Gianinazzi-Pearson, 1994).

La eficiencia de la simbiosis está relacionada directamente con las plantas involucradas, éstas claramente influyen en el tipo y la extensión de la micorrización. Algunas especies de plantas no son colonizadas por hongos micorrícicos, se las denomina **no hospedadoras o no micotróficas**. En algunos casos se ha podido forzar la colonización, pero ésta ha sido incompleta y no se observó la formación de arbusculos.

En estas plantas se manifiestan distintos mecanismos de resistencia, como producción de compuestos antifúngicos o directamente carecen de señales necesarias para su reconocimiento (Vierheiling *et al.*, 2002).

El nivel de colonización que puede soportar una planta hospedante está definido por su genotipo y por la especie de hongo colonizadora, ya que distintas especies fúngicas difieren en su grado de colonización sobre un mismo hospedante (Ammani *et al.*, 1994). De igual modo, la compatibilidad en la asociación no es resultado de un simple proceso de reconocimiento ni representa la acción de un solo gen, sino de una serie de interrelaciones complejas entre ambos simbioses. Un mismo sistema radical puede ser colonizado simultáneamente por varias especies fúngicas y un mismo simbionte fúngico puede colonizar raíces de varias especies vegetales (Harley & Smith, 1983).

Las plantas pueden diferenciarse de acuerdo al **grado de dependencia** que presentan frente a la asociación micorrícica, éste fue definido por Gerdemann (1975) como el grado en el que la planta es dependiente de la condición micorrícica para producir su máximo crecimiento o rendimiento, a un determinado nivel de fertilidad del suelo. Esto se refiere al grado de respuesta a la colonización. La dependencia es una propiedad intrínseca de las plantas (Janos, 1988), puede variar ampliamente de una especie vegetal a otra, inclusive entre cultivares o ecotipos de la misma especie (Azcón & Ocampo, 1981). La dependencia micorrícica es el resultado de características morfológicas y fisiológicas de las plantas, las cuales son moduladas por la disponibilidad de nutrientes en el suelo (especialmente P) y la eficiencia del hongo micorrícico colonizador (Khalil *et al.*, 1994).

Los hongos formadores de micorrizas arbusculares no sólo establecen una asociación simbiótica mutualista con las plantas, sino que cumplen múltiples roles en los ecosistemas (Newsham *et al.*, 1995). Algunos autores los consideran microorganismos clave por ser altamente influyentes en los sistemas, particularmente en aquellos donde las condiciones climáticas y edáficas resultan estresantes para la mayor parte de la biota del suelo (Allen, 1991). Los hongos micorrícicos contribuyen al establecimiento de plantas pioneras micotróficas (Allen & Allen, 1988) y a la regulación de la composición específica vegetal (van der Heiden *et al.* 1998). Según Jones *et al.* (1997), pueden controlar directa o indirectamente los recursos disponibles para las plantas cambiando las condiciones bióticas o abióticas del ambiente. La multifuncionalidad de estos hongos es de importancia considerando aspectos económicos y ecológicos, a continuación se describen las funciones más importantes que influyen directamente sobre las plantas o sobre los ecosistemas.

- *Aumento del volumen de suelo explorado*: El volumen de suelo explorado por las raíces micorrizadas y el micelio externo aumenta entre 5-200 veces, considerando el desarrollo radial de las hifas alrededor de la raíz (Sieverding, 1991).
- *Captación y traslocación de nutrientes*: El efecto más trascendental producido en las plantas es el incremento de la tasa de crecimiento en respuesta al transporte de nutrientes, realizado por el hongo desde la solución del suelo (Sanders & Tinker, 1971). La contribución en la toma de nutrientes es de particular importancia para estos elementos que son transportados por procesos de difusión lentos, siendo el P el de mayor importancia, la tasa de captación está determinada por la morfología de la raíz y el micelio externo.

- *Condiciones adversas del suelo:* El micelio externo es más resistente que la raíz a distintas condiciones de estrés abiótico tales como pH extremadamente bajos o altos; salinidad; altas concentraciones de elementos tóxicos como Al, Fe y Mn; escasa aireación del suelo y sequía. Por ello, las plantas micorrizadas permanecen en contacto directo con el suelo por un período mayor de tiempo que las plantas no micorrizadas (Sieverding, 1991).

Bajo condiciones de estrés hídrico, permiten un desarrollo más rápido de las plantas, y una mayor recuperación debido a que influyen positivamente las tasas de movimiento del agua hacia el interior y el exterior de la planta hospedadora, con consecuentes efectos en la hidratación de los tejidos y la fisiología de las hojas, aumentando visiblemente las tasas fotosintéticas (Augé, 2001).

La presencia de micelio en el suelo no sólo permite la captación de nutrientes, sino que incrementa también el área de absorción de agua permitiendo extenderse más allá de la zona de sequía, evitando o retrasando la interrupción de la entrada de agua en la planta. Las hifas funcionan como puentes físicos debido a que mantienen el contacto entre la raíz y el agua del suelo; manteniendo el potencial osmótico, impidiendo así que se interrumpa la columna de agua en el interior de la planta, consecuentemente la transpiración se mantiene constante (Sieverding, 1980).

- *Control de patógenos:* Los hongos formadores de micorrizas arbusculares pueden incrementar, disminuir o no tener efecto en la severidad de los síntomas de las enfermedades producidas en las plantas o en la incidencia de agentes patógenos (Perrin, 1990).

• *Interacciones con microorganismos del suelo:* Se ha utilizado el término rizósfera para denotar una región del suelo que está influenciada por las raíces de las plantas y caracterizada por la intensa actividad microbiana. Esta actividad está sustentada por los nutrientes provenientes de exudados, mucílagos y residuos radicales. Existen interacciones sinérgicas entre microorganismos y hongos micorrícicos puede mejorar el crecimiento de las plantas. Entre estos microorganismos se incluyen solubilizadores de fósforo, fijadores de nitrógeno, rizobacterias promotoras del crecimiento de las plantas y organismos productores de sideróforos (Smith & Read, 1997).

Estas interacciones consecuentemente han influido en varias actividades humanas como en agricultura, incluyendo producción de alimentos, forraje, abono, etc., forestación y control de la erosión.

• *Agregación de los suelos:* Estos hongos producen glomalina, proteína hidrofóbica que contribuye a la agregación de partículas del suelo (Wright & Upadhyaya, 1998). La glomalina aumenta la hidrofobicidad del suelo, permitiendo una mayor penetración del aire y un mejor drenaje, favoreciendo la fertilidad, mejorando la estructura, aumentando el intercambio gaseoso y moderando las condiciones ambientales. Este es un proceso esencial para optimizar el establecimiento y desarrollo de las plantas (Oades, 1993).

• *Ciclado de nutrientes:* Debido a que los hongos formadores de micorrizas arbusculares conforman el grupo de organismos del suelo que contribuye directamente a la captación mineral por las plantas, se los considera de suma importancia en el ciclado de los nutrientes (Kling & Jakobsen, 1998).

La incorporación de nutrientes solubles a la biomasa fúngica favorece la disponibilidad de éstos en el ecosistema, evitando la insolubilización o mineralización

de los nutrientes mediante la fijación química o biológica e impidiendo su pérdida por lixiviación.

- *Interconexiones de plantas a través del micelio:* Los sistemas radicales en ecosistemas naturales están interconectados a través de una diversa población micelilar. Grupos de especies de árboles u otras plantas son unidas por una extensa red hifal, la cual es capaz de unir distintas plantas hospedadoras con las cuales establece simbiosis (Giovannetti *et al.*, 2004). A través de esta interconexión se realiza un transporte de hidratos de carbono y nutrientes entre distintas plantas. El proceso de facilitación es conflictivo, debido a que genera un replanteo de las interacciones dentro de las comunidades vegetales. Este “superorganismo” es reconocido como una asociación funcional en la cual las plantas pueden intercambiar recursos a través de la red hifal que las une (Read, 1997).

Debido al amplio rango de plantas que son colonizadas por los hongos micorrícicos, la red hifal producida posee un dinamismo que hasta la actualidad no ha sido totalmente valorada, cumpliendo un rol fundamental en la distribución de los recursos en las comunidades vegetales (Fitter *et al.*, 1996).

- *Diversidad de los ecosistemas:* Diferentes factores abióticos (CO<sub>2</sub>, contaminantes) inciden en las comunidades nativas de plantas, en consecuencia, se modifica el *status micorrícico* de los ecosistemas. Por otra parte las actividades humanas que afectan a la vegetación (incorporación de químicos, rotación de cultivos, manejo del suelo, deforestación), pueden generar serias consecuencias en la dinámica y diversidad de las comunidades fúngicas a ella asociadas (Giovannetti & Gianinazzi-Pearson, 1994). Estos cambios influyen luego sobre la diversidad de los ecosistemas naturales (van der Heijden *et al.*, 1998).

Se han reconocido 180 especies (Schubler, 2006), las cuales presentan baja especificidad. Las especies vegetales manifiestan respuestas de crecimiento diferencial a los hongos micorrícicos, por lo que la composición y diversidad de las comunidades de hongos arbusculares en ecosistemas naturales puede potencialmente afectar el patrón de coexistencia de las especies de plantas, y ser, por consiguiente un determinante en la estructura de la comunidad vegetal. Estos hongos tienen gran influencia en el mantenimiento de la diversidad y la productividad de las comunidades vegetales (Grime *et al.*, 1987; van der Heijden *et al.*, 1998), a su vez, un alto grado de diversidad vegetal aumentaría la diversidad fúngica. Esto ha sido observado recientemente en pastizales (Burrows & Pflieger, 2002) y en bosques templados (Landis *et al.*, 2004). Por consiguiente, cualquier variación en la población de hongos micorrícicos puede tener consecuencias sobre la composición de la comunidad vegetal (supervivencia, competencia, diversidad florística), causando cambios en la biología de los ecosistemas naturales (Miller & Allen, 1992; Molina *et al.*, 1992). Por otro lado, la composición de la comunidad vegetal puede afectar a la comunidad fúngica, es decir que cualquier factor, por ejemplo la combinación hospedador-simbionte, puede modificar la reproducción y supervivencia de los HFMA, cambiando la tasa de esporulación, la que operan como una fuerza selectiva que actúa sobre la composición de la población presente en el suelo (Giovannetti *et al.*, 1988). Por todo esto, es esencial, conocer en primer lugar 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).

Se ha estudiado la presencia de hongos formadores de micorrizas arbusculares en bosques templados (Dhillion *et al.* 1995) y tropicales (Zhao *et al.* 2001; Lovelock & Ewel, 2005). En estos ecosistemas se ha observado que las especies arbóreas presentan respuestas variables a la asociación micorrícica. Las distintas especies de árboles manifiestan un crecimiento diferenciado en estos ecosistemas a raíz de la micorrización, lo que posiblemente afecte la coexistencia de las plantas, siendo entonces un determinante de la estructura de la comunidad vegetal (van der Heijden *et al.*, 1998)

En Argentina se ha investigado sobre la diversidad de los hongos arbusculares en ambientes naturales como los patizales de la Pampa de Achala (provincia de Córdoba; Lugo, 1999), en bosques naturales de *Alnus acuminata* en el NOA argentino (provincias de Catamarca y Tucumán; Becerra, 2006) y en las yungas (provincia de Tucumán; Brandan de Weth, 2006).

Los bosques estudiados en la presente tesis, forman parte de los “talaes” de la Provincia de Buenos Aires, los cuales se distribuyen a lo largo de la costa del Río de la Plata y parte del litoral Atlántico ocupando suelos en los que las particularidades edáficas determinan condiciones de mayor xericidad con respecto a los suelos zonales (Parodi, 1940; Vervoost, 1967). Las especies que componen estos bosques se distribuyen en distintas provincias fitogeográficas y conforman en la provincia de Buenos Aires comunidades boscosas templadas semideciduas dominadas por dos especies arbóreas xeromórficas: *Celtis tala* Gill ex Planch. “tala”, y *Scutia buxifolia* Reiss. “coronillo”.

El proceso de regeneración de *C. tala* fue ampliamente estudiado por Arturi (1997 a y b). Los frutos de *C. tala* son consumidos por varias especies de aves que los

dispersan hacia diferentes sitios. Dentro del bosque existe una abundante disponibilidad de semillas que caen directamente de los individuos maduros entre febrero y abril. En condiciones experimentales las semillas presentan porcentajes de germinación que varía entre 40 % y 80%. En el bosque la germinación ocurre principalmente durante el verano siguiente a la caída, originando plántulas ampliamente distribuidas que alcanzan densidades de alrededor de 6 ind.m<sup>2</sup>. La mayor parte de las plántulas muere antes del invierno. Debido a que esa mortalidad está relacionada con momentos de baja disponibilidad de agua, es posible que ciertas asociaciones micorrícicas mejoren la capacidad de adquisición de ese recurso por parte de las plántulas de *C. tala*.

Los sitios donde se observa regeneración presentan disponibilidad de semillas, baja ocupación del suelo, menor biomasa de raíces arbóreas y herbáceas, y mayor disponibilidad de agua durante el verano. La ocupación del sitio por la vegetación preexistente reduce las probabilidades de colonización por nuevos individuos (Tilman, 1985; van der Valk, 1992; Tilman, 1993) y esto podría deberse a la reducción de los recursos disponibles, como el agua. La disponibilidad hídrica condiciona el crecimiento y las probabilidades de supervivencia de las plántulas (Raynal & Bazzaz, 1973; Kramer, 1974; Streng *et al.*, 1989; Lauenroth *et al.*, 1994) y su utilización puede ser más intensiva por parte de las gramíneas que por otros tipos biológicos (Bazzaz, 1979; Puigdefavregas, 1991).

En los talares de Magdalena no se observa regeneración de *C. tala* en los claros ni alrededor de los individuos aislados en los pastizales que se desarrollan sobre cordones desmontados. Por otra parte, la regeneración es abundante en plantaciones forestales de especies exóticas sobre los cordones (*Pinus sp.*, *Eucalyptus sp.* y *Acacia sp.*) así como

en banquetas, alambrados sobre pastizales y canteras abandonadas. En estas situaciones los renovales no sólo son más abundantes que en el bosque nativo sino que presentan crecimientos mayores (Arturi, 1997a).

El suelo removido en los sitios modificados por actividades humanas representa un factor muy importante en la regeneración de *C. tala*. La remoción del suelo favorece el desarrollo de raíces en plántulas de diferentes especies arbóreas al aumentar la aireación y la permeabilidad y la disminución de la densidad aparente del suelo (Beatty, 1984; Schaetzel *et al.*, 1989).

Los diferentes factores que influyen en la regeneración de *C. tala* están interrelacionados y presentan relaciones jerárquicas. El déficit hídrico sería la causa principal de mortalidad de las plántulas y el rápido desarrollo de las mismas puede constituir la vía de escape a ese factor. El desarrollo radicular permite a las plantas explorar un mayor volumen de suelo incrementando la cantidad de agua potencialmente disponible. Durante la estación de crecimiento los momentos de déficit hídrico alternan con otros de disponibilidad de agua. Las plantas que presenten mayor crecimiento, cuando exista agua disponible, estarán en mejores condiciones para tolerar los momentos de sequía (Arturi *et al.*, 2004). La asociación con hongos formadores de micorrizas podría incrementar el crecimiento de las plántulas de tala durante los períodos húmedos, aumentando su supervivencia durante los momentos de sequía.

### **Objetivo general**

Describir las comunidades de hongos formadores de micorrizas arbusculares en bosques xéricos de *C. tala*, *S. buxifolia* y áreas desmontadas en el Partido de Magdalena (provincia de Buenos Aires) evaluando su incidencia en el desarrollo de la fase temprana de *C. tala* en condiciones de invernadero.

## Objetivos particulares

*Objetivos referidos a las comunidades de hongos formadores de micorrizas arbusculares:*

- ♦ Describir las comunidades de hongos formadores de micorrizas arbusculares, a través de la riqueza, abundancia y diversidad.
- ♦ Estudiar el número de propágulos de hongos formadores de micorrizas arbusculares en los bosques puros de tala, bosques puros de coronillo, bosques con codominancia de ambas especies y en las áreas desmontadas.
- ♦ Observar la composición específica potencial de hongos micorrícicos en cada situación.

*Objetivos relacionados al desarrollo de la fase temprana de C. tala en condiciones de invernadero:*

- ♦ Identificar las especies más eficientes para el establecimiento del tala en bioensayos a escala de laboratorio.
- ♦ Establecer el grado de dependencia del tala a la micorrización.
- ♦ Conocer el efecto de los hongos micorrícicos sobre plántulas de tala bajo condiciones de estrés hídrico.

## Hipótesis de trabajo

Estos objetivos permitirían poner a prueba las siguientes hipótesis de trabajo:

- 1) Existe una variación en la composición de las comunidades de hongos arbusculares relacionada con las distintas situaciones: bosques puros de tala, bosques puros de coronillo, bosques con codominancia de ambas especies o áreas desmontadas.
- 2) La estabilidad en el flujo de compuestos carbonados provisto por las raíces arbóreas determina menor abundancia de esporas de especies de hongos micorrícicos en los tratamientos arbolados.
- 3) La mayor proporción de especies herbáceas determina mayor abundancia de esporas de hongos micorrícicos en (a) el área desmontada recientemente comparado con el desmonte antiguo y (b) en el bosque dominado por tala comparado con los otros bosques.
- 4) En las distintas situaciones de vegetación las esporas no indicarían la diversidad total ya que algunas especies fúngicas pueden encontrarse como micelio externo e interno en las raíces, evitando el gasto energético que implica la esporulación.
- 5) La asociación micorrícica actuaría como facilitador del establecimiento de *C. tala* que sólo regenera en situaciones disturbadas.

### Área de estudio

La zona muestreada se encuentra a 20 km hacia el SE de la localidad de Magdalena, Provincia de Buenos Aires ( $35^{\circ}11'S$ ,  $57^{\circ}17'W$ , figura 10).

Los talares se distribuyen a lo largo de la costa del Río de la Plata y parte del litoral Atlántico ocupando suelos en los que las particularidades edáficas determinan condiciones de mayor xericidad con respecto a los suelos zonales (Parodi, 1940; Vervoost, 1967).

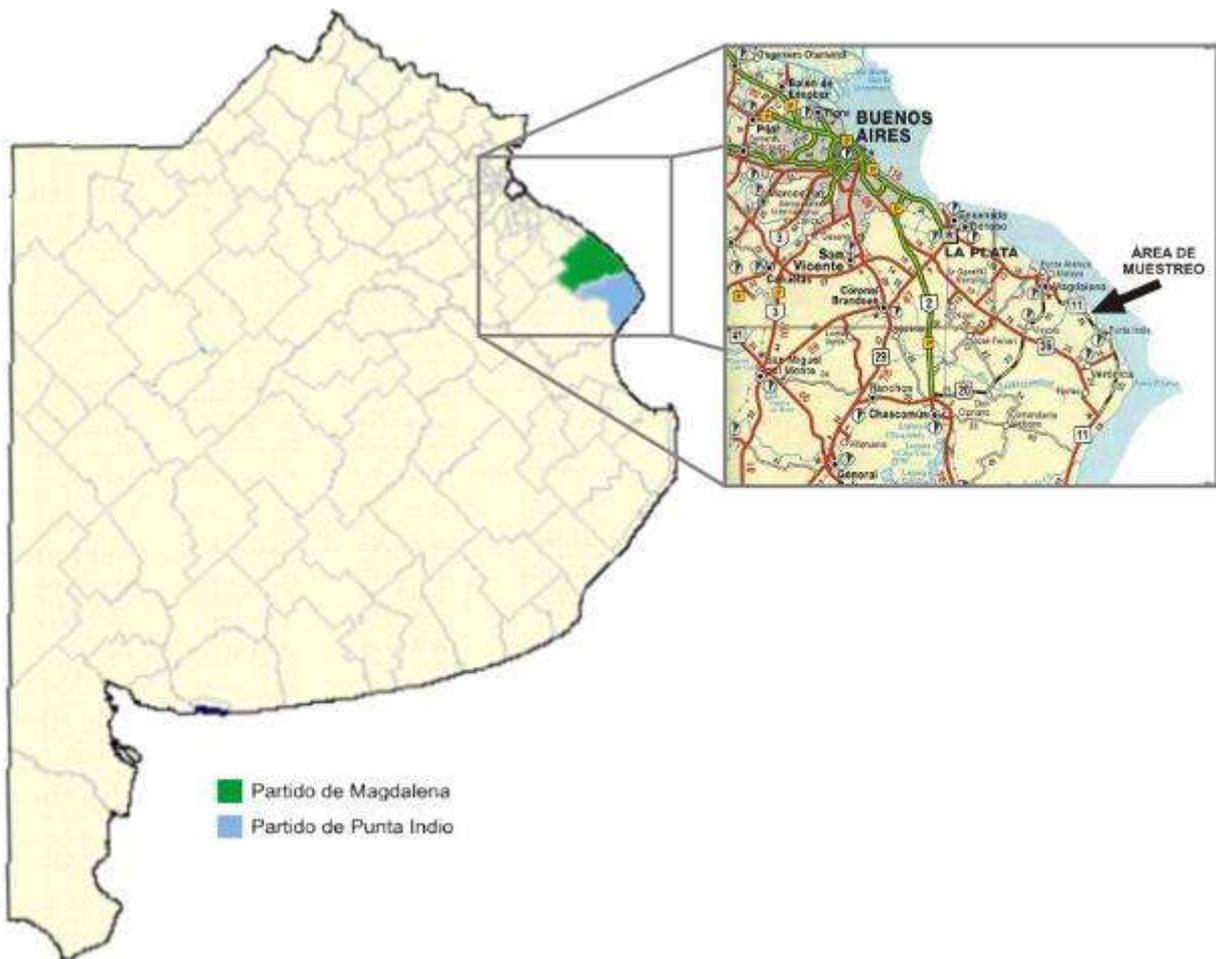


Figura 10: Ubicación del área de muestreo en el mapa de la provincia de Buenos Aires.

### *Clima*

El clima regional presenta una temperatura media anual de 15,9°C y precipitaciones de 885 mm por año con picos de ocurrencia en otoño y primavera (Servicio Meteorológico Nacional, 1986). La evapotranspiración potencial es de 750 a 800 mm anuales, por lo que en promedio, existe un exceso de agua en el balance anual. Sin embargo, el aumento de evapotranspiración en verano produce una disminución en el almacenaje y pueden existir períodos de déficit (Vervoost, 1967; Arturi, 1997a). Existen períodos húmedos en los que se producen inundaciones, sobre todo en los intercordones alternando con períodos de fuertes sequías tal como sucede en la mayor parte de la región pampeana (Barbagallo, 1983).

La cercanía al Río de La Plata y al Océano Atlántico confieren características oceánicas al clima de la región, con bajas amplitudes térmicas diarias y estacionales. La circulación de los vientos está regulada por la acción del anticiclón del Atlántico sur y del anticiclón del sur del Pacífico. Estos centros emisores hacen que el aire tenga una dirección predominantemente NE-SO con vientos cálidos del Atlántico durante el verano y vientos fríos del Pacífico durante el invierno (Burgos, 1968).

### *Suelos*

Desde el punto de vista geomorfológico el NE de la provincia de Buenos Aires representa un área transicional entre la Pampa Ondulada y la Pampa Deprimida. Esta última se caracteriza por su escasa pendiente y es atravesada por cursos de agua que desembocan en el Río de La Plata, la Bahía de Samborombón y en el Océano Atlántico.

El tipo de suelo dominante en los cordones, según la Taxonomía de Suelos es

Rendol típico, cuya génesis está condicionada por el carbonato de calcio litogénico y pedogénico; el primero es heredado del material originario y el segundo es de origen secundario formado por el perfil del suelo (West *et al.*, 1988).

El material originario es de origen biológico, valvas de moluscos depositadas durante ingresiones marinas del Cuaternario (Fidalgo *et al.*, 1975) y representan elevaciones de uno o dos metros sobre el nivel de las áreas adyacentes (León *et al.*, 1979). La depositación tuvo lugar en un ambiente de fuerte oleaje del SE, con un nivel marino en progresivo descenso, entre 8000 y 2000 años AP (Cavallotto, 1995). Estos depósitos se denominan cordones conchiles o albardones. Son considerados como suelos “intrazonales”, debido a que el factor de formación supera al efecto del clima y la vegetación.

El nivel topográfico aumenta suavemente al alejarse de la costa del río por lo que la napa freática se encuentra a menor profundidad en los cordones más cercanos a la costa que en aquellos más alejados.

Los suelos tienen un perfil de escaso desarrollo, con secuencias A1-AC-C o bien A1-C. Las texturas son medianamente gruesas a gruesas, presentando desde superficie fragmentos gruesos (>2mm) constituidos por detritos de conchilla y rodados calcáreos. Su participación aumenta en profundidad, haciéndose máximo en el horizonte C (Hurtado *et al.*, 1988). En la tabla I se resumen los datos analíticos del perfil.

El horizonte superficial se caracteriza por su color oscuro, con materia orgánica en contenido variable, alcanzando valores excepcionalmente altos (10-12%). El grado de humificación de la materia orgánica es elevado: 88% para A1 y 84% para AC (Sánchez, 1976). Esto está asociado a la intensa actividad biológica resultante de las condiciones

ecológicas locales, como también a otros factores físicos y químicos: pH, aireación, riqueza de calcio y nitrógeno y a la rápida descomposición biofísica de los restos vegetales que se incorporan al suelo. Estas condiciones favorecen asimismo una buena agregación, presentando los horizontes A1 una estructura granular o migajosa bien expresada. Esta cualidad, unida a la textura, le confiere al suelo una alta velocidad de infiltración (Hurtado *et al.*, 1988). Por consiguiente, son suelos bien drenados con una moderada permeabilidad.

En los intercordones se desarrolla la pradera salada, con suelos aluviales de texturas contrastantes, y un alto contenido de sodio y la pradera húmeda con un drenaje imperfecto, con suelos hidromórficos no alcalinos (Sánchez, 1976).

HORIZONTE	A1	AC	C (1)	C(2)
<b>Profundidad (cm)</b>	0-20	20-35	35-80	80+
<b>pH (pasta)</b>	7.4	7.8		
<b>pH 1:2:5</b>	7.6	7.9		
<b>pH CIK 1N</b>	7.0	7.2		
<b>CaCO<sub>3</sub></b>	48	94		
<b>Resistencia (pasta) (<math>\Omega</math>)</b>	803	1436		
<b>Arcilla &lt; 2<math>\mu</math></b>	9.95	15.56	1.44	0.39
<b>Limo 2-50<math>\mu</math></b>	38.79	16.77		
<b>Arena 50-2000<math>\mu</math> (total)</b>	51.26	67.67	98.56	99.61
<b>C org (%)</b>	6.06	2.24		
<b>Materia orgánica (%)</b>	10.44	3.86		
<b>N total (%)</b>	0.665	0.196		
<b>Relación C/N</b>	9.1	11.4		
<b>Capac. Int. Cat. (meq/100g)</b>	54.0	35.0		
<b>Ca<sup>2+</sup> (meq/100g)</b>	-	-		
<b>Mg<sup>2+</sup> (meq/100g)</b>	-	-		
<b>K<sup>+</sup> (meq/100g)</b>	0.9	0.5		
<b>Na<sup>+</sup> (meq/100g)</b>	0.7	0.5		

**Tabla I:** Datos analíticos del perfil correspondiente a los suelos del talar. **(1)** Capa de conchilla medianamente fragmentada **(2)** Capa de conchilla escasamente fragmentada (Hurtado *et al.*, 1988).

### Vegetación

Los talarés están conformados por siete especies arbóreas: *Celtis tala* Gill. ex Planch. “tala”, *Scutia buxifolia* Reiss. “coronillo”; *Jodinia rhombifolia* H. et. A “sombra de toro”, *Schinus longifolius* (Lindt.) Speg. “molle”, *Sambucus australis* Cham et. Schelecht “sauco”, *Phytolacca dioica* L. “ombú” y *Sapium haemospermum* Muell.

Arg. “curupí” (Goya *et al.*, 1992).

Según su composición específica se los ha considerado como una comunidad edáfica dentro de la Provincia Pampeana (Cabrera & Willink, 1980). De acuerdo con Holdridge (1978) el área corresponde a la zona de vida de “Bosque Seco Templado Cálido”.

El patrón de distribución del bosque nativo es en isletas que varían su tamaño entre 1 y 30 ha., formando un conjunto de franjas paralelas y subparalelas a la costa del Río de La Plata (figuras 11 y 12). Este patrón corresponde al de depositación y formación de los cordones. Presentan un ancho variable entre 50 y 100 m sobre los que se desarrolla el bosque. Entre los cordones se encuentran pastizales naturales sobre suelos anegadizos, este contraste permite definir claramente el límite entre el bosque y el pastizal, indicando una asociación entre el sustrato y el tipo de vegetación.



**Figura 11:** Vista de un cordón dominado por tala y coronillo y de un intercordon.



**Figura 12:** Vista de un cordón dominado por tala y de un intercordón.

La heterogeneidad ambiental del área determina la variación en la composición de la vegetación (Cabrera, 1968). La dominancia de una especie está determinada por representar por lo menos el 90% de los valores de los parámetros estructurales. En sentido transversal a la costa, se observa una variación espacial claramente definida, en la cual los cordones más alejados al río presentan una clara dominancia de *C. tala* (figuras 13, 14 y 15), en los cordones cercanos domina *S. buxifolia* (figuras 16 y 17) y en los intermedios existe una codominancia de ambos (Goya *et al.*, 1992). Esta gradación determina una variación en la composición herbácea, no sólo entre los distintos cordones, sino posiblemente dentro de un mismo cordón, según la ubicación en éstos (interior del bosque, ecotono, pastizal gramíneo).

La estructura del bosque presenta una elevada ramificación basal debido al rebrote de cepa, como consecuencia de la corta de árboles o de la muerte de las ramas principales. Los individuos se encuentran distribuidos en forma agregada formando grupos mono o multiespecíficos de árboles contactados por su base. La altura del dosel

de estos bosques es de 7 a 10 m, con un estrato arbóreo único y continuo y un estrato arbustivo casi inexistente (Goya *et al.*, 1992).

El tala es un árbol caducifolio, su foliación es estacional, presenta un solo período de floración, el cual se produce en primavera y comienzos del verano. La fructificación es máxima en otoño y presenta una asociación temporal positiva entre floración y foliación, presentando un defasaje significativo de la foliación el cual coincide con la máxima disponibilidad de agua. Esta asociación es igual en el coronillo, pero éste a diferencia del anterior es un árbol perennifolio, cuya floración es máxima en primavera, y presenta incrementos de floración intermedios en otoño e invierno. La fructificación se produce en primavera y otoño-invierno y presenta aumentos en sus valores en invierno y verano (Murriello *et al.*, 1993).



**Figuras 13, 14 y 15:** Fotografías del interior de los cordones dominados por *C. tala*.



**Figuras 16 y 17:** Fotografías del interior de los cordones dominados por *S. buxifolia*.

Las variaciones de dominancia de especies arbóreas determinan una variación en la composición herbácea la que depende también de la ubicación: interior del bosque, borde, áreas sin cobertura arbórea (Arturi *et al.*, 2006). El bosque dominado por tala constituye una unidad homogénea con una cubierta herbácea anual, mientras que el bosque dominado por coronillo presenta un aspecto diferente, con un sotobosque umbrío y escasa vegetación herbácea.

Los pastizales sobre cordones, originados en general por desmonte, presentan alta cobertura de gramíneas incluyendo pastos perennes y anuales (figuras 18, 19, 20 y 21). La cobertura de las especies herbáceas se modifica cuando se reduce la cobertura arbórea detectándose inicialmente un aumento de especies cespitosas y erectas anuales (Arturi *et al.*, 2006). Los desmontes antiguos están conformados por las siguientes especies vegetales: *Ambrosia tenuifolia* Spreng., *Anthemis cotula* L., *Briza minor* L., *Bromus brevis* Nees ex Steud. *subsp. brevis*, *Bromus catharticus* Vahl, *Carduus acanthoides* L., *Carduus pycnocephalus* L., *Carex sp*, *Centaurea calcitrapa* L., *Chaptalia arechavaletae* Arechav., *Daucus pusillus* Miehx, *Echium plantagineum* L., *Hipchoeris chillensis* (Kunth) Hieron, *Juncus sp.*, *Lolium multiflorum* Lam., *Marrubium vulgare* L., *Medicago lupulina* L., *Paspalum dilatatum* Poir., *Solidago chilensis* Meyen, *Sonchus asper* (L.) Hill, *Spahaeralcea bonariensis* (Cav.) Griseb., *Stenotaphrum sp*, *Stipa megapotamia* Spreng. ex Trin., *Stipa neesiana* Trin & Rupr. *Var. neesiana*, *Teucrium cubense* Jaq.. (Goya *et al.*, 1992, Arturi *et al.*, 2006).

Asimismo en los desmontes recientes las especies de plantas que están presentes son: *Blumembachia urens* (Vell.), *Bothriochloa laguroides* (DC.) Herler *subsp. laguroides*, *Chaptalia arechavaletae* Arechav., *Dactylis glomerata* L., *Galium aparine* L., *Lolium multiflorum* Lam, *var multiflorum*, *Paspalum dilatatum* Poir., *Passiflora caerulea* L., *Solanum glaucophyllum* Dest., *Sonchus asper* (L.) Hill, *Stellaria media* (L.) Cirilo *var. Media*. (Goya *et al.*, 1992, Arturi *et al.*, 2006).



**Figuras 18 y 19:** 18. Fotografía del área desmontada antiguamente. 19. Fotografía del área desmontada recientemente.



**Figuras 20 y 21:** Fotografías del área desmontada recientemente

### ***Descripción de las comunidades de hongos formadores de micorrizas arbusculares presentes en los bosques de C. tala***

#### **Diseño experimental**

Las situaciones muestreadas fueron: bosque dominado por tala, bosque dominado por coronillo, bosque con codominancia de ambas especies y dos áreas desmontadas. Estas situaciones fueron seleccionadas mediante criterios de reconocimiento fotográfico y a campo (Goya *et al.*, 1992).

De cada tratamiento se tomaron tres muestras, cada una corresponde a un cordón o albardón con bosques puros y codominantes (3 repeticiones: las repeticiones de cada tipo de bosque se tomaron en diferentes albardones) siguiendo un diseño en bloques completos. Un bloque se situó en el sector de cordones más alejado de la costa a aproximadamente 3000 m de la costa del Río de La Plata. Los dos bloques restantes se ubicaron en cordones localizados en posiciones intermedias entre los 3000 y 2000 m desde la costa del río. En el caso de los tratamientos con desmontes (desmonte antiguo más de 15 años y desmonte reciente menos de 4 años) se tomó un sólo sitio para cada uno. Las tres observaciones tomadas dentro de cada uno constituyen pseudorrepeticiones. Esto se debió a que no se disponía de otras áreas con idénticas condiciones en las cercanías de los bloques.

Las muestras se tomaron con pala del suelo de la rizósfera correspondiente a la vegetación tanto herbácea como arbórea, hasta 15 cm de profundidad, y cada una fue

constituida por tres submuestras para lograr una muestra compleja de cada repetición. Dichas 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 diez muestreos durante dos años: febrero, abril, junio, agosto, octubre, diciembre de 2003 y febrero, mayo, agosto y noviembre de 2004.

En todos los ensayos que se describen a continuación, las plantas crecieron bajo condiciones controladas, fueron alojadas en invernadero, regadas periódicamente para mantener el nivel de agua a capacidad de campo. Las condiciones de luz y temperatura fueron controladas: se mantuvo la temperatura a 24° C ± 2°C con un fotoperíodo de 16 horas de luz provistas por lámparas incandescentes blanco-frías.

### **Determinación del status micorrícico de *C. tala***

Para establecer el status micorrícico de *C. tala* se colectaron raíces de tala pertenecientes a árboles de bosque dominado por tala. Las raíces fueron clarificadas mediante una hidrólisis alcalina, en la que se alterna KOH al 10% y HCl al 0.1N y posteriormente fueron teñidas con azul de tripano 0.05% en ácido láctico (Phillips & Hayman, 1970). Las raíces teñidas fueron observadas en microscopio óptico.

Por otra parte, plántulas de tala, germinadas en condiciones de esterilidad en perlita:vermiculita, 1:1 fueron inoculadas con *Glomus mosseae* (Nicolson & Gerd.) Gerdemann & Trappe, y fueron transplantadas a macetas con sustrato tinalizado compuesto por suelo del bosque de tala y perlita:vermiculita en proporción v/v/v 1:2:2.

Luego de 40 días se cosecharon y se tiñeron las raíces mediante la técnica antes descrita (Phillips & Hayman, 1970). Las raíces teñidas fueron observadas y fotografiadas en microscopio óptico.

**Descripción de las comunidades de hongos formadores de micorrizas arbusculares presentes en las distintas situaciones, a través de la riqueza, abundancia y diversidad.**

Se tomaron 100 g de muestra de suelo rizosférico de cada uno de los tratamientos para su análisis en el laboratorio empleando la técnica de tamizado húmedo y decantado (Gerdemann & Nicolson, 1963) utilizando tamices de distinto tamaño de malla: 450, 105, 75 y 30  $\mu\text{m}$ , y centrifugación en gradiente de sacarosa (Walker *et al.*, 1982). Estas técnicas consisten en un lavado sucesivo del suelo a través de los distintos tamices luego de lo cual las fracciones más pequeñas son centrifugadas en iguales volúmenes con sacarosa para obtener en la interfase agua-sacarosa todas las esporas y esporocarpos presentes en la muestra.

Posteriormente, se separaron las esporas en categorías basándose en tamaño, color y otros caracteres morfológicos. Se adoptó el criterio taxonómico de Schüßler *et al.* (2001); para la identificación de las especies se siguió a Pérez & Schenck (1988), a la colección Internacional de hongos formadores de micorrizas vesículo arbusculares (INVAM, <http://invam.caf.wvu.edu>) y se comparó con el material presente en el banco

de germoplasma del Instituto Spegazzini. Las esporas fueron conservadas en preparados permanentes en alcohol polivinílico (Omar *et al.*, 1979), con y sin reactivo de Melzer (Morton, 1988).

Las esporas y esporocarpos aparentemente saludables y sin ningún tipo de ataque fueron cuantificadas; se consideró a los esporocarpos como unidad.

La abundancia (A) de esporas se expresó como:

$$A_x = \frac{\text{N}^\circ \text{ de esporas de } sp_x}{100 \text{ g de suelo}}$$

Para referir a 100 g de suelo seco la cantidad de esporas contadas en cada situación, se tomó una muestra de cada tratamiento y se la secó en estufa a 80°C hasta peso constante. Luego se estimó por diferencia el coeficiente de humedad y se aplicó en cada una de las muestras.

Para determinar la abundancia de las esporas en las muestras de campo se realizó su categorización lo cual permitió una mejor visualización de los datos. Las categorías se expresaron de **0** a **5** y contuvieron los siguientes intervalos de abundancias: **0** para 0 esporas/ 100 g de suelo seco, **1** para 0 a 50 esporas/ 100 g suelo seco, **2** para 51 a 100 esporas/ 100 g suelo seco, **3** para 101 a 500 esporas/ 100 g suelo seco, **4** para 501 a 1000 esporas/ 100 g suelo seco y **5** para más de 1000 esporas/ 100 g suelo seco.

Las diferencias de composición entre distintos tratamientos de cobertura arbórea en la composición específica se evaluaron utilizando el 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 sucesivos ejes. La determinación del número de ejes a retener se basó en la evaluación subjetiva del grado de separación entre tratamientos. Sólo se analizaron los ejes sobre los que se observaron tendencias consistentes de diferenciación entre las diferentes situaciones muestreadas. El programa utilizado fue MVSP Version 3.13b. Copyright © 1985 - 2002 Kovach Computing Services. Los datos se transformaron mediante la aplicación de raíz cuadrada y el criterio de selección de los componentes principales se resolvió según la regla de Kaiser. Se realizó un ANOVA de una vía para analizar las diferencias obtenidas entre tratamientos con respecto a su posición en el primer eje de variación. Posteriormente se realizó la prueba de Tuckey para comparaciones múltiples que permitió evaluar las diferencias entre tratamientos.

La dominancia de cada especie se calculó mediante la siguiente fórmula:

$$\text{Dominancia } sp_x = \frac{\text{N}^\circ \text{ de esporas de } sp_x}{\text{N}^\circ \text{ total de esporas}} \times 100$$

Se estimó la frecuencia de cada especie como el número de presencias de una especie en el total de muestreos realizados.

La dominancia fue utilizada para calcular el índice de biodiversidad ( $H'$ ) de Shannon – Wiener (Magurran, 1988)

$$H' = \sum_{i=1}^s p_i (\log_2 p_i)$$

siendo  $p_i$  la probabilidad de encontrar cada especie  $i$  en una muestra

Además se calculó la riqueza específica ( $S$ ) que equivale al número de especies diferentes encontradas en las muestras y el índice de equitabilidad de Pielou ( $J'$ ) calculado como:

$$J' = H' / \log_2 S$$

Ambos parámetros, riqueza ( $S$ ) y equitabilidad ( $J'$ ) son componentes de la diversidad específica ( $H'$ ).

Para cada uno de los índices –riqueza específica, índice de diversidad, índice de equitabilidad- se aplicó un ANOVA en bloques con un factor (Steel & Torrie, 1992) tomando a los tratamientos como variables independiente, a las fechas de muestreo como bloques y a los valores del índice como la variable dependiente. Se realizó posteriormente la prueba de Tuckey para comparar los resultados entre sí. La homogeneidad de varianza fue evaluada mediante la prueba de Bartlett (Steel & Torrie, 1992).

Se utilizó el coeficiente de correlación de Pearson para evaluar las variaciones de la biodiversidad en relación con la riqueza de especies ( $S$ ) y su distribución en las muestras ( $J'$ ).

### **Estudio del número de propágulos de hongos formadores de micorrizas arbusculares presentes en las distintas situaciones.**

La infectividad del suelo se midió mediante un bioensayo en laboratorio, siguiendo la metodología descrita por Moorman & Reeves (1979). Para ello se efectuó un muestreo en febrero de 2004, de los suelos de los distintos tratamientos analizados - bosque dominado por tala, bosque dominado por coronillo, bosque con codominancia de ambas especies y las dos áreas desmontadas-. Se procedió a establecer el número de esporas presentes en 100 g de suelo seco utilizando el método de tamizado húmedo, decantación y centrifugación en gradiente de sacarosa anteriormente mencionado. Esta estimación se hizo para relacionar el número de esporas presentes en la muestra con la colonización de las raíces. Para verificar la infectividad se realizaron 3 diluciones de suelo de cada situación (v/v 1:0; 1:4 y 1:40) en perlita-vermiculita estéril (v/v 1:1) y 12 repeticiones (Díaz & Honrubia, 1993). Se utilizó como planta hospedadora *Medicago sativa* L. (alfalfa) dado que es un buen hospedante para hongos formadores de micorrizas y produce una respuesta positiva a la inoculación micorrícica (Cabello, 1997). Se colocaron 2 plántulas por maceta. Para observar el estado de la micorrización, se realizaron 3 cosechas: a los 15, 30 y 60 días de iniciado el ensayo, en los que se tomaron al azar 4 macetas y se tiñó el sistema radical completo de ambas plantas (Phillips & Hayman, 1970). Se evaluaron los porcentajes de colonización mediante el método de Giovannetti & Mosse (1980) que consiste en disponer al azar segmentos de raíces en una cápsula de Petri con una grilla de 1cm de lado. En un microscopio estereoscópico se contaron 100 intersecciones entre raíces y las líneas de

la grilla de las cuales se cuantificó el número de puntos en los que se observaron estructuras de los hongos formadores de micorrizas y en aquellos que no presentaron ninguna estructura.

Los resultados obtenidos fueron analizados mediante un ANOVA de medidas repetidas, en el que se determinó el efecto de la dilución y del tiempo así como su interacción.

#### **Análisis de la composición específica potencial de los hongos formadores de micorrizas arbusculares.**

Con el objeto de analizar la composición específica potencial de los hongos arbusculares se estableció un biosejo en invernadero. Debido a que la formación de esporas es inducida por una amplia variedad de factores físicos, químicos y biológicos, existen altas probabilidades que al momento de la toma de muestra del campo, no todas las especies hayan esporulado o por lo menos que el número y estado de las esporas permitan su identificación. Por lo tanto se recomienda reproducir en plantas trampa las poblaciones de hongos micorrícicos (Sieverding, 1991). Las plantas trampa se realizaron en macetas con sustrato tinalizado inoculado con distintos tipos de propágulos: suelo –el cual incluye todos los tipos de propágulos: esporas, micelio y raíces colonizadas-, micelio y raíces colonizadas (Brundrett *et al.*, 1999). El uso de los diferentes propágulos permite obtener mayor cantidad de información sobre la biota

fúngica en suelo (Murakoshi *et al.*, 1998). Las plantas empleadas como trampa se seleccionaron siguiendo una serie de criterios: deben ser micotróficas, deben estar adaptadas al clima en el que se van a cultivar, deben tener un rápido y buen crecimiento (Sieverding, 1991). Siguiendo estos conceptos se utilizó como planta hospedadora una gramínea *Sorghum vulgare* L. (sorgo), que estimula el crecimiento de las hifas en las raíces y una leguminosa *Medicago sativa* L. (alfalfa), que favorece la esporulación (Cabello, 1997; Schalamuk, 2005).

Las plantas se dejaron crecer 10 meses para favorecer la esporulación y se extrajeron muestras que permitieron observar las distintas especies de hongos formadores de micorrizas.

En todos los casos se realizó la extracción de las esporas mediante las técnicas de tamizado húmedo (Gendemann & Nicolson, 1973) y centrifugación en gradiente de sacarosa (Walker *et al.*, 1982) anteriormente citadas. Se siguieron además los mismos criterios de identificación y cuantificación usado para las esporas de campo. Para referir a 100 g de suelo seco la cantidad de esporas contadas en cada situación, se tomó una muestra de cada tratamiento y se la secó en estufa a 80°C hasta peso constante. Luego se estimó por diferencia el coeficiente de humedad y se aplicó en cada una de las muestras.

A continuación se especifica la metodología empleada en cada caso para la instauración de cada dispositivo experimental.

*Plantas trampa para aislamiento de especies de hongos micorrícicos a partir de suelo*

Se mezclaron en macetas de 750 ml de capacidad muestras complejas – formadas por 3 submuestras- de cada uno de los tratamientos. Se utilizaron 700 ml de sustrato conformado por suelo del talar tinalizado y perlita-vermiculita estéril en proporción v/v 2:1:1. Se realizaron 3 repeticiones por tratamiento. En cada maceta se sembraron semillas de alfalfa y sorgo previamente esterilizadas en superficie con hipoclorito de sodio al 5% (Wartud, 1982).

A los 6 meses del inicio del ensayo, se hizo una primera extracción de muestras de suelo de la maceta con un sacabocado, extrayendo 100 g de sustrato rizosférico para la obtención de las esporas. A los 16 meses se realizó una segunda extracción.

*Plantas trampa para aislamiento de especies de hongos micorrícicos a partir de segmentos de raíces colonizadas*

Se colocaron en macetas de 750 ml de capacidad, 15g de segmentos de raíces esterilizadas en superficie con hipoclorito de sodio al 5%. En los tratamientos correspondientes a bosques de *C. tala* y *S. buxifolia* las raíces pertenecieron a las especies antes mencionadas y en los tratamientos correspondientes a las áreas desmontadas se utilizó una mezcla al azar de las raíces de las plantas herbáceas presentes. Se utilizaron 700 ml de sustrato conformado por suelo del talar tinalizado y perlita-vermiculita estéril en proporción v/v 2:1:1. Se realizaron 3 repeticiones por tratamiento. En cada maceta se sembraron semillas de alfalfa y sorgo previamente esterilizadas en superficie con hipoclorito de sodio al 5% (Wartud, 1982).

Se realizaron dos extracciones de esporas, la primera a los 9 meses y la segunda a los 14 meses de instalado el experimento.

*Plantas trampa para aislamiento de especies de hongos micorrícicos a partir de micelio*

Se utilizaron macetas de 200 ml de capacidad con perlita-vermiculita estéril (v/v 1:1), en ellas se adicionó el micelio presente en las muestras de suelo de cada tratamiento. Para la obtención de micelio, se tamizaron mediante las técnicas ya descritas 50 g de cada muestra de suelo, se extrajeron mediante micropipeta todas las esporas presentes y con pinzas todos los segmentos de raíces, de modo que en el agua de centrifugado sólo quedaron las hifas (Schalamuk, 2005).

En cada maceta se sembraron semillas de alfalfa esterilizadas en superficie (Wartud, 1982). Se realizaron tres repeticiones por tratamiento.

En este experimento, a diferencia de los anteriores las macetas no contuvieron como parte del sustrato suelo tinalizado, por lo que se debió aplicar 10 ml de solución nutritiva tres veces por semana, esta solución contuvo los siguientes elementos: 0.75 mM  $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ , 1 mM  $\text{NaNO}_3$ , 1 mM  $\text{K}_2\text{SO}_4$ , 2 mM  $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ , 3.2  $\mu\text{M}$   $\text{NaHPO}_4 \cdot 12\text{H}_2\text{O}$ , 0.025 mM FeNa-EDTA, 5  $\mu\text{M}$   $\text{MnSO}_4 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ , 0.25  $\mu\text{M}$   $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ , 0.5  $\mu\text{M}$   $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ , 0.025 mM  $\text{H}_3\text{BO}_3$ , 0.1  $\mu\text{M}$   $\text{NaMoO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$  (Cabello, 1997).

A los 6 meses todo el sustrato fue tamizado para la extracción de las esporas.

***Importancia de los hongos formadores de micorrizas en el desarrollo de la fase temprana de *C. tala* en condiciones de invernadero.***

**Prueba de eficiencia en tala**

Se realizó un experimento para probar la eficiencia de distintas especies de hongos formadores de micorrizas arbusculares sobre el crecimiento de *C. tala*. El ensayo se llevó a cabo en mayo de 2005.

Se utilizaron plántulas de tala obtenidas a partir de semillas colectadas en la zona de muestreo, las cuales se hicieron germinar bajo condiciones de esterilidad. Las plántulas fueron seleccionadas del almácigo por uniformidad de tamaño y transplantadas a razón de una por maceta. Se utilizaron macetas profundas - 2.5 l y 25 cm de largo-. El sustrato consistió en fracción fina de perlita:vermiculita (v/v 1:1) al que se le adicionó 13.5 g de un fertilizante de acción controlada (Osmocote® NPK 14-14-14).

Los tratamientos fueron **i)** control sin inocular (C), **ii)** Plántulas inoculadas con *Glomus intraradices* LPS cultivo N° TF28, aislado del Bosque de *Nothofagus* en la provincia de Tierra del Fuego, Argentina (GI), **iii)** Plántulas inoculadas con el sustrato de las plantas trampa obtenidas a partir de suelo del bosque dominado por tala (sI), **iv)** Plántulas inoculadas con el sustrato de las plantas trampa obtenidas a partir de raíces del bosque de tala (sII) y **v)** Plántulas inoculadas con suelo del bosque de tala (S). Se realizaron tres réplicas por tratamiento.

El inóculo consistió en 20 g de suelo rizosférico de plantas de *M. sativa* el cual contenía 350-500 esporas, micelio y segmentos de raíces colonizadas. Luego de 7 meses fueron cosechadas.

Los parámetros evaluados relacionados al crecimiento de la planta fueron: longitud y diámetro del tallo, número de ramas, longitud total de la raíz, peso seco aéreo, peso seco radical y peso seco total. La biomasa se calculó a partir del peso seco y constante de cada parte de la planta obtenido luego de permanecer éstas 24 hs en estufa de secado a 80°C.

Se calculó el número de esporas de los hongos inoculados a partir de su extracción del sustrato mediante las técnicas ya especificadas.

Se realizó un ANOVA de una vía empleando los parámetros de crecimiento medidos de la planta, el número de esporas y el porcentaje de colonización como variable dependiente y los tratamientos como variable independiente.

### **Grado de dependencia a la micorrización del tala**

Con los datos obtenidos en los experimentos anteriores se estimó la dependencia a la micorrización (MD):

$$MD = \frac{PS \text{ planta micorrizada} - PS \text{ planta no micorrizada}}{PS \text{ planta micorrizada}} \times 100$$

PS: peso seco

Se estableció, además el índice de calidad de plántulas (ICP) el cual se calculó según Dickson *et al.* (1960) con la siguiente fórmula:

$$\text{ICP} = \frac{\text{peso seco total (g planta}^{-1}\text{)}}{\frac{\text{altura (cm)}}{\text{Diam. de la raíz a la altura del cuello (cm)}} + \frac{\text{peso seco del tallo (g planta}^{-1}\text{)}}{\text{peso seco de raíz (g planta}^{-1}\text{)}}}$$

### **Análisis del efecto de los hongos micorrícicos sobre plántulas de tala bajo condiciones de estrés hídrico.**

Para evidenciar el efecto de la inoculación de hongos formadores de micorrizas arbusculares en el establecimiento de *C. tala* bajo condiciones de estrés hídrico se formuló el siguiente ensayo de laboratorio.

Se obtuvieron plantines de tala a partir de semillas colectadas en la zona de muestreo y germinadas bajo condiciones de esterilidad. Inmediatamente después de la aparición de la primera hoja verdadera fueron transplantadas a macetas de 750 ml de capacidad con 700 ml de suelo del talar tinalizado.

Los tratamientos fueron: *i*) control sin inocular (C), *ii*) inoculado con *Glomus intraradices* LPS cultivo N° TF28, aislado del Bosque de *Nothofagus* en la provincia de Tierra del Fuego, Argentina (GI), *iii*) inoculado con *Glomus clarum* Universidad de Kent, Canterbury, UK (GC), *iv*) inoculado con el sustrato de las plantas trampa obtenidas a partir de suelo del bosque dominado por tala (S) y *v*) inoculados con el sustrato de las plantas trampa obtenidas a partir de raíces del bosque de tala (R). Se

realizaron 4 repeticiones de cada tratamiento. El inóculo consistió en 150 g de suelo rizosférico de plantas de *Medicago sativa* el cual contenía  $450 \pm 55$  esporas, micelio y segmentos de raíces colonizadas.

El contenido de agua en el suelo fue determinado por gravimetría. Para ello se secaron 500 g de suelo en estufa a 70°C durante 48 hs para estimar el contenido inicial de agua y de sustrato mineral (Peso seco).

Se aplicó un riego diferencial a las macetas, para lograr un amplio rango de disponibilidad de agua, desde la capacidad de campo hasta una sequía pronunciada. Los porcentajes de agua en el suelo utilizados fueron 22% (capacidad de campo), 17% (sequía moderada) y 14% (sequía pronunciada). El nivel de agua en cada tratamiento se obtuvo en forma gradual a medida que las macetas perdían agua. Una vez alcanzado los porcentajes de humedad requeridos se comenzó a reponer la cantidad de agua perdida diariamente.

Para disminuir la evaporación del suelo y establecer mayor estabilidad en la temperatura del suelo se colocaron pequeñas esferas de telgopor formando una capa sobre la superficie de la maceta.

Luego de 12 y 14 días de alcanzados los niveles de agua correspondientes a cada uno de los tratamientos (22, 17 y 14%) se midió la fluorescencia de la clorofila (f) en cada planta utilizando un fluorímetro portátil FMS2 (Fluorescence Monitoring System, Hansatech, UK). Los parámetros fueron calculados de acuerdo a Maxwell & Johnson (2000).

Luego de medir la fluorescencia de la clorofila, en el día 14 las plantas fueron

cosechadas. Se midieron la longitud y el diámetro del tallo, el número de hojas, la longitud total de la raíz y las biomásas aérea, radical y total. Además se calculó el porcentaje de colonización micorrícica, utilizando la metodología citada anteriormente.

Para estimar el contenido relativo de agua (CRA) se pesaron hojas de tala recién cosechadas (peso fresco,  $w_i$ ), luego de estar sumergidas en agua destilada a 4° C en oscuridad durante 3h (peso de turgencia,  $w_f$ ) y posteriormente a secarlas en estufa a 80°C durante 48 hs (peso seco,  $w_d$ ). El contenido relativo de agua se calculó de acuerdo a Tambussi *et al.* (2000), con la siguiente fórmula:

$$\text{CRA} = (w_i - w_d) (w_f - w_d)^{-1} \times 100$$

Las diferencias de fluorescencia y CRA entre tratamientos fue analizada mediante un análisis de varianza de una vía para cada fecha.

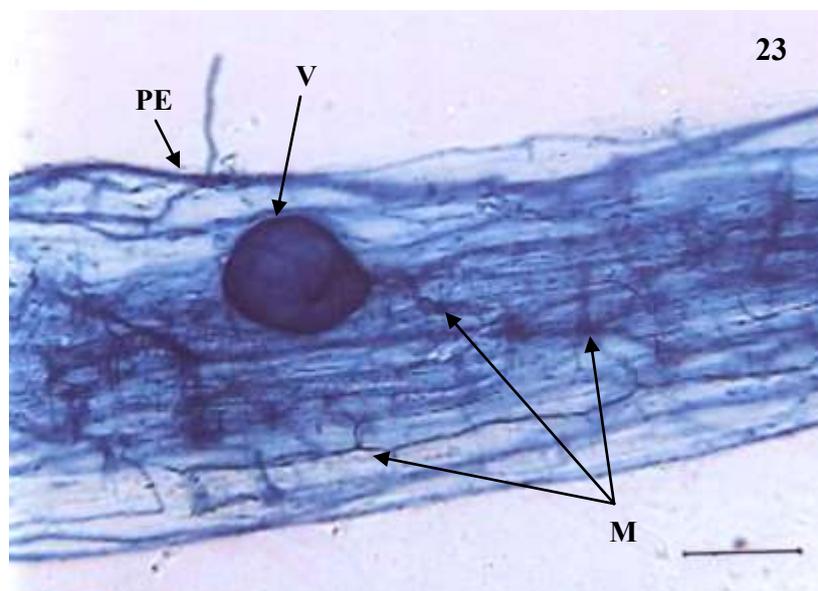
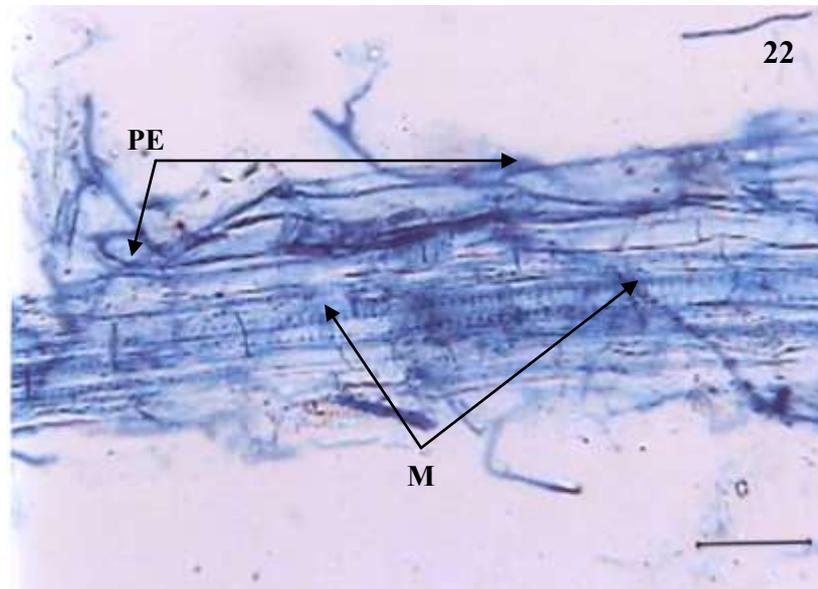
A partir de los resultados obtenidos en el ensayo de eficiencia y los de las plantas sin estrés hídrico (22% de agua), se realizó una comparación de la relación PSA/PSR (peso seco aérea/peso seco radical) entre los tratamientos inoculados con sustrato de las plantas trampa realizados a partir de suelo o raíces obtenidos en el área de estudio con sus respectivos controles. Para ello se utilizó la comparación de datos pareados de Wilcoxon (Steel & Torrie, 1992).

***Descripción de las comunidades de hongos formadores de micorrizas arbusculares presentes en los bosques de C. tala***

**Determinación del status micorrícico de *C. tala***

Las muestras de raíces colectadas en el bosque nativo de tala presentaron colonización micorrícica arbuscular. En el trabajo de laboratorio se corroboró la información obtenida en el campo; las plántulas de tala germinadas en condiciones estériles e inoculadas con *Glomus mosseae* presentaron colonización micorrícica arbuscular. En las figuras 22 y 23 se observan estructuras fúngicas, pertenecientes a *G. mosseae*, como puntos de entrada en la raíz, micelio interno y vesículas.

A partir de estas observaciones se considera a *C. tala* como una planta hospedadora de hongos formadores de micorrizas arbusculares.



**Figuras 22 y 23:** Fotografías de raíces de tala colonizadas con *G. mosseae* en las que se observan estructuras fúngicas propias de las micorrizas arbusculares: puntos de entrada (PE), micelio interno (M) y vesículas (V). Escala: la barra equivale a 10  $\mu$ m.

**Descripción de las comunidades de hongos formadores de micorrizas arbusculares presentes en las distintas situaciones, a través de la riqueza, abundancia y diversidad.**

Tres muestras de suelo de cada tratamiento - bosque de tala, bosque de coronillo, bosque de tala y coronillo y las dos áreas desmontadas-, fueron analizadas en laboratorio mediante las técnicas de tamizado húmedo y decantado y centrifugación en gradiente de sacarosa. Esta metodología se llevó a cabo en cada fecha de muestreo: febrero, abril, junio, agosto, octubre y diciembre de 2003 y febrero, mayo, agosto y noviembre de 2004 (igual a 10 muestreos). Se analizaron 150 muestras (3 muestras x 5 tratamientos x 10 muestreos).

Como resultado del análisis se identificaron 30 especies de hongos formadores de micorrizas arbusculares, pertenecientes a tres familias: *Acaulosporaceae*, *Glomeraceae* y *Gigasporaceae* (Schüßler *et al.*, 2001) (tabla I).

Las especies *Acaulospora delicata*, *Glomus clarum*, *Glomus etunicatum* y *Scutellospora gilmorei* identificadas en el área de estudio constituyen el primer registro para Argentina (Irrazabal *et al.*, 2005).

Familia	Especies
<b><i>Acaulosporaceae</i></b> <b>33%</b>	<i>Acaulospora delicata</i> Walker, Pfeiffer & Bloss. <i>A. lacunosa</i> Morton <i>A. laevis</i> Gerdemann & Trappe <i>A. mellea</i> Spain & Schenck <i>A. scrobiculata</i> Trappe <i>A. spinosa</i> Walker & Trappe <i>Acaulospora sp.1</i> <i>Acaulospora sp.2</i> <i>Acaulospora sp.3</i> <i>Entrophospora infrequens</i> (Hall) Ames & Schneider.
<b><i>Glomeraceae</i></b> <b>50%</b>	<i>Glomus aggregatum</i> Schenck & Smith <i>G. caledonium</i> Nicolson & Gerdemann <i>G. claroideum</i> Schenck & Smith <i>G. clarum</i> Nicolson & Schenck <i>G. constrictum</i> Trappe <i>G. etunicatum</i> Becker & Gerdemann <i>G. fecundisporum</i> Schenck & Smith <i>G. microaggregatum</i> Koske, Gemma & Olexia <i>G. mosseae</i> (Nicolson & Gerd.) Gerdemann & Trappe <i>G. sinuosum</i> (Gerd. & Bakshi) Almeida & Schenk <i>Glomus sp.1</i> <i>Glomus sp.2</i> <i>Glomus sp.3</i> <i>Glomus sp.4</i> <i>Glomus sp 5</i>
<b><i>Gigasporaceae</i></b> <b>17%</b>	<i>Scutellospora gilmorei</i> (Trappe & Gerd.) Walker & Sanders <i>Scutellospora dipapillosa</i> Walker & Koske <i>Scutellospora sp 1</i> <i>Scutellospora sp 2</i> <i>Scutellospora sp 3.</i>

**Tabla I:** Especies fúngicas identificadas en las muestras de campo correspondientes a los muestreos de los años 2003 y 2004 en los 5 tratamientos.

El número de especies identificadas en las muestras de suelo analizadas de los cinco tratamientos fue de 30, de las cuales 15 especies pertenecieron a la familia *Glomeraceae*, 10 a *Acaulosporaceae* y 5 a *Gigasporaceae* (tabla II).

	<i>Acaulosporaceae</i> 10 especies	<i>Glomeraceae</i> 15 especies	<i>Gigasporaceae</i> 5 especies	total	total %
T	7733	2.717	6	10.456	16
C	832	1.190	3	2.025	3
TC	786	1.315	24	2.125	3
DA	4.878	11.741	193	1.812	26
DR	7.614	26.045	200	33.859	52
total	21.843	43.008	426	<b>65.277</b>	
total %	33	66	1		

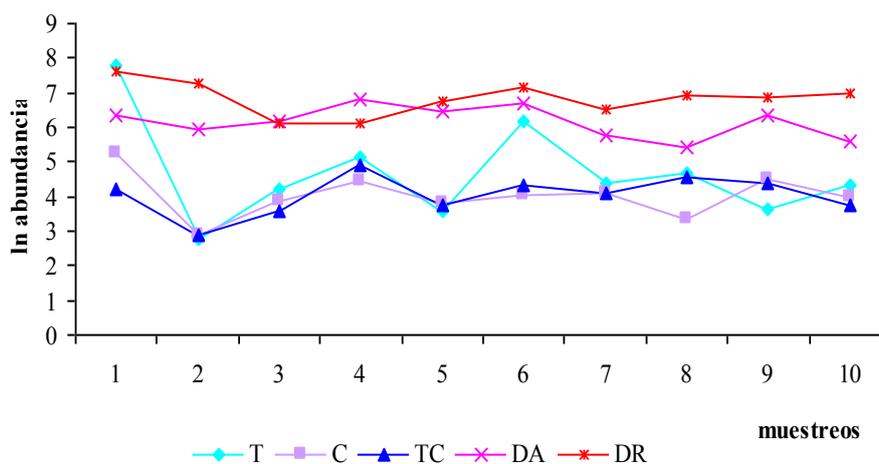
**Tabla II:** Abundancia de esporas registradas por familia en los cinco tratamientos. Abreviaciones: **T:** bosque de tala; **C:** bosque de coronillo, **TC:** bosque de tala y coronillo; **DA:** área desmontada antiguamente; **DR:** área desmontada recientemente.

El número total de esporas en los cinco tratamientos fue de 65.277. La familia *Glomeraceae* presentó la máxima abundancia de esporas (43.008) correspondiendo al 66% del total. Esta familia presentó los valores mayores en el recuento de esporas en todos los tratamientos a excepción del bosque dominado por tala, en el que la familia *Acaulosporaceae* presentó un mayor número (7.733). El porcentaje total de esporas fue de 33% para la familia *Acaulosporaceae* y solamente el 1% para la familia *Gigasporaceae* (tabla II).

El número de esporas varió entre tratamientos (tabla II); en esta tabla se muestran en la última columna los valores correspondientes a cada situación. Los mayores registros se observaron en las áreas desmontadas, que corresponde el 52% del total de

esporas en el desmonte reciente y 26% en el desmonte antiguo. En los tratamientos arbolados se observó el 16% del total de esporas en el bosque de tala y 3% en bosque de coronillo y en bosque con codominancia de tala y coronillo.

En la figura 24 se presenta la variación durante los dos años de muestreo de la abundancia total de esporas de hongos micorrícicos, expresada como logaritmo natural. Aquí se observa que los tratamientos con mayor abundancia total son las áreas desmontadas y con valores menores de abundancia se encuentran los tratamientos arbolados sin tendencias de separación entre ellos.



**Figura 24:** Variación de la abundancia total de esporas de hongos formadores de micorrizas arbusculares, expresada como logaritmo natural, en cada tratamiento durante los dos años de muestreo. Abreviaciones: **T:** bosque de tala; **C:** bosque de coronillo, **TC:** bosque de tala y coronillo; **DA:** área desmontada antiguamente; **DR:** área desmontada recientemente. **1:** febrero 2003; **2:** abril 2003, **3:** junio 2003; **4:** agosto 2003; **5:** octubre 2003; **6:** diciembre 2003; **7:** febrero 2004; **8:** mayo 2004; **9:** agosto 2004; **10:** noviembre 2004.

Las esporas de las diferentes especies de hongos formadores de micorrizas arbusculares halladas en cada una de las fechas muestreadas durante los años 2003 y 2004, fueron identificadas taxonómicamente y cuantificadas para los cinco tratamientos.

La tabla III muestra el número de especies presentes en cada tratamiento para cada fecha de muestreo. Se observa que en todos los muestreos la riqueza específica presentó valores mayores en las áreas desmontadas cuando se la compara con los tratamientos arbolados.

A excepción del mes de febrero de 2003 que presentó una riqueza de 7 especies, en ambos años -2003 y 2004- se observó un menor número de especies en los muestreos correspondientes al otoño, 12 especies para abril y 15 para junio de 2003 y 14 especies para mayo de 2004. Los muestreos restantes presentaron valores de riqueza que variaron entre 17 y 22 especies.

Fecha		T	C	TC	DA	DR	total
2003	febrero	4	7	7	7	5	7
	abril	3	3	4	8	11	12
	junio	7	6	8	12	12	15
	agosto	10	10	8	11	13	17
	octubre	8	6	11	14	11	17
	diciembre	9	10	8	13	14	22
2004	febrero	9	6	10	13	13	20
	mayo	4	5	10	12	13	14
	agosto	6	14	14	16	15	22
	noviembre	13	8	8	13	15	18

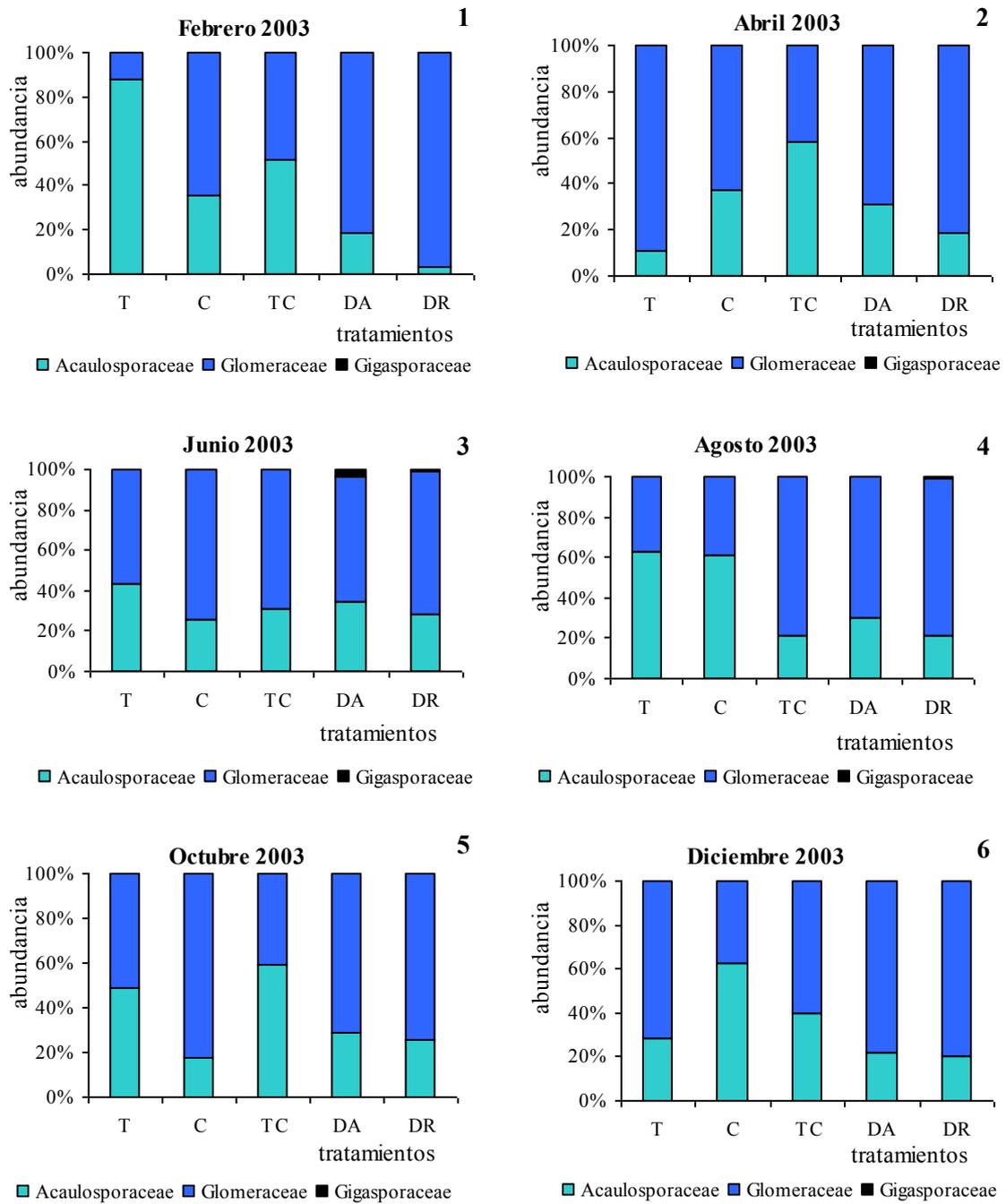
**Tabla III:** Número de especies presentes en cada tratamiento en los muestreos correspondientes a los años 2003 y 2004. Abreviaciones: **T:** bosque de tala; **C:** bosque de coronillo, **TC:** bosque de tala y coronillo; **DA:** área desmontada antiguamente; **DR:** área desmontada recientemente.

En las áreas desmontadas – tanto desmonte antiguo como reciente-, la familia *Glomeraceae* presentó mayor abundancia de esporas, también se observa en todos los muestreos porcentajes mayores de abundancia con respecto a las *Acaulosporaceae* y *Gigasporaceae* (figuras 25 y 26).

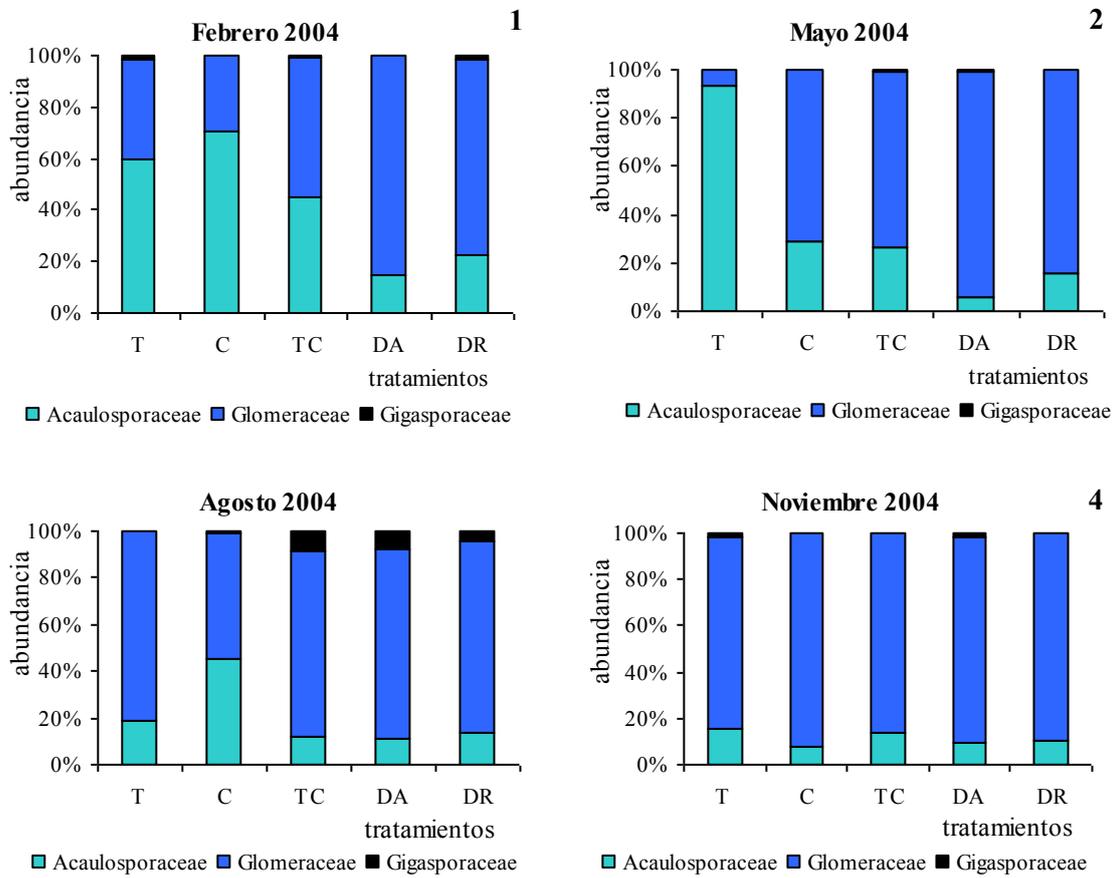
Con respecto a las áreas arboladas, los resultados fueron variables. En los tres tratamientos –bosque de tala, bosque de coronillo y bosque de tala y coronillo- se observó una predominancia de la familia *Glomeraceae* pero con mayores variaciones en las distintas épocas del año, en las que la familia *Acaulosporaceae* mostró valores superiores. Estas variaciones no fueron coincidentes en los tres tratamientos, es decir

que se presentaron en distintos muestreos sin un patrón estacional marcado.

El porcentaje de esporas que presentó la familia *Gigasporaceae* fue bajo en relación a las familias *Glomeraceae* y *Acaulosporaceae* y su presencia fue esporádica tanto en tratamientos como en las fechas de muestreo.



**Figura 25:** Abundancia de esporas de las familias de hongos micorrícicos en cada tratamiento para el año 2003. Abreviaciones: **T:** bosque de tala; **C:** bosque de coronillo, **TC:** bosque de tala y coronillo; **DA:** área desmontada antiguamente; **DR:** área desmontada recientemente. **1:** febrero; **2:** abril, **3:** junio; **4:** agosto; **5:** octubre; **6:** diciembre.



**Figura 26:** Abundancia de esporas de las familias de hongos micorrícicos en cada tratamiento para el año 2004. Abreviaciones: **T:** bosque de tala; **C:** bosque de coronillo, **TC:** bosque de tala y coronillo; **DA:** área desmontada antiguamente; **DR:** área desmontada recientemente. **1:** febrero; **2:** mayo, **3:** agosto; **4:** noviembre.

La abundancia de esporas de las distintas especies y la frecuencia en relación a cada tratamiento y muestreo permitió observar las variaciones que a continuación se detallan.

### Año 2003

En el mes de **febrero** (figura 27) las especies más abundantes en todos los tratamientos fueron *Acaulospora mellea* y *Glomus clarum*, presentando valores mayores en las áreas desmontadas. *Acaulospora sp 1* y *G. fecundisporum* fueron observados en los 5 tratamientos. *Acaulospora sp 1* presentó la máxima abundancia en el bosque puro de tala sin alcanzar alta frecuencia. *G. clarum* se ubicó en el ángulo superior derecho de la figura 28 indicando altos valores de abundancia y frecuencia.

*G. clarum* se registró con los máximos valores en las áreas desmontadas en el mes de **abril** (figura 29). Junto a esta especie también se registró *G. constrictum*. Ambas especies no fueron observadas en todos los tratamientos pero presentaron valores significativamente más altos en las áreas desmontadas. Patrones similares mostraron *A. mellea* y *G. fecundisporum* pero con valores menores de abundancia. *E. infrequens* y *G. etunicatum* fueron identificadas en las áreas desmontadas, *A. laevis* y *G. mosseae* se encontraron exclusivamente en las áreas desmontadas recientemente y *Acaulospora sp 1* en el bosque de coronillo. En la figura 30 *G. clarum* se observó en el extremo superior derecho, al igual que en el mes de febrero, *G. constrictum*, *G. fecundisporum* y *A.*

*mellea* se ubicaron en el centro superior del gráfico, indicando valores altos de frecuencias y abundancias medias.

En **junio** (figura 31) *A. mellea*, *G. clarum*, *G. constrictum*, *G. fecundisporum* y *G. sinuosum* fueron observados en todos los tratamientos, siendo *G. clarum*, *G. constrictum* y *G. fecundisporum* significativamente más abundantes en las áreas desmontadas en relación a los sitios arbolados. En este muestreo se observaron especies que caracterizaron a las comunidades de hongos formadores de micorrizas arbusculares de las áreas desmontadas, *A. lacunosa* y *G. claroideum* fueron aisladas de las áreas de desmonte reciente, mientras que *Acaulospora sp 2* de las áreas de desmonte antiguo y *A. scrobiculata* y *S. gilmorei* estuvieron presentes en ambos sitios. Todas estas especies presentaron abundancias menores a 50 esporas/100 g de suelo seco. *Glomus sp 3* caracterizó a la comunidad fúngica del bosque de tala y coronillo.

Comparado con abril del mismo año se observa un aumento en las frecuencias y abundancias: *G. clarum* y *G. constrictum* fueron las especies que presentaron los valores máximos (figura 32).

En el muestreo realizado en el mes de **agosto** (figura 33) las especies *A. mellea*, *G. clarum*, *G. constrictum*, *G. fecundisporum*, *G. mosseae* y *G. sinuosum* presentaron valores de abundancia similares al mes de junio. Los valores máximos de frecuencia y abundancia fueron observados para *A. delicata*, la cual se encuentra en el cuadrante superior derecho de la figura 34 al igual que *G. clarum* y *G. fecundisporum*.

En **octubre** (figura 35) se observó un aumento significativo en la abundancia de *G. clarum* en el área de desmonte reciente, su abundancia fue similar a la observada en el mes de agosto para el área de desmonte antiguo; en los sitios arbolados sólo se observó con baja abundancia en bosque de tala.

*A. delicata*, *G. fecundisporum*, *G. mosseae* y *G. constrictum* disminuyeron su abundancia en relación a agosto. *A. mellea* presentó valores menores de abundancia en bosque de tala y en codominante de tala y coronillo pero aumentó en el área de desmonte reciente. De la misma manera, *E. infrequens* mostró mayor abundancia. *G. sinuosum* presentó un valor de abundancia constante en los 5 tratamientos.

Los sitios arbolados y desmontados comparten con baja abundancia las siguientes especies: *A. lacunosa*, *A. scrobiculata*, *Acaulospora sp 1* y *G. microaggregatum*, mientras que *Acaulospora sp 3*, *Glomus sp 2* y *Glomus sp 3* se observaron sólo en los sitios arbolados y *A. laevis* y *Glomus sp 4* caracterizaron la comunidad de hongos formadores de micorrizas en las áreas desmontadas. En la figura 36 se observó *G. clarum* con alta abundancia y frecuencia media, mientras que *A. delicata*, *A. mellea*, *E. infrequens*, *G. constrictum*, *G. fecundisporum* y *G. sinuosum* se ubicaron en el cuadrante superior izquierdo, indicando altas frecuencias con abundancias moderadas a bajas.

El mes de **diciembre** (figura 37) *G. clarum*, fue la única especie presente en todos los tratamientos, con valores de abundancia mayores en bosque de tala. *A. laevis*, *Acaulospora sp 2*, *G. claroideum*, *G. etunicatum*, *G. microaggregatum*, *Glomus sp 7* y *Scutellospora sp 3*, fueron registradas en la mayoría de los tratamientos, con abundancias mayores en las áreas desmontadas. Por otra parte *A. delicata* y *A. mellea*

presentaron mayores abundancias en bosque de tala. *A. lacunosa*, *Glomus sp 1*, *G. lacteum* y *S. dipapillosa* caracterizaron las comunidades fúngicas de las áreas desmontadas con bajos valores de abundancia. *A. spinosa*, *E. infrequens*, *G. mosseae*, *G. constrictum* y *G. sinuosum* fueron observados en los tratamientos arbolados. En la figura 38 se observó a *G. clarum* en el cuadrante superior derecho, *G. fecundisporum* en el centro y *A. delicata*, *A. mellea*, *E. infrequens* y *G. sinuosum* en el cuadrante superior izquierdo.

#### **Año 2004**

El muestreo realizado el mes de **febrero** (figura 39) presentó una tendencia de disminución en el número de especies presentes en los tratamientos arbolados. *Acaulospora sp 1*, *G. aggregatum*, *G. etunicatum* y *S. gilmorei* sólo estuvieron presentes en las áreas de desmonte reciente mientras que en los desmontes antiguos fueron observadas *A. scrobiculata*, *G. claroideum* y *G. microaggregatum*. En los tratamientos arbolados *Glomus sp 3* y *Scutellospora sp 1* caracterizaron las comunidades fúngicas del bosque de tala y coronillo y *Scutellospora sp 3* caracterizó las comunidades presentes en bosque de tala. En la figura 40 se muestra a *E. infrequens* y *G. clarum* con alta abundancia y frecuencia media. *A. delicata*, *A. mellea* y *G. fecundisporum* se observaron en el centro superior del gráfico, es decir con alta frecuencia y abundancia media.

En el mes de **mayo** (figura 41) se mantuvo constante la tendencia en la disminución de las abundancias observándose un aumento en las frecuencias (figura 42). *G. clarum* presentó un aumento significativo en la abundancia en el área de desmonte reciente superando las 1000 esporas. 100 gr de suelo seco. A excepción de *G. clarum* todas las especies se distribuyeron en el lado izquierdo de la figura, indicando baja abundancia y frecuencias variables según la especie.

En el mes de **agosto** (figura 43) las abundancias presentaron una tendencia a aumentar sus valores con respecto a mayo. *A. delicata*, *A. mellea*, *E. infrequens*, *G. claroideum*, *G. clarum*, *G. constrictum*, *G. etunicatum*, *G. fecundisporum*, *G. mosseae*, *G. sinuosum* y *Glomus sp 5* fueron registradas tanto en sitios arbolados como desmontados, si bien la mayoría no estuvo presente en los 5 tratamientos. En las áreas desmontadas se identificaron *A. laevis*, *Acaulospora sp 1*, *S. gilmorei* y *S. dipapillosa*, en bosque codominante *A. spinosa*, *G. caledonium* y *Glomus sp 3* y en bosque de coronillo *Acaulospora sp 2*. En la figura 44 se observa un pequeño aumento en la abundancia de todas las especies.

En **noviembre** (figura 45) *G. clarum* presentó el máximo valor de abundancia en el área de desmonte reciente. *A. mellea*, *E. infrequens*, *G. clarum*, *G. etunicatum* y *Glomus sp 1* fueron identificadas en todos los tratamientos, y *A. delicata*, *G. fecundisporum* y *G. sinuosum* estuvieron presentes en la mayoría de éstos. Con altos valores de abundancia y frecuencia se diferenció *G. clarum* (figura 46).

Si se analizan todos los muestreos en cada tratamiento, se puede observar que *A. mellea*, *G. clarum*, *G. constrictum*, *G. fecundisporum* y *G. sinuosum* fueron encontradas en las cinco situaciones en todas las fechas y fueron las especies más abundantes, comprendiendo los máximos valores a las áreas desmontadas.

Las especies *A. laevis*, *Glomus sp 4* y *S. dipapillosa* sólo fueron observadas en los tratamientos desmontados, mientras que *Glomus sp 3* sólo se observó en bosque codominante de tala y coronillo.

*A. lacunosa* y *A. scrobiculata* fueron halladas exclusivamente en el bosque de tala y en las dos áreas desmontadas. Las especies restantes presentaron valores de abundancia y distribución variables según los tratamientos y muestreos realizados, por lo que no puede definirse ningún patrón de distribución de abundancias a partir de ellas.

*G. aggregatum* y *Glomus sp 4* fueron encontradas únicamente durante el primer año de muestreo mientras que *Glomus sp 5*, *S. dipapillosa* y *Scutellospora sp 3* durante el segundo año. Las especies restantes fueron observadas en los dos años.

Las especies *G. clarum*, *A. mellea*, *G. constrictum*, *A. delicata*, *G. sinuosum*, *G. fecundisporum*, *E. infrequens*, *G. mosseae*, *G. etunicatum* y *Acaulospora sp 1*. presentaron los mayores valores de dominancia y frecuencia en todos los tratamientos para todas las fechas muestreadas. También presentaron mayor frecuencia en todos los tratamientos y muestreos. Estas especies a su vez fueron las que se ubicaron con mayor frecuencia en el cuadrante superior derecho en los gráficos de relación abundancia-frecuencia, en especial *G. clarum*, resaltando los altos valores de ambos parámetros registrados.

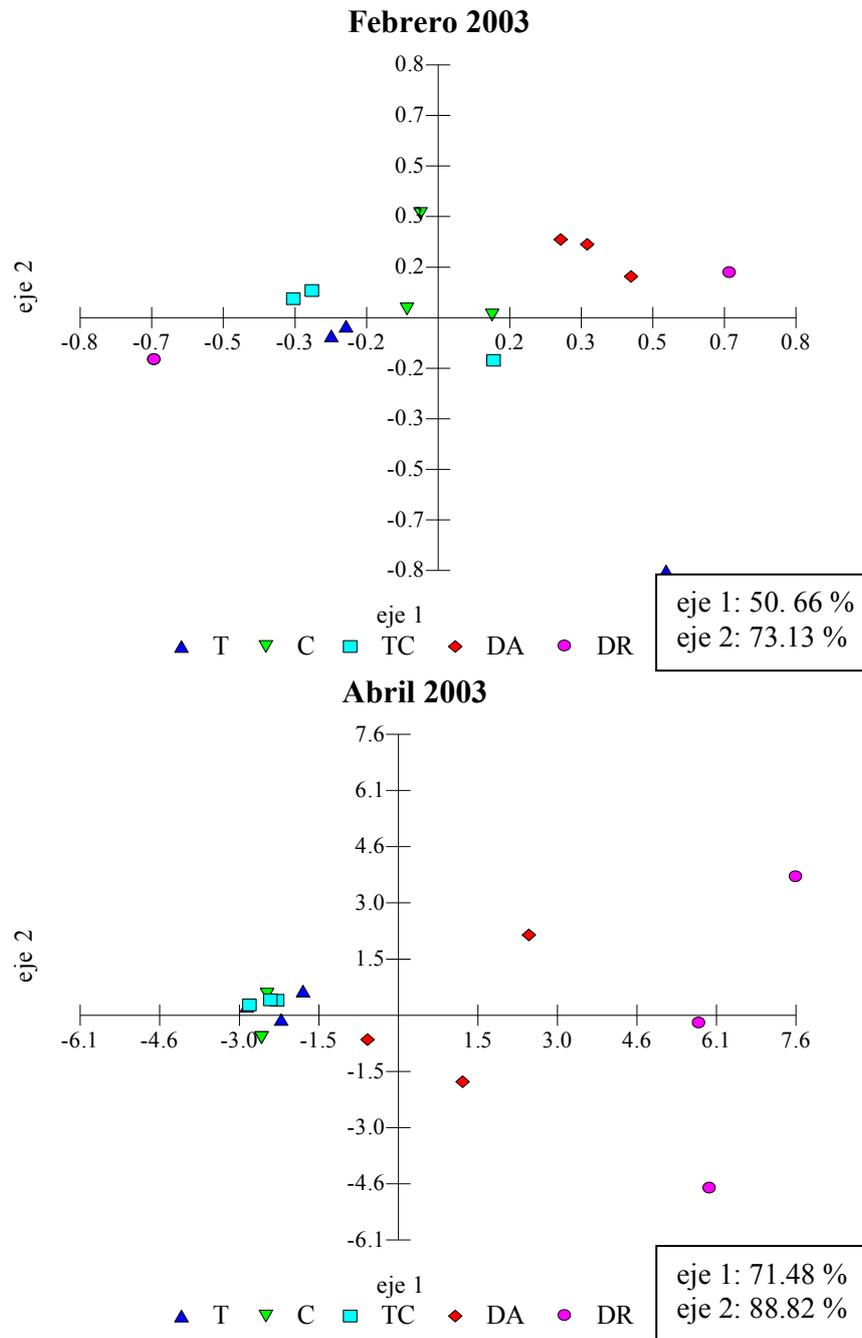
Durante los dos años muestreados, los valores de abundancia presentaron un patrón de distribución similar, observándose una disminución significativa en la riqueza específica y la abundancia de esporas de las especies de hongos formadores de micorrizas arbusculares presentes en los muestreos otoñales, presentando los máximos valores en verano e invierno.

La diferencia de abundancia de esporas de las especies hongos formadores de micorrizas observadas en los distintos tratamientos fue comparada mediante el análisis de componentes principales (PCA).

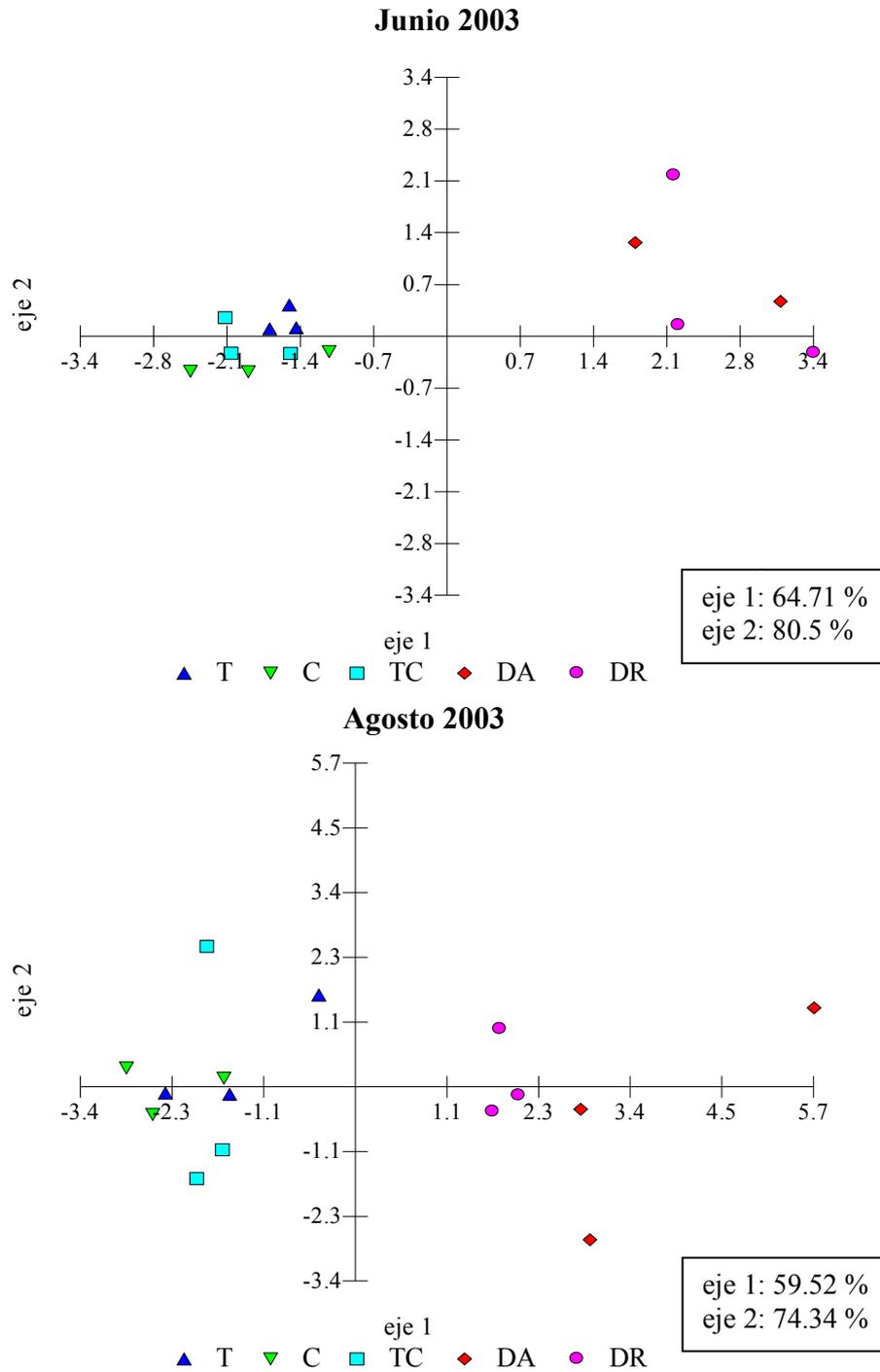
La abundancia de la mayoría de las especies aumentó hacia el extremo positivo del eje 1. Esa relación de las especies con el eje indicó que una muestra ubicada hacia el extremo positivo presentó alta abundancia de la mayoría de las especies y una muestra ubicada hacia el extremo opuesto presentó abundancia baja o nula en muchas especies. De esa manera el eje 1 representó diferencia de abundancia total y diversidad antes que diferencias de composición.

El primer componente de variación es un buen discriminante de los tratamientos arbolados y desmontados de modo que permitió en todos los casos hacer una separación en dos grupos, el primero conformado por los tratamientos arbolados (bosque de tala, bosque de coronillo y bosque codominante de tala y coronillo) situados en el extremo negativo del eje y el segundo formado por las áreas desmontadas (áreas de desmonte antiguo y reciente) en el extremo positivo. Las siguientes figuras se presentan como esquemas bidimensionales de la proyección de los tratamientos en los dos primeros componentes -ejes 1 y 2-. Estos ejes explican, según la fecha muestreada, entre 74 y 96% de la variabilidad total (figuras 47-51).

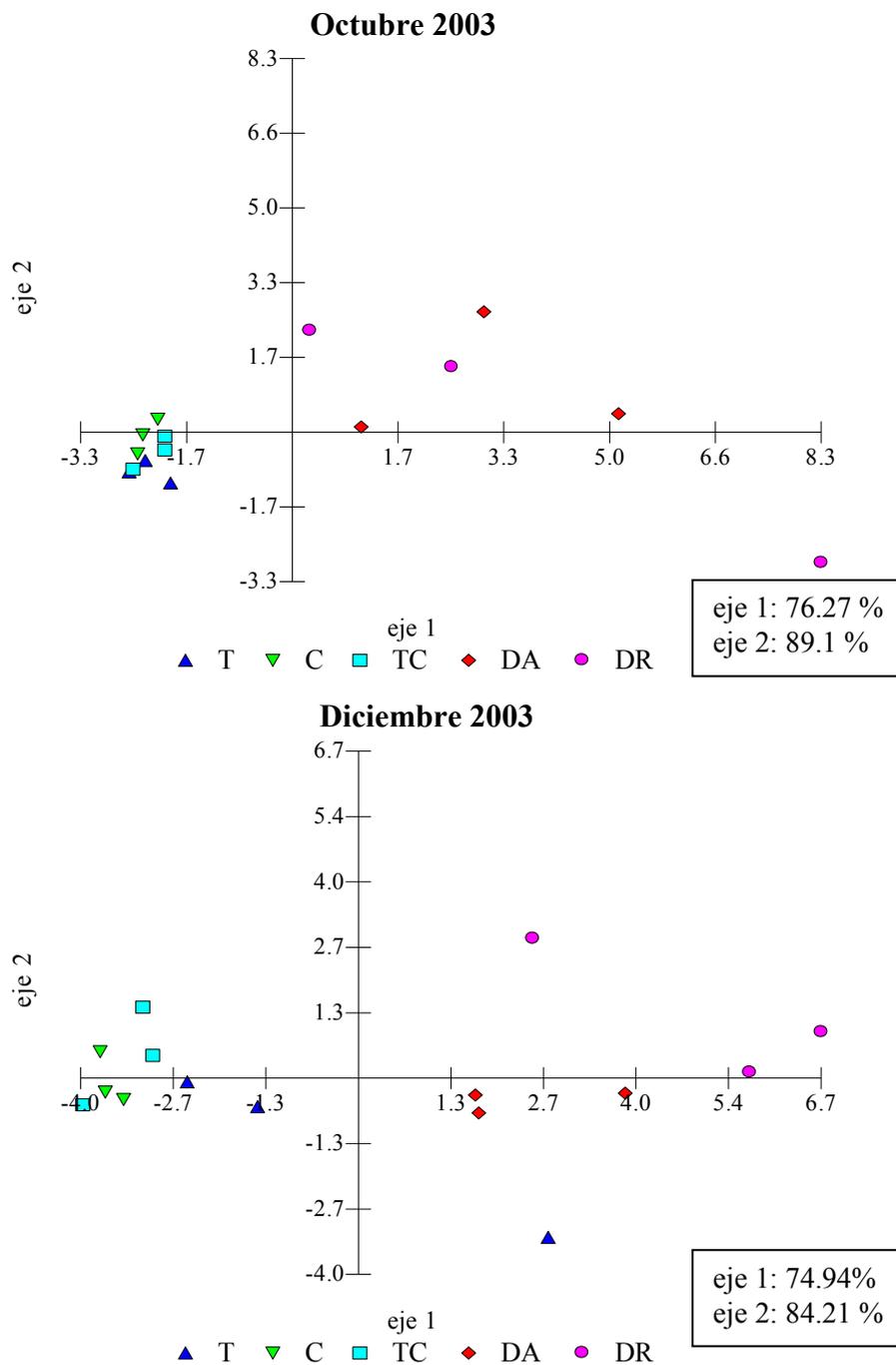
Los tratamientos arbolados se caracterizan por tener especies con baja abundancia de esporas. Las áreas desmontadas, por el contrario, presentan una alta abundancia de todas las especies.



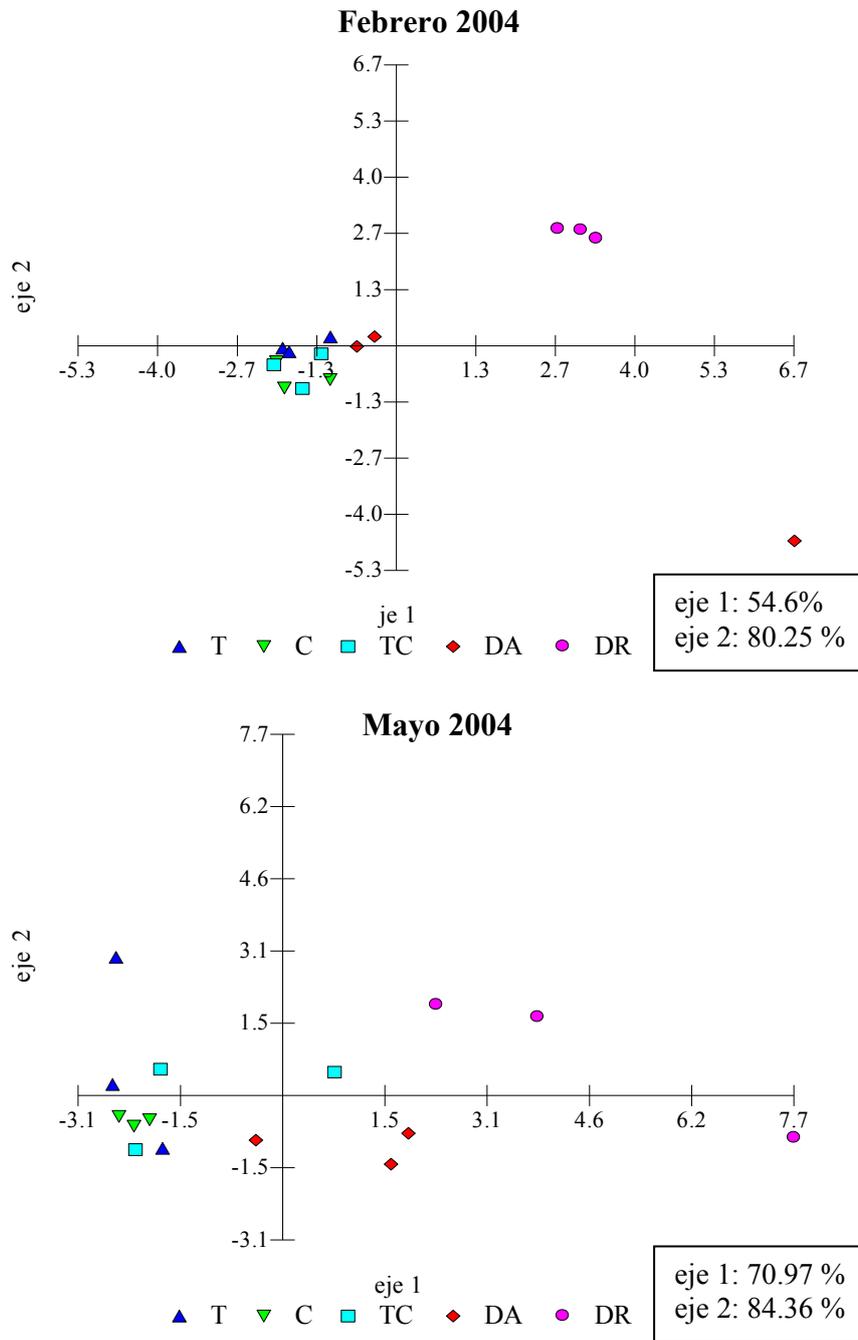
**Figura 47:** Análisis de componentes principales, gráficos bidimensionales con la proyección de los distintos tratamientos en los componentes 1 y 2. **A:** febrero de 2003, **B:** abril de 2003. En el recuadro se indica el porcentaje de variación acumulada para los ejes 1 y 2. Abreviaciones: **T:** bosque de tala; **C:** bosque de coronillo, **TC:** bosque de tala y coronillo; **DA:** área desmontada antiguamente; **DR:** área desmontada recientemente.



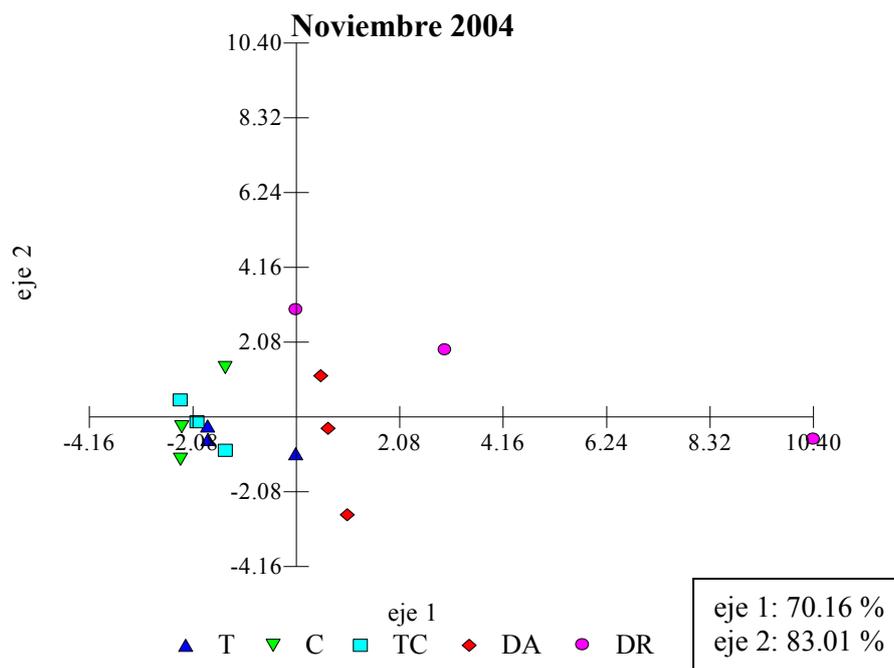
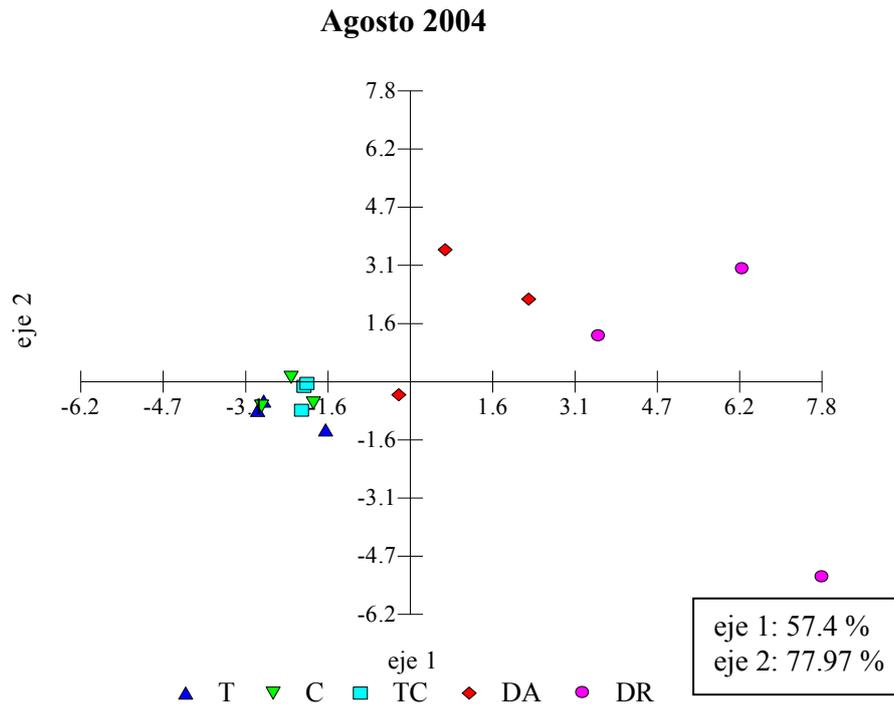
**Figura 48:** Análisis de componentes principales, gráficos bidimensionales con la proyección de los distintos tratamientos en los componentes 1 y 2. **A:** junio de 2003, **B:** agosto de 2003. En el recuadro se indica el porcentaje de variación acumulada para los ejes 1 y 2. Abreviaciones: **T:** bosque de tala; **C:** bosque de coronillo, **TC:** bosque de tala y coronillo; **DA:** área desmontada antiguamente; **DR:** área desmontada recientemente.



**Figura 49:** Análisis de componentes principales, gráficos bidimensionales con la proyección de los distintos tratamientos en los componentes 1 y 2. **A:** octubre de 2003, **B:** diciembre de 2003. En el recuadro se indica el porcentaje de variación acumulada para los ejes 1 y 2. Abreviaciones: **T:** bosque de tala; **C:** bosque de coronillo; **TC:** bosque de tala y coronillo; **DA:** área desmontada antiguamente; **DR:** área desmontada recientemente.



**Figura 50:** Análisis de componentes principales, gráficos bidimensionales con la proyección de los distintos tratamientos en los componentes 1 y 2. **A:** febrero de 2004, **B:** mayo de 2004. En el recuadro se indica el porcentaje de variación acumulada para los ejes 1 y 2. Abreviaciones: **T:** bosque de tala; **C:** bosque de coronillo, **TC:** bosque de tala y coronillo; **DA:** área desmontada antiguamente; **DR:** área desmontada recientemente.



**Figura 51:** Análisis de componentes principales, gráficos bidimensionales con la proyección de los distintos tratamientos en los componentes 1 y 2. En el recuadro se indica el porcentaje de variación acumulada para los ejes 1 y 2. **A:** agosto de 2004, **B:** noviembre de 2004. Abreviaciones: **T:** bosque de tala; **C:** bosque de coronillo, **TC:** bosque de tala y coronillo; **DA:** área desmontada antiguamente; **DR:** área desmontada recientemente.

Las especies que más contribuyen al primer eje de variación fueron las mismas en todos los muestreos. En la tabla IV se presentan las especies con mayor aporte a cada componente para cada muestreo señalándose en negrita las 3 especies con mayor valor, entre las cuales se destacan *G. clarum*, *A. mellea*, *G. fecundisporum* y *E. infrequens*.

	Feb-03	Abr-03	Jun-03	Ago-03	Oct-03	Dic-03	Feb-04	May-04	Ago-04	Nov-04
<i>A. mellea</i>	0,069	<b>0,427</b>	0,17	<b>0,293</b>	<b>0,312</b>	0,274	0,206	<b>0,304</b>	<b>0,245</b>	0,092
<i>E. infrequens</i>	-0,019	0,137	0,245	0,221	0,226	<b>0,299</b>	<b>0,59</b>	0,192	<b>0,553</b>	<b>0,252</b>
<i>G. clarum</i>	<b>0,632</b>	<b>0,748</b>	<b>0,463</b>	<b>0,664</b>	<b>0,812</b>	<b>0,642</b>	<b>0,572</b>	<b>0,826</b>	<b>0,71</b>	<b>0,903</b>
<i>G. constrictum</i>	0,024	0,296	<b>0,49</b>	0,167	0,184	0,283	<b>0,391</b>	0,114	0,114	
<i>G. etunicatum</i>	-0,013	0,149						0,148	0,138	0,088
<i>G. fecundisporum</i>	<b>0,075</b>	<b>0,337</b>	0,412	<b>0,541</b>	<b>0,316</b>	<b>0,477</b>	0,205	0,18		0,17
<i>G. mosseae</i>					0,097	0,27	0,205	<b>0,32</b>		<b>0,25</b>
<i>G. sinuosum</i>		0,121				0,125				0,088
<i>A. delicata</i>			<b>0,419</b>	0,128	0,183					
<i>A. scrobiculata</i>			0,297	0,246						
<i>Acaulospora sp 1</i>	<b>0,767</b>									
<i>Glomus sp 2</i>							0,119			
<i>Glomus sp 5</i>									0,159	
<i>S. gilomrei</i>									0,205	

**Tabla IV:** Especies con alta contribución en el eje 1 para cada fecha muestreada, en negrita se señala las 3 especies con mayor aporte.

Las diferencias entre tratamientos en su posición sobre el primer eje de ordenamiento fueron analizadas mediante un ANOVA de una vía y resultaron significativas en todos los muestreos (tabla V) excepto en el mes de febrero de 2003.

<b>muestreo</b>	<b>F</b>	<b>p-level</b>
<b>Febrero-03</b>	2,87	0,0955656
<b>Abril-03</b>	60,15	0,0000006
<b>Junio-03</b>	50,64	0,0000013
<b>Agosto-03</b>	26,57	0,0000262
<b>Octubre-03</b>	6,67	0,0069768
<b>Diciembre-03</b>	14,47	0,0003656
<b>Febrero-04</b>	4,37	0,0267113
<b>Mayo-04</b>	10,43	0,0013589
<b>Agosto-04</b>	27,55	0,0000223
<b>Noviembre-04</b>	11,84	0,0008271

**Tabla V:** Resultados del ANOVA para cada muestreo

La prueba de Tuckey para comparaciones múltiples de las medias de tratamientos mostró diferencias no significativas entre los sitios arbolados, siendo en todos  $p > 0.2$ . Las áreas desmontadas, en cambio se diferenciaron de los tratamientos arbolados y en dos casos entre sí (tabla VI).

En el muestreo correspondiente al mes de febrero de 2004 se halló un valor de F menor que en otras fechas, no habiéndose encontrado diferencias significativas en las comparaciones múltiples de medias. Este resultado indicó que en los muestreos de febrero 2003 y febrero 2004 la composición de los sitios arbolados presentó mayor similitud con los desmontes que en otras fechas.

El tratamiento de tala no se diferenció del área de desmonte antiguo en los muestreos de diciembre de 2003 y noviembre de 2004, mientras que en los mismos sí lo hicieron el resto de los arbolados.

<b>feb-03</b>	<b>DA</b>	<b>DR</b>	<b>dic-03</b>	<b>DA</b>	<b>DR</b>
<b>T</b>	0,553	0,285	<b>T</b>	0,310	0,020
<b>C</b>	0,5085	0,264	<b>C</b>	0,010	0,001
<b>TC</b>	0,196	0,126	<b>TC</b>	0,012	0,001
<b>DA</b>		0,826	<b>DA</b>		0,405
<b>DR</b>	0,826		<b>DR</b>	0,405	
<b>abr-03</b>	<b>DA</b>	<b>DR</b>	<b>feb-04</b>	<b>DA</b>	<b>DR</b>
<b>T</b>	0,006	0,001	<b>T</b>	0,236	0,077
<b>C</b>	0,003	0,001	<b>C</b>	0,223	0,072
<b>TC</b>	0,004	0,001	<b>TC</b>	0,231	0,075
<b>DA</b>		0,001	<b>DA</b>		0,937
<b>DR</b>	0,001		<b>DR</b>	0,937	
<b>jun-03</b>	<b>DA</b>	<b>DR</b>	<b>may-04</b>	<b>DA</b>	<b>DR</b>
<b>T</b>	0,001	0,001	<b>T</b>	0,141	0,002
<b>C</b>	0,001	0,001	<b>C</b>	0,150	0,002
<b>TC</b>	0,001	0,001	<b>TC</b>	0,490	0,008
<b>DA</b>		0,999	<b>DA</b>		0,105
<b>DR</b>	0,999		<b>DR</b>	0,105	
<b>ago-03</b>	<b>DA</b>	<b>DR</b>	<b>ago-04</b>	<b>DA</b>	<b>DR</b>
<b>T</b>	0,001	0,008	<b>T</b>	0,039	0,001
<b>C</b>	0,001	0,002	<b>C</b>	0,047	0,001
<b>TC</b>	0,001	0,004	<b>TC</b>	0,075	0,001
<b>DA</b>		0,131	<b>DA</b>		0,003
<b>DR</b>	0,131		<b>DR</b>	0,003	
<b>oct-03</b>	<b>DA</b>	<b>DR</b>	<b>nov-04</b>	<b>DA</b>	<b>DR</b>
<b>T</b>	0,062	0,035	<b>T</b>	0,061	0,012
<b>C</b>	0,060	0,034	<b>C</b>	0,016	0,003
<b>TC</b>	0,068	0,0388	<b>TC</b>	0,012	0,003
<b>DA</b>		0,995	<b>DA</b>		0,833
<b>DR</b>	0,995		<b>DR</b>	0,833	

**Tabla VI:** Resultados del test de Tuckey de cada muestreo para las áreas desmontadas. Abreviaciones: **T:** bosque de tala; **C:** bosque de coronillo, **TC:** bosque de tala y coronillo; **DA:** área desmontada antiguamente; **DR:** área desmontada recientemente.

Se calculó el porcentaje de dominancia de las especies presentes en cada tratamiento promediándose los valores de todos los muestreos. En la tabla VII se presentan las 10 especies que mostraron mayores valores de dominancia en todos los tratamientos. Estos valores registrados representan entre 89 y 95% del total de dominancia para cada tratamiento, es decir que las especies restantes proporcionan entre 5 y 11%.

	<b>T</b>	<b>C</b>	<b>TC</b>	<b>DA</b>	<b>DR</b>
	Dominancia (%)				
<i>G. clarum</i>	25	6	12	30	48
<i>A. mellea</i>	17	24	18	10	11
<i>G. constrictum</i>	3	22	15	10	8
<i>A. delicata</i>	19	13	12	6	3
<i>G. sinuosum</i>	9	13	14	2	2
<i>G. fecundisporum</i>	5	7	5	13	8
<i>E. infrequens</i>	0	3	7	8	8
<i>G. mosseae</i>	3	1	2	7	4
<i>G. etunicatum</i>	2	6	5	3	1
<i>Acaulospora sp 1</i>	9	1	1	0	0
Dominancia total (%)	92	95	90	89	95

**Tabla VII:** Porcentaje promedio de dominancia de las especies de hongos formadores de micorrizas en cada tratamiento. Abreviaciones: **T**: bosque de tala; **C**: bosque de coronillo, **TC**: bosque de tala y coronillo; **DA**: área desmontada antiguamente; **DR**: área desmontada recientemente.

La especie con mayor valor de dominancia en el bosque de tala y en los tratamientos desmontados fue *G. clarum*, mientras que en bosque de coronillo y bosque codominante de tala y coronillo las especies dominantes fueron *A. mellea* y *G. constrictum*. *A. delicata* presentó alta dominancia en los tres tratamientos arbolados, no así en las áreas desmontadas.

Estas especies, coinciden con las anteriormente citadas en el análisis de componentes principales como las especies que presentan los valores más altos de contribución en el eje de variación.

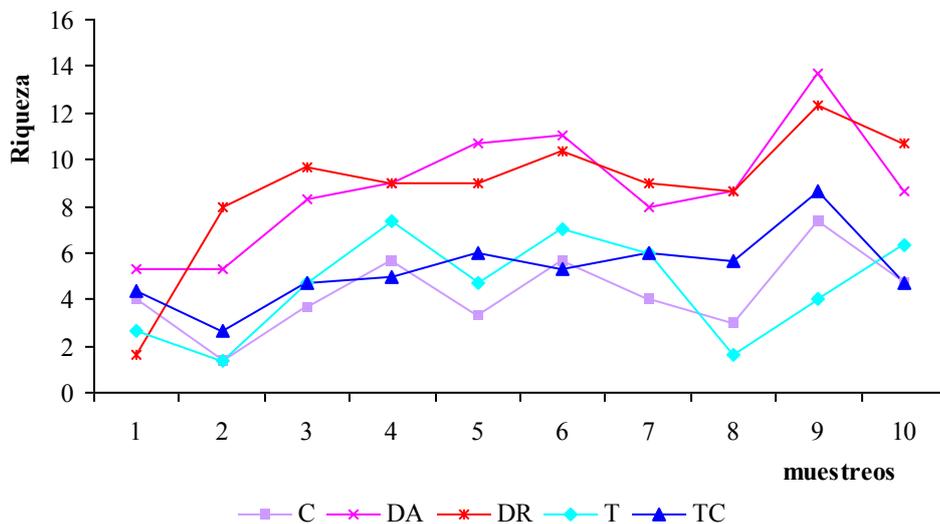
#### *Análisis de la diversidad*

La riqueza específica fue significativamente mayor en todos los muestreos en los tratamientos desmontados (figura 52). En las áreas desmontadas y en bosque de tala se observó la misma tendencia, a disminuir sus valores en los muestreos correspondientes al otoño.

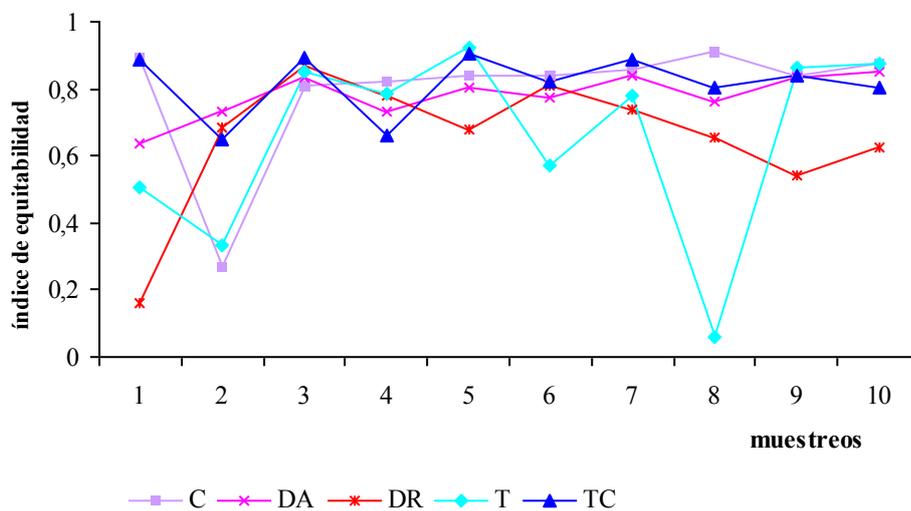
La equitabilidad resultó variable en todos los casos. Los tratamientos bosque de tala, bosque de coronillo y el área desmontada recientemente mostraron las mayores oscilaciones de este parámetro entre las distintas fechas de muestreo. Las máximas variaciones se observan para el bosque de tala en los muestreos de otoño (figura 53).

La diversidad resultó mayor en los tratamientos desmontados en la mayoría de los muestreos, en relación a los arbolados. Esto es el resultado de una mayor riqueza en estos tratamientos. Las diferencias entre áreas desmontadas y arboladas en el gráfico correspondiente al índice de diversidad son similares a las presentes en el gráfico de riqueza y no a las encontradas en la figura del índice de equitabilidad.

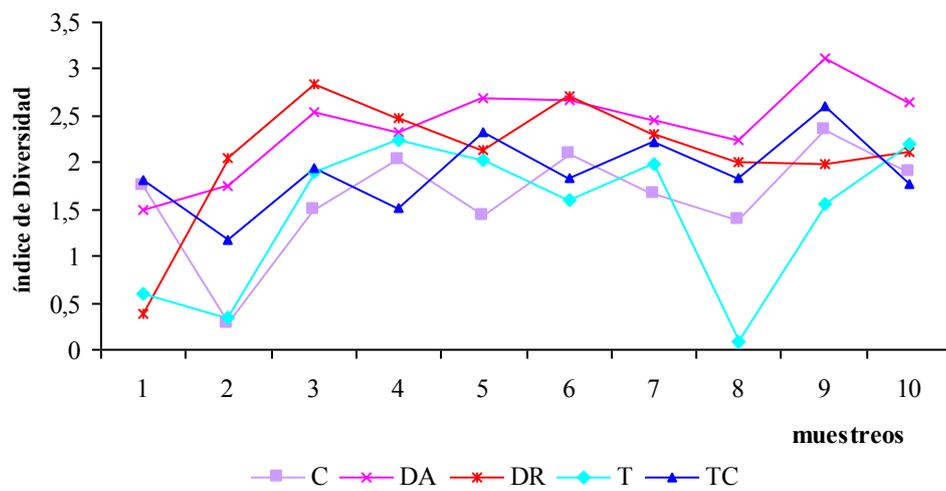
Puede observarse que el bosque de tala presenta una tendencia similar al índice de equitabilidad con lo cual se aprecia una influencia marcada de éste sobre la diversidad en este tratamiento (figura 54).



**Figura 52:** Distribución de la riqueza específica por tratamiento durante los dos años muestreados. Abreviaciones: **C:** bosque de coronillo; **DA:** área desmontada antiguamente; **DR:** área desmontada recientemente; **T:** bosque de tala; **TC:** bosque de tala y coronillo. **1:** febrero 2003; **2:** abril 2003; **3:** junio 2003; **4:** agosto 2003; **5:** octubre 2003; **6:** diciembre 2003; **7:** febrero 2004; **8:** mayo 2004; **9:** agosto 2004; **10:** noviembre 2004.



**Figura 53:** Distribución del Índice de Equitabilidad para cada tratamiento durante los dos años muestreados. Abreviaciones: **C:** bosque de coronillo; **DA:** área desmontada antiguamente; **DR:** área desmontada recientemente; **T:** bosque de tala; **TC:** bosque de tala y coronillo. **1:** febrero 2003; **2:** abril 2003; **3:** junio 2003; **4:** agosto 2003; **5:** octubre 2003; **6:** diciembre 2003; **7:** febrero 2004; **8:** mayo 2004; **9:** agosto 2004; **10:** noviembre 2004.



**Figura 54:** Distribución del Índice de Diversidad de Shannon-Wiener para cada tratamiento durante los dos años muestreados. Abreviaciones: **C**: bosque de coronillo; **DA**: área desmontada antiguamente; **DR**: área desmontada recientemente; **T**: bosque de tala; **TC**: bosque de tala y coronillo. **1**: febrero 2003; **2**: abril 2003, **3**: junio 2003; **4**: agosto 2003; **5**: octubre 2003; **6**: diciembre 2003; **7**: febrero 2004; **8**: mayo 2004; **9**: agosto 2004; **10**: noviembre 2004.

Los resultados del ANOVA en bloques con un factor: tratamientos empleando como variables independientes los muestreos y los tratamientos y como variable dependiente la riqueza de especies, la equitabilidad y el índice de diversidad, según el caso, presentó para todos diferencias (tablas VIII, IX y X).

	T	C	TC	DA	DR
T		0.97032	0.54293	<b>0.00012</b>	<b>0.00012</b>
C	0.97032		0.20288	<b>0.00012</b>	<b>0.00012</b>
TC	0.54293	0.20288		<b>0.00012</b>	<b>0.00012</b>
DA	<b>0.00012</b>	<b>0.00012</b>	<b>0.00012</b>		1
DR	<b>0.00012</b>	<b>0.00012</b>	<b>0.00012</b>	1	

**Tabla VIII:** Comparaciones entre medias de tratamientos para la riqueza específica (ANOVA,  $F_{4,36} = 46.23$ ,  $p < 6.14 \times 10^{-22}$ ) mediante la prueba de Tukey. Los números en negrita indican diferencia significativa.

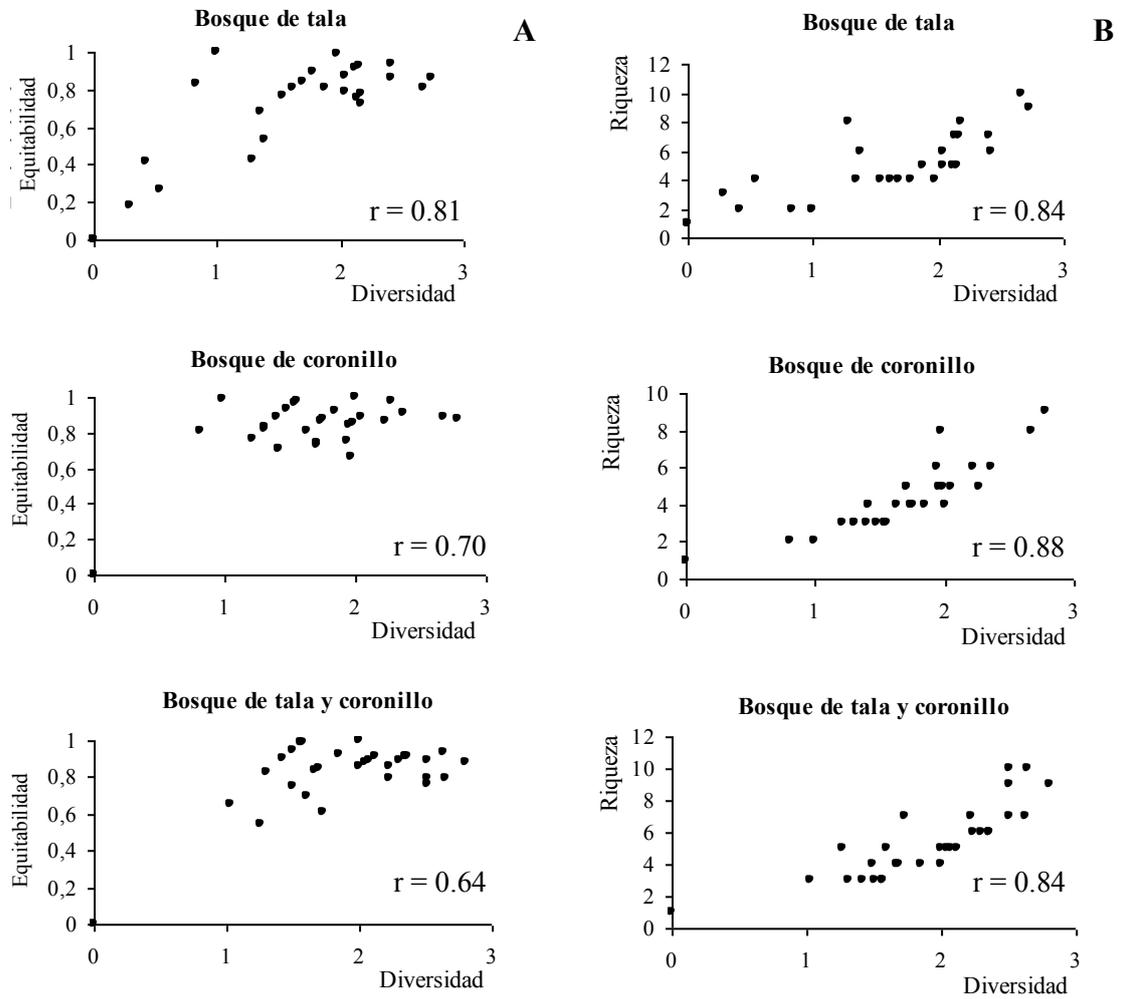
	T	C	TC	DA	DR
T		<b>0.02346</b>	<b>0.00629</b>	0.06199	1
C	<b>0.02346</b>		0.99218	0.99624	<b>0.02592</b>
TC	<b>0.00629</b>	0.99218		0.92871	<b>0.00719</b>
DA	0.06199	0.99624	0.92871		0.06663
DR	1	<b>0.02592</b>	<b>0.00719</b>	0.06663	

**Tabla IX:** Comparaciones entre medias de tratamientos para el índice de equitabilidad (ANOVA,  $F_{4,36} = 3.87$ ,  $p < 0.00575$ ) mediante la prueba de Tukey. Los números en negrita indican diferencia significativa.

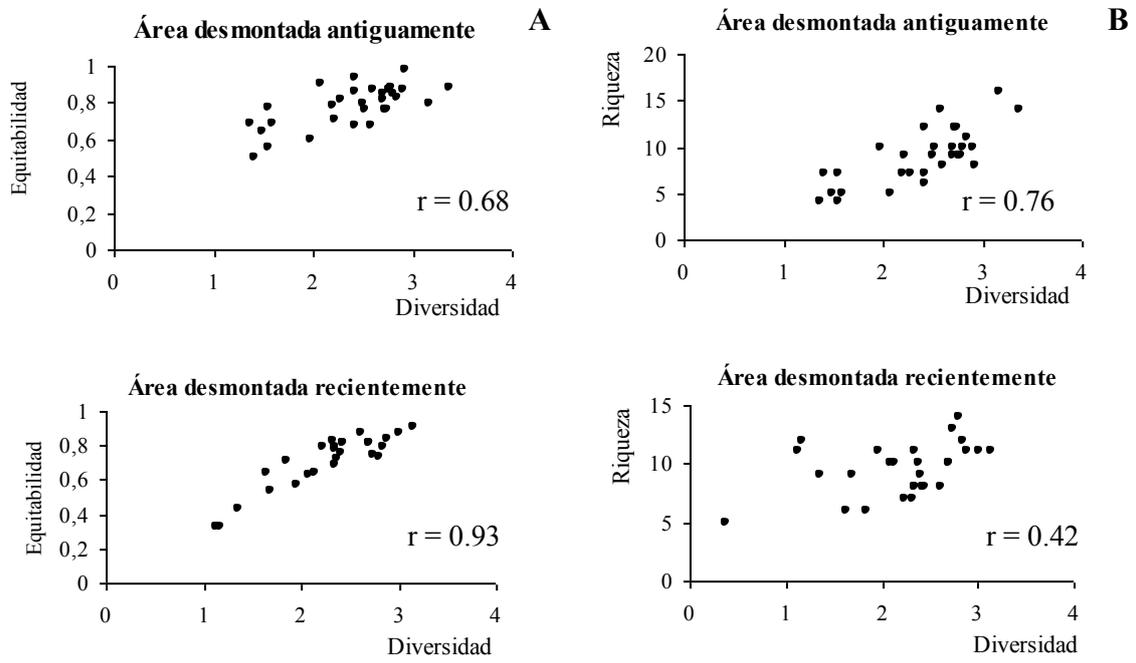
	T	C	TC	DA	DR
T		0.51638	<b>0.00181</b>	<b>0.00012</b>	<b>0.00012</b>
C	0.51638		0.14984	<b>0.00012</b>	<b>0.00151</b>
TC	<b>0.00181</b>	0.14984		<b>0.00053</b>	0.45512
DA	<b>0.00012</b>	<b>0.00012</b>	<b>0.00053</b>		0.09247
DR	<b>0.00012</b>	<b>0.00151</b>	0.45512	0.09247	

**Tabla X:** Comparaciones entre medias de tratamientos para el índice de diversidad (ANOVA,  $F_{4,36} = 4.35$ ,  $p < 0.00277$ ) mediante la prueba de Tukey. Los números en negrita indican diferencia significativa.

Para establecer el componente que más contribuye a la diversidad se calculó el coeficiente de correlación de Pearson entre los valores del índice de diversidad ( $H'$ ) y de equitabilidad ( $J'$ ) y riqueza específica ( $S$ ) para cada tratamiento (figuras 55 y 56). Se observó una correlación positiva ( $r > 0$ ), en todos los casos la riqueza es el componente más importante para explicar los valores de diversidad en los tratamientos: bosque de tala, bosque de coronillo, bosque con codominancia de ambas especies y área desmontada antiguamente. El tratamiento de desmonte reciente presentó un valor muy bajo para la correlación entre diversidad y riqueza ( $r = 0.42$ ) siendo entonces explicada por la alta equitabilidad ( $r = 0.93$ ).



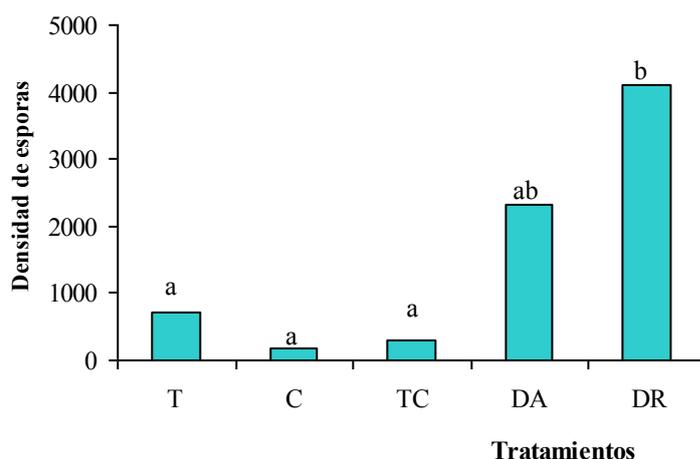
**Figura 55:** Variación en el índice de Diversidad de Shannon-Wiener en relación a (A) índice de equitabilidad y (B) riqueza de especies en los tratamientos arbolados



**Figura 56:** Variación en el índice de Diversidad de Shannon-Wiener en relación a (A) índice de equitabilidad y (B) riqueza de especies en los tratamientos desmontados

### Estudio del número de propágulos de hongos formadores de micorrizas arbusculares presentes en las distintas situaciones.

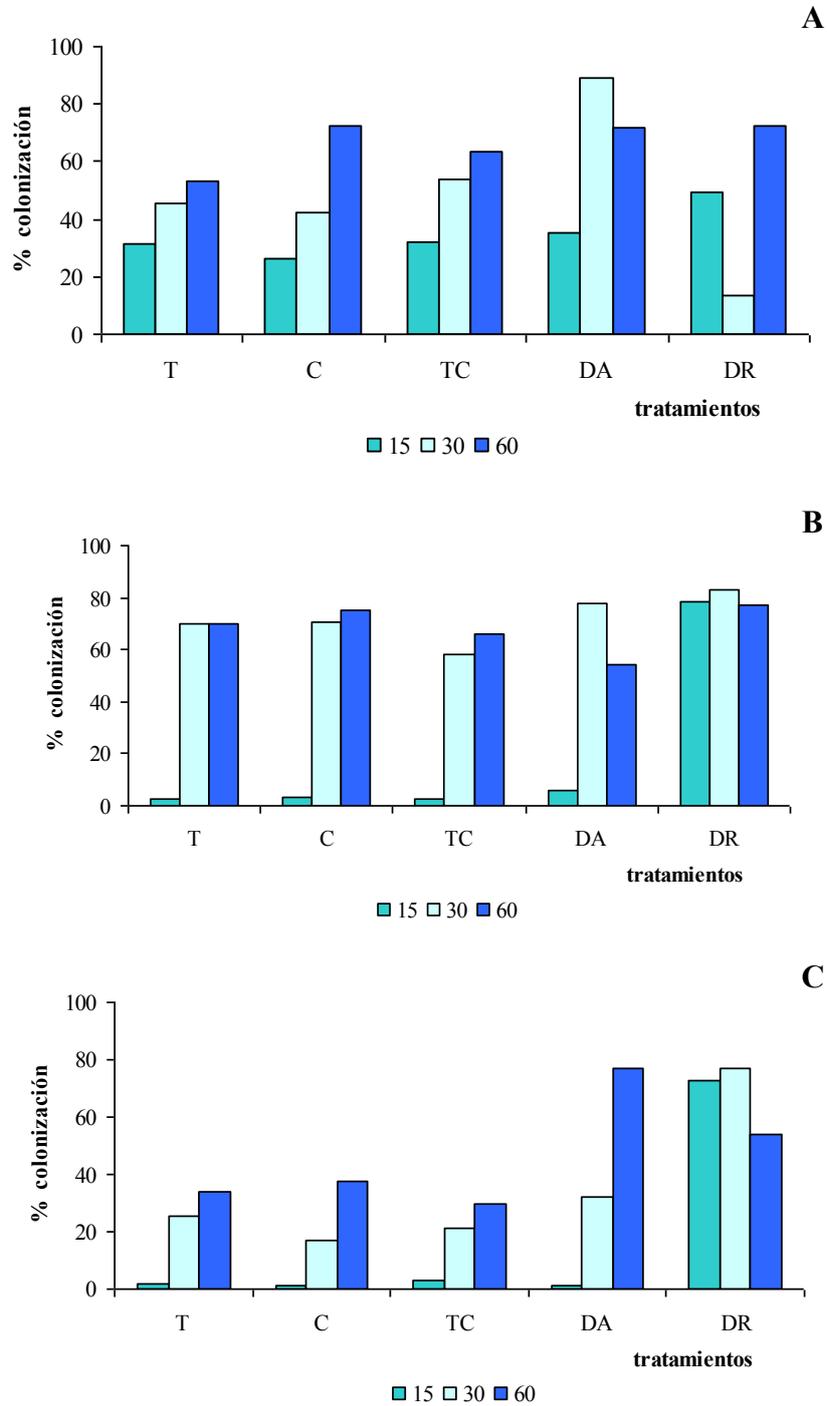
El número inicial de esporas de los suelos utilizados en el bioensayo fue mayor en las áreas desmontadas respecto de los sitios arbolados. El número mínimo fue de 202 esporas en el bosque de coronillo y 3158 el máximo para el desmonte reciente, siendo este último significativamente diferente de las demás situaciones (figura 57).



**Figura 57:** Densidad (número de esporas/100 gr suelo seco) en las distintas situaciones. Diferentes letras en las columnas muestran diferencias significativas (LSD = 0.05). Los datos son promedios de 3 repeticiones (bloques). Abreviaciones: **T**: bosque de tala; **C**: bosque de coronillo; **TC**: bosque de tala y coronillo; **DA**: área desmontada antiguamente; **DR**: área desmontada recientemente.

A los 15 días, la colonización presentó valores bajos en las diluciones 1:40 (figura 58 C) y 1:4 (figura 58 B) con excepción del tratamiento de desmonte reciente. El suelo no diluido (1:0, figura 58 A) mostró valores mayores en todos los tratamientos. A los

30 días se observó un aumento en la colonización en todas las diluciones, siendo 1:4 superior en la mayoría los tratamientos, la excepción fue el área de desmonte antiguo en la que la dilución 1:0 presentó un mayor valor. En general, la colonización en la dilución 1:4 se mantuvo estable hasta el día 60, contrariamente las diluciones 1:0 y 1:40 aumentaron. En el día 60 las diluciones 1:0 y 1:4 presentaron valores semejantes en todos los tratamientos, mientras que la dilución 1:40, presentó valores menores que las anteriores, siendo el tratamiento de desmonte antiguo la excepción en ambos casos.



**Figura 58.** Porcentaje de colonización a los 15, 30 y 60 días en las situaciones: bosque puro de tala (T), bosque puro de coronillo (C), bosque de tala y coronillo (TC), desmunte antiguo (DA) y desmunte reciente (DR). **A** dilución 1:0; **B** dilución 1:4; **C** dilución 1:40. Los datos son promedio de 4 repeticiones.

La densidad de propágulos obtenida en las distintas diluciones y tratamientos fueron analizadas utilizando un ANOVA de medidas repetidas, los cuales presentaron diferencias significativas en todos los tratamientos, con variaciones entre diluciones, fechas y la interacción de estas dos variables (tabla XI).

Tratamiento	Parámetro	Dilución	Fecha	Dilución-fecha
Bosque de tala	F	49.9	152.5	24.5
	P	$1.35 \times 10^{-5}$	$5.17 \times 10^{-12}$	$4.5 \times 10^{-7}$
Bosque de coronillo	F	35.1	88.0	11.4
	p	$5.62 \times 10^{-5}$	$5.08 \times 10^{-10}$	$8.67 \times 10^{-5}$
Bosque de tala y coronillo	F	68.9	69.7	7.7
	p	$1.97 \times 10^{-6}$	$3.33 \times 10^{-9}$	0.00084
Área desmontada antiguamente	F	89.6	99.6	7.0
	p	$1.14 \times 10^{-6}$	$1.8 \times 10^{-10}$	0.0014
Área desmontada recientemente	F	154.7	179.1	24.4
	p	$1.1 \times 10^{-7}$	$1.3 \times 10^{-12}$	$8.7 \times 10^{-7}$

**Tabla XI.** Resultados de ANOVA de medidas repetidas para el porcentaje de colonización en cada tratamiento según la fuente de variación (dilución, fecha, dilución x fecha).

**Análisis de la composición específica potencial de los hongos formadores de micorrizas arbusculares.**

*Plantas trampa a partir de inóculo suelo*

Se analizó el sustrato de las macetas pertenecientes a las plantas trampa obtenidas a partir de suelo como fuente de inóculo identificándose 24 especies de hongos formadores de micorrizas arbusculares, de las cuales 5 especies corresponden a la familia *Acaulosporaceae*, 17 especies a la familia *Glomeraceae* y 2 especies a la familia *Gigasporaceae* (tabla XII).

Familia	Especies
<b><i>Acaulosporaceae</i></b>	<i>Acaulospora delicata</i> Walker, Pfeiffer & Bloss. <i>A. mellea</i> Spain & Schenck <i>A. scrobiculata</i> Trappe <i>Acaulospora sp.1</i> <i>Entrophospora infrequens</i> (Hall) Ames & Schneider.
<b><i>Glomeraceae</i></b>	<i>Glomus aggregatum</i> Schenck & Smith <i>G. ambisporum</i> Schenck & Smith <i>G. caledonium</i> Nicolson & Gerdemann <i>G. claroideum</i> Schenck & Smith <i>G. clarum</i> Nicolson & Schenck <i>G. constrictum</i> Trappe <i>G. coronatum</i> Giovann. <i>G. etunicatum</i> Becker & Gerdemann <i>G. fecundisporum</i> Schenck & Smith <i>G. intraradices</i> Schenck & Smith <i>G. lacteum</i> Rose & Trappe <i>G. microaggregatum</i> Koske, Gemma & Olexia <i>G. mosseae</i> (Nicolson & Gerd.) Gerdemann & Trappe <i>G. sinuosum</i> (Gerd. & Trappe) Almeida & Schenk <i>Glomus sp.1</i> <i>Glomus sp 6</i> <i>Glomus sp 7</i>
<b><i>Gigasporaceae</i></b>	<i>Scutellospora gilmorei</i> (Trappe & Gerd.) Walker & Sanders <i>Scutellospora sp 1</i>

**Tabla XII:** Especies identificadas de las macetas pertenecientes a las plantas trampa obtenidas a partir de suelo de los cinco tratamientos.

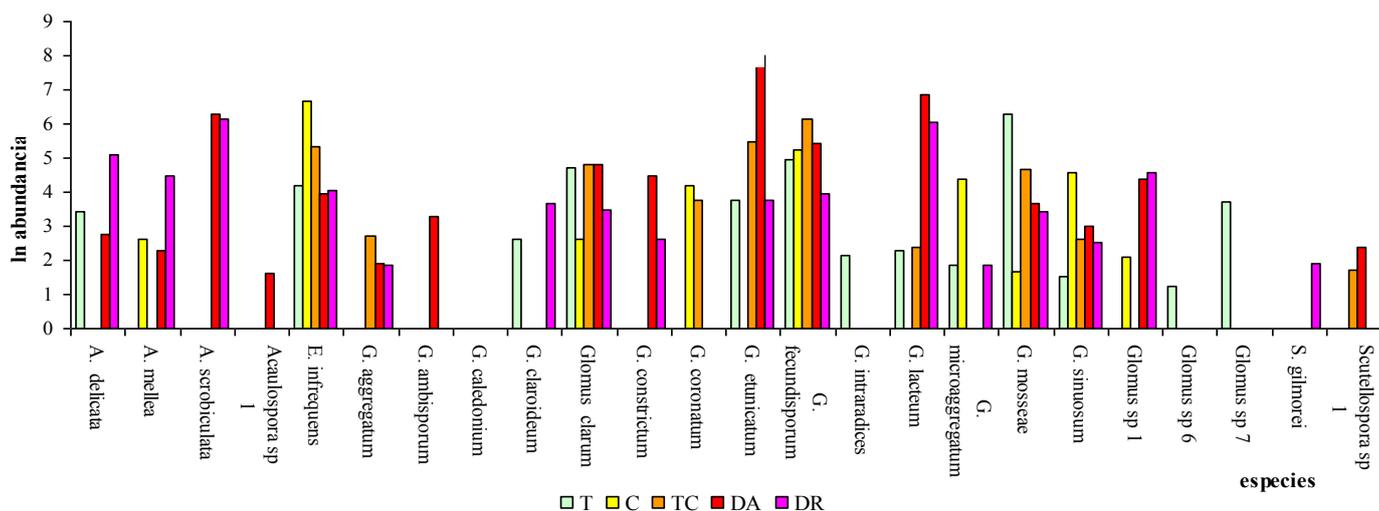
El número total de esporas de hongos micorrícicos encontradas en los cinco tratamientos fue de 10.242. El 24.4% del total de esporas cuantificadas perteneció a la familia *Acaulosporaceae*, la familia *Glomeraceae* representó el 75.4 % del total, mientras que el 0.2% correspondió a la familia *Gigasporaceae* (tabla XIII).

	<i>Acaulosporaceae</i>	<i>Glomeraceae</i>	<i>Gigasporaceae</i>	total	total %
	5 especies	17 especies	2 especies		
T	96	913	0	1.004	10
C	802	456	0	1.258	12
TC	208	1.001	6	1.215	12
DA	623	4.601	11	5.235	51
DR	770	748	7	1.525	15
total	2.499	7.719	24	<b>10.242</b>	
total %	24.4	75.4	0.2		

**Tabla XIII:** Abundancia de esporas registradas por familia y por tratamiento.

La abundancia de las especies presentes en las macetas analizadas varió significativamente entre tratamientos; en la tabla XIII se presentan los valores correspondientes a cada tratamiento siendo el mayor porcentaje estimado para las áreas desmontadas antiguamente: 51%; en los demás tratamientos el porcentaje de esporas varió entre el 10 y 15%.

En la figura 59, se presenta la abundancia de especies identificadas en cada tratamiento.



**Figura 59.** Abundancia de esporas de hongos formadores de micorrizas arbusculares, expresada como logaritmo natural, presentes en las plantas trampa obtenidas a partir de suelo correspondiente a cada tratamiento. Abreviaciones: **T**: bosque de tala; **C**: bosque de coronillo, **TC**: bosque de tala y coronillo; **DA**: área desmontada antiguamente; **DR**: área desmontada recientemente.

Si bien las especies identificadas en total fueron 24, solamente 5 especies estuvieron presentes en los cinco tratamientos, estas especies son *E. infrequens*, *G. clarum*, *G. fecundisporum*, *G. mosseae* y *G. sinuosum*. Otras especies como *G. coronatum*, *G. intraradices* *Glomus sp 6* y *Glomus sp 7* fueron encontradas únicamente en los tratamientos arbolados y *G. ambisporum*, *G. constrictum* y *S. gilmorei* fueron halladas en las macetas pertenecientes a las áreas desmontadas. Las restantes especies presentan valores de abundancia variables dependiendo del tratamiento al que pertenecen.

*Plantas trampa a partir de segmentos de raíces colonizadas*

Las muestras de sustrato de las macetas utilizando segmentos de raíces como fuente de inóculo fueron procesadas en el laboratorio para identificar y cuantificar las esporas de hongos micorrícicos presentes en los distintos tratamientos. Se encontraron en total 13 especies, de las cuales 3 pertenecen a la familia *Acaulosporaceae*, 9 especies a la familia *Glomeraceae* y 1 especie a la familia *Gigasporaceae* (tabla XIV).

<b>Familia</b>	<b>Especies</b>
<b><i>Acaulosporaceae</i></b>	<i>Acaulospora delicata</i> Walker, Pfeiffer & Bloss. <i>A. mellea</i> Spain & Schenck <i>Entrophospora infrequens</i> (Hall) Ames & Schneider.
<b><i>Glomeraceae</i></b>	<i>G. clarum</i> Nicolson & Schenck <i>G. constrictum</i> Trappe <i>G. coronatum</i> Giovann. <i>G. etunicatum</i> Becker & Gerdemann <i>G. fecundisporum</i> Schenck & Smith <i>G. mosseae</i> (Nicolson & Gerd.) Gerdemann & Trappe <i>G. sinuosum</i> (Gerd. & Trappe) Almeida & Schenk <i>Glomus sp.1</i> <i>Glomus sp 6</i>
<b><i>Gigasporaceae</i></b>	<i>Scutellospora gilmorei</i> (Trappe & Gerd.) Walker & Sanders

**Tabla XIV:** Especies identificadas de las macetas pertenecientes a las plantas trampa obtenidas a partir de raíces de los cinco tratamientos.

El número total de esporas cuantificadas en los cinco tratamientos fue de 6.172. En este caso el 91.5% del total de las esporas fue registrado para la familia *Glomeraceae* y solo un 8 % a la familia *Acaulosporaceae* y 0.5% a la familia *Gigasporaceae*. (tabla XV).

	<i>Acaulosporaceae</i> 5 especies	<i>Glomeraceae</i> 17 especies	<i>Gigasporaceae</i> 2 especies	total	total %
T	3	199	0	202	3
C	0	1.133	0	1.133	18
TC	5	2.291	0	2.296	37
DA	331	712	0	1.043	17
DR	143	1.319	36	1.498	24
total	482	5.654	36	<b>6.172</b>	
total %	8	91.5	0.5		

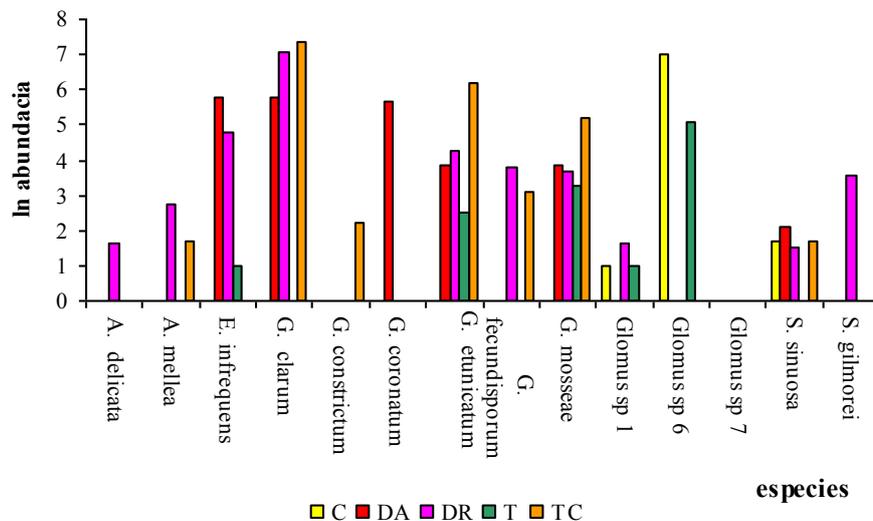
**Tabla XV:** Abundancia de esporas registradas por familia y por tratamiento.

En las áreas arboladas, la abundancia en el número de esporas perteneciente a la familia *Acaulosporaceae* fue bajo y nulo para la familia *Gigasporaceae*. La familia *Glomeraceae*, por el contrario, presentó los máximos valores de abundancia para los mismos tratamientos.

La abundancia de las especies recuperadas mediante el empleo de plantas trampa varió significativamente entre tratamientos; en la tabla XV se presentan los valores correspondientes a cada tratamiento. El bosque codominante de tala y coronillo presentó el máximo porcentaje de abundancia de esporas: 37% mientras que el menor valor fue

estimado para el bosque de tala con 3%. En este caso las áreas de desmonte antiguo y reciente representaron el 17 y 24% del total de esporas respectivamente.

En la figura 60, se presenta la abundancia de especies identificadas en cada tratamiento.



**Figura 60.** Abundancia de esporas de hongos formadores de micorrizas arbusculares, expresada como logaritmo natural, presentes en cada tratamiento. Abreviaciones: **C**: bosque de coronillo; **DA**: área de desmonte antiguo; **DR**: área de desmonte reciente; **T**: bosque de tala; **TC**: bosque de tala y coronillo

Ninguna de las especies fue reaislada simultáneamente en los cinco tratamientos, *A. delicata*, *G. coronatum* y *S. gilmorei* fueron identificadas en los tratamientos correspondientes a las áreas de desmonte mientras que *G. constrictum* fue hallado únicamente en el bosque de tala y coronillo.

*G. clarum*, *Glomus sp 6*, *E. infrequens*, *G. coronatum* y *G. etunicatum* fueron las especies con mayores valores de abundancia al menos en alguno de los tratamientos en los que fueron identificados.

*Plantas trampa a partir de micelio externo*

Las muestras de sustrato de las macetas realizadas con micelio externo como fuente de inóculo presentaron baja riqueza de especies de hongos formadores de micorrizas. Se identificaron 9 especies pertenecientes a las familias *Acaulosporaceae*, *Glomeraceae* y *Gigasporaceae* (tabla XVI).

<b>Familia</b>	<b>Especies</b>
<b><i>Acaulosporaceae</i></b>	<i>Acaulospora delicata</i> Walker, Pfeiffer & Bloss. <i>A. mellea</i> Spain & Schenck <i>A. scrobiculata</i> Trappe
<b><i>Glomeraceae</i></b>	<i>G. clarum</i> Nicolson & Schenck <i>G. etunicatum</i> Becker & Gerdemann <i>G. intraradices</i> Schenck & Smith <i>G. mosseae</i> (Nicolson & Gerd.) Gerdemann & Trappe <i>Glomus sp.1</i>
<b><i>Gigasporaceae</i></b>	<i>Scutellospora gilmorei</i> (Trappe & Gerd.) Walker & Sanders

**Tabla XVI:** Especies identificadas de las macetas correspondientes a las plantas trampa obtenidas a partir de micelio externo perteneciente a los cinco tratamientos.

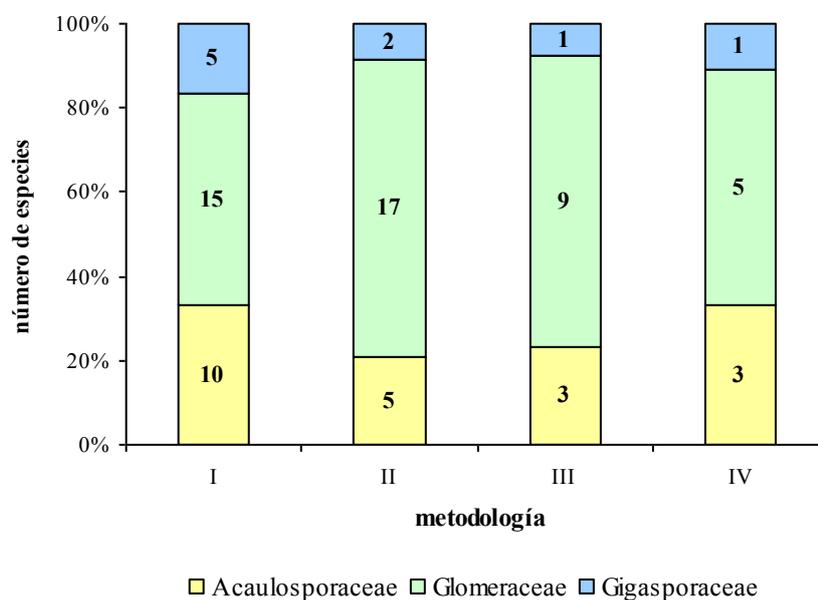
Del análisis de las muestras de campo y de plantas trampa con los tres tipos de inóculo de partida se identificaron taxonómicamente 36 especies (tabla XVII).

Especie	Campo	Planta trampa suelo	Planta trampa raíces	Planta trampa micelio
<i>A. delicata</i>	x	x	x	x
<i>A. lacunosa</i>	x			
<i>A. laevis</i>	x			
<i>A. mellea</i>	x	x	x	x
<i>A. scrobiculata</i>	x	x		x
<i>A. spinosa</i>	x			
<i>Acaulospora sp 1</i>	x	x		
<i>Acaulospora sp 2</i>	x			
<i>Acaulospora sp 3</i>	x			
<i>E. infrequens</i>	x	x	x	
<i>G. aggregatum</i>	x	x		
<i>G. ambisporum</i>		x		
<i>G. caledonium</i>	x	x		
<i>G. claroideum</i>	x	x		
<i>G. clarum</i>	x	x	x	x
<i>G. constrictum</i>	x	x	x	
<i>G. coronatum</i>		x	x	
<i>G. etunicatum</i>	x	x	x	x
<i>G. fecundisporum</i>	x	x	x	
<i>G. intraradices</i>		x		x
<i>G. lacteum</i>		x		
<i>G. microaggregatum</i>	x	x		
<i>G. mosseae</i>	x	x	x	x
<i>G. sinuosum</i>	x	x	x	
<i>Glomus sp 1</i>	x	x	x	x
<i>Glomus sp 2</i>	x			
<i>Glomus sp 3</i>	x			
<i>Glomus sp 4</i>	x			
<i>Glomus sp 5</i>	x			
<i>Glomus sp 6</i>		x	x	
<i>Glomus sp 7</i>		x		
<i>S. gilmorei</i>	x	x	x	x
<i>S. dipapillosa</i>	x			
<i>Scutellospora sp 1</i>	x	x		
<i>Scutellospora sp 2</i>	x			
<i>Scutellospora sp 3</i>	x			
<b>Total = 36</b>	<b>30</b>	<b>24</b>	<b>13</b>	<b>9</b>

**Tabla XVII.** Especies de hongos micorrícicos identificados en cada metodología.

En las muestras de campo se identificaron 30 especies, mientras que en las plantas trampa se identificaron 24 especies en aquellas en las que se utilizó suelo de campo como fuente inóculo, 13 en las plantas trampa inoculadas con raíces colonizadas y 9 especies en las plantas trampa inoculadas con micelio externo. *G. ambisporum*, *G. lacteum* y *Glomus sp 7* fueron identificadas únicamente en las plantas trampa obtenidas a partir de suelo, mientras que *G. coronatum* y *Glomus sp 6* fueron encontradas en las plantas trampa obtenidas a partir de suelo y raíces como fuente de inóculo y *G. intraradices* en las plantas trampa obtenidas de suelo y micelio micorrícico.

En la siguiente figura se presenta el porcentaje de especies de cada familia en las cuatro metodologías empleadas. La familia *Glomeraceae* fue la que contribuyó con el mayor número de especies en todos los casos.



**Figura 61.** Comparación del número de especies identificadas por familia en cada metodología empleada. Abreviaciones: **I:** muestras de suelo del campo; **II:** muestras de macetas de plantas trampa obtenidas a partir de suelo del campo; **III:** muestras de macetas de plantas trampa obtenidas a partir de raíces; **VI:** muestras de macetas de plantas trampa obtenidas a partir de micelio.

En las muestras de suelo del campo la familia *Glomeraceae* presentó el 50% del total del número de especies, la familia *Acaulosporaceae* el 33% y la familia *Gigasporaceae* el 17%. En las muestras de macetas de plantas trampa obtenidas a partir de suelo del campo los valores encontrados fueron 71% del total de esporas correspondieron la familia *Glomeraceae*, 21% a la familia *Acaulosporaceae* y 8% a *Gigasporaceae*. Las muestras de macetas de plantas trampa obtenidas a partir de raíces presentaron el 69% de especies perteneciente a la familia *Glomeraceae*, 23% a *Acaulosporaceae* y 8% a *Gigasporaceae* mientras que en las muestras de macetas de plantas trampa obtenidas a partir de micelio el 56% de las especies perteneció a la familia *Glomeraceae*, el 33% a *Acaulosporaceae* y el 11% a la familia *Gigasporaceae*.

***Importancia de los hongos formadores de micorrizas en el desarrollo de la fase temprana de *C. tala* en condiciones de invernadero.***

**Prueba de eficiencia y grado de dependencia a la micorrización del tala**

La altura y el peso seco de las plantas de tala inoculadas, no presentaron diferencias significativas respecto del control no inoculado, el valor de p en todos los casos fue siempre mayor que 0.23 (tabla XVIII).

La colonización y el número de esporas presentaron diferencias significativas. El máximo valor de colonización se observó en el tratamiento inoculado con el sustrato de las plantas trampa obtenidas a partir de suelo del bosque de tala (sustrato I, sI), asimismo, el tratamiento inoculado con *G. intraradices* fue significativamente mayor que el control (tabla XVIII).

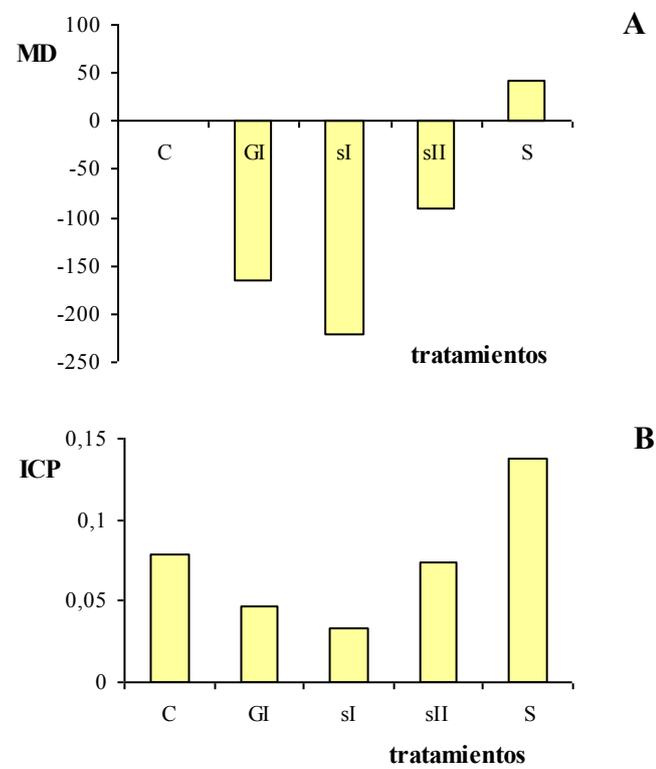
El número de esporas presentó diferencias significativas entre los tratamientos inoculados con suelo del bosque, sustrato I y *G. intraradices*, los cuales fueron mayores con respecto al control y al tratamiento inoculado con el sustrato II (sII) (tabla XVIII).

	Altura de la planta (cm)	Peso seco aéreo (g)	Peso seco radical (g)	Colonización (%)	N° de esporas/ 100 g suelo seco
Control	39 a	2.1 a	0.48 a	0 a	0 a
<i>G. intraradices</i>	26.8 a	0.5 a	0.18 a	30 bc	549 b
Sustrato I	27 a	0.7 a	0.24 a	52 c	529 b
Sustrato II	27.7a	0.8 a	0.18 a	17 ab	96 ab
Suelo del bosque	37 a	4.41 a	0.1 a	23 ab	394 b

**Tabla XVIII:** efecto de la inoculación en los parámetros de crecimiento de las plantas de tala, porcentaje de colonización y número de esporas. Diferentes letras en las columnas muestran diferencias significativas ( $LSD \leq 0.05$ ).

En el tratamiento inoculado con suelo del bosque de tala se observó dependencia a la micorrización. En los restantes tratamientos el grado de dependencia fue negativo (figura 62 A).

Las plántulas inoculadas con suelo de bosque mostraron mayor calidad que los restantes tratamientos. Este hallazgo se relaciona con el mayor grado de dependencia a este inóculo (figura 62 B).

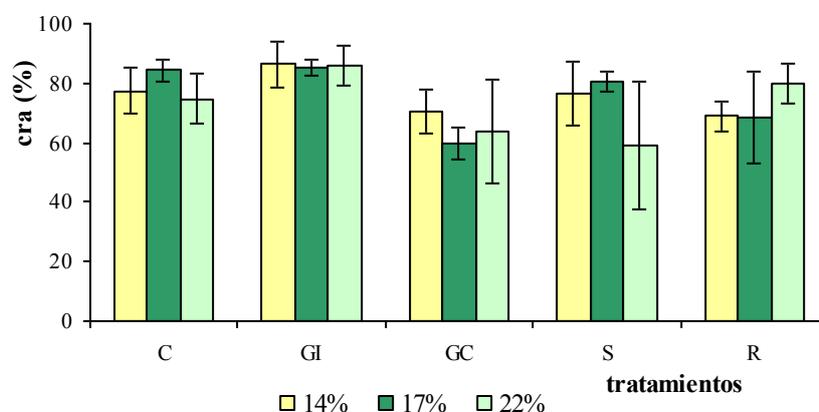


**Figura 62:** **A:** Grado de dependencia a la micorrización (MD).  
**B:** Índice de calidad de plántulas (ICP). Abreviaciones: **C:** control;  
**GI:** *G. intraradices*; **sI:** Sustrato I, **sII:** Sustrato II; **S:** suelo del bosque.

### **Análisis del efecto de los hongos micorrícicos sobre plántulas de tala bajo condiciones de estrés hídrico.**

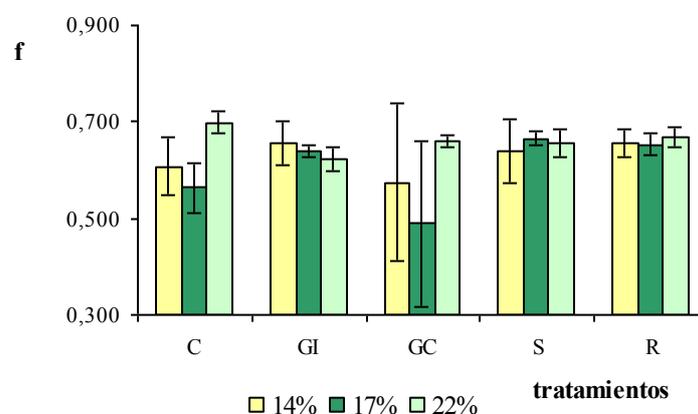
La inoculación con hongos formadores de micorrizas arbusculares en el establecimiento de *C. tala* en condiciones de estrés hídrico no mostró efectos significativos en los parámetros evaluados ( $P > 0.05$ ) (figura 63). Sin embargo se destacan tendencias en el contenido relativo de agua (CRA) correspondiente al tratamiento inoculado con *Glomus intraradices*. En ese tratamiento, el contenido relativo de agua en las hojas de las plántulas de tala, fue mayor que los del tratamiento control en los tres niveles de agua.

Los tratamientos inoculados con el sustrato de las plantas trampa obtenidas a partir de suelo del bosque dominado por tala (S) y con el sustrato de las plantas trampa obtenidas a partir de raíces del bosque de tala (R) presentaron valores similares al control sin inocular en la mayoría de los niveles hídricos. Mientras que el tratamiento inoculado con *Glomus clarum* mostró una respuesta desfavorable en todos los niveles, con valores por debajo del control (figura 63).



**Figura 63.** Contenido relativo de agua (CRA) en hojas de tala en los distintos niveles de agua (14, 17 y 22%) y tratamientos. Abreviaciones: **C**: control sin inocular; **GI**: inoculado con *Glomus intraradices*, **GC**: inoculado con *Glomus clarum*; **S**: inoculado con el sustrato de las plantas trampa obtenidas a partir de suelo del bosque de tala, **R**: inoculados con el sustrato de las plantas trampa obtenidas a partir de raíces del bosque de tala.

Todos los tratamientos presentaron valores similares de fluorescencia de la clorofila a 22% de agua (figura 64). Al aumentar el nivel de estrés, la fluorescencia tendió a descender en el control mientras que en los tratamientos micorrizados se mantuvo constante, con excepción del inoculado con *Glomus clarum*.

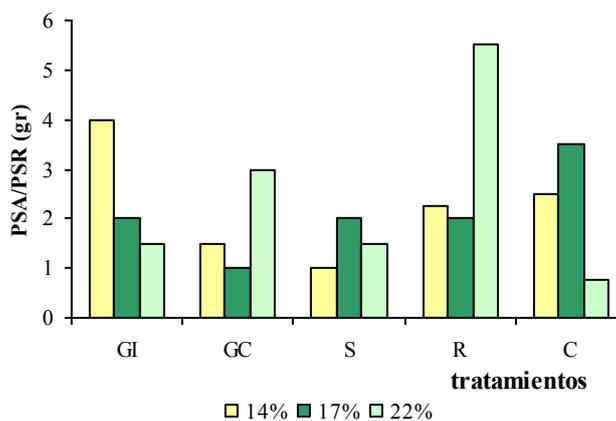


**Figura 64.** Resultado de la medición de fluorescencia a la clorofila (f) en los distintos niveles de agua (14, 17 y 22%) y tratamientos. Abreviaciones: **C:** control sin inocular; **GI:** inoculado con *Glomus intraradices*, **GC:** inoculado con *Glomus clarum*; **S:** inoculado con el sustrato de las plantas trampa obtenidas a partir de suelo del bosque de tala, **R:** inoculados con el sustrato de las plantas trampa obtenidas a partir de raíces del bosque de tala.

En el mayor nivel de estrés hídrico (14% de agua), la relación peso seco aéreo/peso seco radical, el tratamiento inoculado con *Glomus intraradices* presentó un valor que correspondió al doble del control, mientras que el tratamiento inoculados con sustrato de plantas trampa obtenidas a partir de raíces (R), presentó una respuesta similar al control (figura 65).

En el nivel intermedio de agua (17%) el mayor valor correspondió al control sin inocular, variando esta relación en los tratamientos inoculados entre 1 y 2.

En condiciones de riego (22% de agua), las plantas inoculadas presentaron valores mayores que el control; la máxima diferencia se observó en el tratamiento inoculado con sustrato de plantas trampa obtenidas a partir de raíces (R), el cual fue 5 veces mayor respecto al control.



**Figura 65.** Cociente peso seco aéreo/ peso seco radical (PSA/PSR) de las plántulas en los distintos niveles de agua (14, 17 y 22%) y tratamientos. Abreviaciones: **C:** control sin inocular; **GI:** inoculado con *Glomus intraradices*, **GC:** inoculado con *Glomus clarum*; **S:** inoculado con el sustrato de las plantas trampa obtenidas a partir de suelo del bosque de tala, **R:** inoculados con el sustrato de las plantas trampa obtenidas a partir de raíces del bosque de tala.

La relación peso seco aéreo/ peso seco radical (PSA/PSR) de las plantas sin estrés hídrico (22% de agua), de los tratamientos R y S obtenida en los diferentes ensayos (pruebas de eficiencia y de estrés hídrico) fue significativamente mayor que sus respectivos controles sin inóculo (Wilcoxon fueron  $z=1.83$  y  $p$  (unilateral) = 0.033) (Tabla XIX).

Ese resultado indicó que el tratamiento con inóculos procedentes del área de estudio presentó un mayor peso seco aéreo por unidad de peso seco subterráneo en relación a las plantas no inoculadas.

Con micorrizas	Control
44.1	4.37
1.50	0.75
4.44	4.37
5.50	0.75

**Tabla XIX:** Relación PSA/PSR entre tratamientos micorrizados y no micorrizados

El área estudiada está caracterizada por elevaciones (cordones) de uno o dos metros sobre el nivel de las áreas adyacentes. El tipo de suelo presente es denominado Rendol típico, cuyo material originario es de origen biológico: valvas de moluscos depositadas durante ingresiones marinas del Cuaternario (Fidalgo *et al.*, 1975). Estos suelos se caracterizan por el alto contenido de CaCO<sub>3</sub> que alcanzan valores en los horizontes inferiores hasta 98%, el contenido de materia orgánica es alto (hasta 10%) y el pH varía de 7.4 a 7.8. La vegetación está conformada por siete especies arbóreas, siendo *C. tala* y *S. buxifolia* las especies dominantes según la ubicación en relación a la costa de cada cordón. Las áreas desmontadas se caracterizan por presentar pastizales (Arturi *et al.*, 2006). A partir de estas características vegetacionales se permitió diferenciar los tratamientos según la cobertura arbórea presente: bosques puros de tala, bosques puros de coronillo, bosques con codominancia de ambas especies y pastizales en áreas desmontadas.

La presencia de hongos formadores de micorrizas arbusculares en un ambiente está determinada por un gran número de factores, inherentes tanto a las especies fúngicas como vegetales y a las características físicas y químicas del ambiente. Aunque las comunidades de hongos formadores de micorrizas arbusculares en hábitats naturales son diversas (Morton *et al.*, 1995; Bever *et al.*, 1996), los mecanismos específicos que facilitan la coexistencia de diversos grupos de hongos no son completamente conocidos. Esa coexistencia puede ser explicada por la partición de los recursos bióticos y abióticos -propiedades del suelo y condiciones estacionales- (Dodd *et al.*, 1990; Abbott & Robson, 1991).

La asociación de *C. tala* con hongos micorrícicos arbusculares, fue evidenciada

mediante las tinciones realizadas en raíces de plántulas de esta especie arbórea inoculadas con *G. mosseae*, citándose por primera vez esta asociación *C. tala-G. mosseae* y poniendo de manifiesto al tala como una especie hospedadora.

Numerosos trabajos hacen referencia a especies de hábito arbóreo asociadas a hongos micorrícicos (Dhillion *et al.*, 1995; Guadarrama & Álvarez-Sánchez, 1999; Picone, 2000; Siquiera & Saggin-Júnior, 2001; Zaho *et al.*, 2001; Husband *et al.*, 2002a; Lovelock *et al.*, 2003; Lovelock & Ewel, 2005). Se ha demostrado que las comunidades micorrícicas varían significativamente dependiendo de la especie hospedadora, ya sea herbácea (Sieverding, 1980; Bever *et al.*, 1996; Eom *et al.*, 2000) o arbórea (Lovelock *et al.*, 2003). Si bien los hongos formadores de micorrizas arbusculares son considerados simbiontes no específicos, se han comprobado que distintas especies fúngicas e incluso diferentes aislamientos de una misma especie, pueden presentar grados variables de asociación según la especie vegetal que esté colonizando (Gange *et al.*, 1993; Kiers *et al.*, 2000). Cuando se estudian las asociaciones micorrícicas arbusculares en ecosistemas determinados, se deben tener en consideración, no sólo la fenología y la fisiología de las especies vegetales, sino además las condiciones físicas, químicas y biológicas del ambiente.

Las muestras de campo pertenecientes a los distintos tratamientos, arbolados y desmontados, fueron analizadas registrándose 30 morfoespecies de hongos micorrícicos arbusculares. Se identificaron 27 especies de hongos formadores de micorrizas arbusculares en los tratamientos arbolados y 29 en las áreas desmontadas. Al considerar los bosques se observa que estos valores son mayores a los encontrados en la bibliografía consultada para áreas boscosas; Guadarrama & Álvarez-Sánchez (1999) identificaron 16

morfoespecies en bosques tropicales de México, Lovelock & Ewel (2005) citaron también 16 morfoespecies en bosques del noreste de Costa Rica. Becerra (2006) describió 20 y 21 especies en bosques naturales de *Alnus acuminata* en el NOA argentino, específicamente en “Sierra de Narváez” (provincia de Catamarca) y “Quebrada del portugués” (provincia de Tucumán), respectivamente. Por el contrario, Velázquez (Com. pers.) identificó 40 especies en distintos ambientes presentes en el Parque Nacional El Palmar, (provincia de Entre Ríos).

El número de morfoespecies identificados en áreas desmontadas (pastizal) en este estudio corresponde también a valores mayores cuando se los compara con los hallados por otros autores. Así, Lugo & Cabello (2002) citaron 17 especies de hongos arbusculares en pastizales naturales de montaña (provincia de Córdoba); Menéndez *et al.* (2001) registraron 17 especies en pastizales naturales y cultivados de la región pampeana (provincia de Buenos Aires) y Velázquez (Com. pers.) identificó 27 especies en los pastizales del Parque Nacional El Palmar (provincia de Entre Ríos).

Por otra parte, en agroecosistemas el número de especies citadas es en todos los casos menor al que aquí se reporta. Schalamuk (2005) identificó 24 especies de Glomeromycota en ensayos de labranza y fertilización nitrogenada cultivados con trigo en el partido de La Plata (provincia de Buenos Aires) y Jansa *et al.* (2002) citaron 14 especies en suelos cultivados en Suiza.

En la comunidad fúngica estudiada se observó que el 50% de las especies identificadas pertenecen a la familia *Glomeraceae*, el 33% a la familia *Acaulosporaceae* y el 17% a *Gigasporaceae*. En la selva tropical de México Guadarrama & Álvarez-Sánchez (1999) hallaron que el 69% de las especies pertenecían a la familia

*Glomeraceae*, el 19% a *Acaulosporaceae* y el 12% a *Gigasporaceae*. Por el contrario, Lovelock *et al.* (2003) observaron en bosques tropicales de Costa Rica que el mayor porcentaje estuvo representado en la familia *Acaulosporaceae* con el 58% de las especies, y el 34% y 8% para las familias *Glomeraceae* y *Gigasporaceae* respectivamente. Cordoba *et al.* (2001) cita para ambientes de dunas en Brasil 41% de las especies correspondientes a *Glomeraceae*, 34% a *Gigasporaceae* y 25% a *Acaulosporaceae*. Por su parte, Menéndez *et al.* (2001) en pastizales naturales y cultivados de la provincia de Buenos Aires observaron que el 83% de las especies fúngicas identificadas corresponden a la familia *Glomeraceae*, el 34% a la familia *Gigasporaceae* y el 13% a *Acaulosporaceae*. Schalamuk *et al.* (2005) registraron en muestras de suelos cultivados de la provincia de Buenos Aires que el 34% de las especies de hongos micorrícicos pertenecieron a la familia *Acaulosporaceae* y el 38% y 25% a las familias *Glomeraceae* y *Gigasporaceae* respectivamente, además de citar a una especie del género *Archaeospora*. En cultivos de soja y festuca, se registró el 88% de las especies de hongos formadores de micorrizas pertenecientes a la familia *Glomeraceae* y el 12% a la familia *Acaulosporaceae* (An *et al.* 1990).

Entre las especies identificadas tanto en las áreas arboladas como en las desmontadas, *Acaulospora delicata*, *Glomus clarum*, *Glomus etunicatum* y *Scutellospora gilmorei* constituyeron los primeros registros para Argentina (Irrazabal *et al.*, 2005). El número de especies de Glomeromycota identificadas en nuestro país es de 46 (Cabello & Irrazabal, 2004), este valor sugiere que son necesarias más investigaciones sobre las comunidades fúngicas presentes en los distintos ecosistemas de Argentina para establecer valores más reales de biodiversidad.

Las diferencias en la abundancia de esporas dependieron en primer lugar de los tratamientos, siendo las áreas desmontadas las que presentaron los valores máximos de abundancia (figura 24). En los estudios realizados por Lovelock & Ewel (2005), las especies de árboles presentaron efectos significativos tanto en el número de especies como en las distribuciones de abundancias de la comunidad fúngica; observaciones similares fueron realizadas en otros estudios (Johnson *et al.*, 1992; Musoko *et al.*, 1994; Bever *et al.*, 1996; Merryweather & Fitter, 1998b; Eom *et al.*, 2000; Burrows & Pflieger, 2002; Husband *et al.*, 2002a; Lovelock *et al.*, 2003). En bosques tropicales (Lovelock *et al.*, 2003) como en otros ecosistemas (Frank *et al.*, 2003), las diferencias en las asociaciones hospedadores-hongos micorrícicos fueron causadas, no por diferencias en la presencia o ausencia de las especies fúngicas, sino por las diferencias en la abundancia relativa de las esporas. Las especies vegetales, tanto arbóreas como herbáceas, presentan diferentes tasas de crecimiento, fenología y arquitectura, que además pueden alterar diferencialmente la fertilidad y otras características físicas y químicas del suelo (Lovelock *et al.*, 2003).

Si bien, las áreas desmontadas presentaron un mayor número de especies en relación con los tratamientos arbolados (tabla III), las diferencias en las asociaciones hospedador- hongos micorrícicos fueron causadas principalmente por cambios en la abundancia relativa de las esporas de las especies fúngicas más frecuentes en este ambiente. Se observó en todos los tratamientos un mayor número de esporas pertenecientes a la familia *Glomeraceae*. La familia *Acaulosporaceae* presentó en general un mayor número de esporas en las áreas arboladas, mientras que la familia *Gigasporaceae* estuvo escasamente representada (figuras 26 y 27). Los patrones de

distribución de las abundancias relativas de las especies fúngicas, son difíciles de interpretar, debido a que no hay suficientes datos de la ecología y fisiología de las especies. Las especies individuales responden a hospedadores similares y gradientes ambientales de diferente manera, lo que sugiere que las especies de HFMA tienen nichos ecológicos distintos (Lovelock & Ewel, 2005). En el presente trabajo se pueden citar especies como *A. mellea*, *G. clarum*, *G. constrictum*, *G. fecundisporum* y *G. sinuosum*, las cuales fueron registradas en todos los tratamientos durante todas las fechas muestreadas con los valores más altos de abundancia, comprendiendo los máximos en las áreas desmontadas. Con excepción de *G. clarum*, especie que fue citada por primera vez para la Argentina (Irrazabal *et al.*, 2005), las demás especies han sido citadas para otros ambientes de nuestro país (Lugo, 1999; Lugo & Cabello, 2002; Schalamuk, 2005; Becerra, 2006) y son consideradas en general como especies cosmopolitas (Sieverding, 1991) Junto con las especies anteriormente mencionadas, *A. delicata*, *E. infrequens*, *G. mosseae* y *G. etunicatum*, presentaron los mayores valores de dominancia y frecuencia en todos los tratamientos (figuras 27 a 46). Las especies restantes presentaron diferentes patrones de abundancia y distribución. Las familias *Glomeraceae* y *Acaulosporaceae* se caracterizan por presentar esporas de tamaño pequeño en relación a la familia *Gigasporaceae*. La familia *Glomeraceae* en particular como también *Acaulosporaceae*, además de producir esporas en un gran número -en condiciones favorables para la esporulación-, en general, se considera que poseen mecanismos de germinación rápida. Este tipo de mecanismo reproductivo, es coincidente con el modelo ecológico de especies que representan una estrategia de vida particular, denominados “estrategas r”. Estas especies, a diferencia de los géneros *Gigaspora* y *Scutellospora*, presentan altas

tasas reproductivas aplicando su potencial energético en la producción rápida de pequeñas y sencillas unidades de reproducción con una dispersión altamente efectiva de sus propágulos (Burdon, 1992). En general, son considerados organismos oportunistas, que pueden aprovechar pequeños impulsos favorables en las condiciones ambientales fluctuantes; en el caso de los pastizales podría considerarse la alta densidad de raíces y la asimilación de compuestos carbonados uno de los factores claves en las fluctuaciones ambientales.

Por otro lado, en un estudio realizado en un gradiente de estabilización de dunas en Brasil (Córdoba *et al.*, 2001), representantes de la familia *Glomeraceae* fueron dominantes en las dunas estables, y estuvieron escasamente representados en las dunas embriogénicas. Por el contrario, la familia *Gigasporaceae*, fue dominante en las dunas incipientes y casi ausente en las estables. El trabajo mencionado permitió considerar, entre otras cosas, que la familia *Glomeraceae* dominó en ambientes donde las condiciones son más estables en relación a altos contenidos de materia orgánica y fertilidad del suelo. Por ello se considera que esta familia podría ser más eficiente en la absorción de nutrientes que las demás familias, beneficiando a las plantas con una mayor nutrición mineral y protección de las raíces frente a patógenos. Otros autores han encontrado una correlación positiva entre el porcentaje de materia orgánica en el suelo y el número de esporas de *Glomus sp.*, aunque también resultó positivo para algunas especies de *Acaulospora* (Quintero-Ramos *et al.*, 1993; Porter *et al.*, 1987). Estos resultados coinciden con lo citado por Schalamuk (2005); se sugiere que las bases taxonómicas para la identificación de *Glomeromycota* a nivel familia tienen relación con aspectos funcionales (Hart & Reader, 2002).

La fenología radical y la producción de raíces puede incidir en la producción de esporas (Brundrett, 1991). Se ha observado que el número de esporas aumenta cuando el porcentaje de raíces decae (Redhead, 1975). Guadarrama & Álvarez-Sánchez (1999) observaron que la abundancia de esporas aumenta mientras que el porcentaje de raíces finas disminuye. De igual forma, en el presente estudio se puede apreciar una relación entre la dinámica de los hongos formadores de micorrizas arbusculares y las raíces y el funcionamiento general de la vegetación. En primer lugar, las áreas arboladas son ambientes potencialmente más estables que las áreas desmontadas o pastizales. En los tratamientos arbolados las raíces corresponden mayoritariamente a las especies arbóreas, las cuales se mantienen activas durante todo el año, incluyendo las raíces de tala, a pesar de ser una especie caducifolia (Arturi, 1997a). El porcentaje total de raíces pertenecientes a las especies arbóreas en estos tratamientos es del 90% (Arturi, 1997b). La biomasa de pastos bajo los bosques de tala es similar a los pastizales pertenecientes a las áreas desmontadas (Arturi *et al.*, 2006); en agosto la biomasa total de herbáceas bajo tala es similar a los desmontados, mientras que en diciembre presenta el valor máximo y en este momento equivale a la mitad del valor presente en los desmontes. La biomasa de la cobertura herbácea bajo tala decae fuertemente a partir de diciembre. En este tratamiento, más del 90% de la cobertura herbácea está constituida por especies anuales. En cambio, en los tratamientos de coronillo, la presencia de herbáceas es muy baja, y está constituida por especies postradas, perennes y de bajo crecimiento (Arturi *et al.*, 2006).

Desde el punto de vista estructural, existen diferencias significativas entre los tratamientos arbolados y las áreas desmontadas. Los pastizales presentan una alta

proporción de especies anuales (Arturi *et al.*, 2006): en este estudio se demostró que los pastizales presentaron una mayor abundancia y diversidad de esporas en relación a los bosques. El bosque de tala tiene una mayor dinámica funcional debido a los ciclos de crecimiento y decaimiento de la vegetación herbácea condicionados por las variaciones estacionales en la cobertura del dosel. En relación con el funcionamiento y estructura de la comunidad fúngica el tratamiento correspondiente al bosque puro de tala se asemeja a los tratamientos desmontados, y esto es debido a las diferencias en la composición herbácea en cada tratamiento, siendo el bosque de tala el que presenta un mayor porcentaje de herbáceas en relación con los otros tratamientos arbolados. A fines de la primavera el bosque de tala presenta mayor similitud en composición y abundancia fúngica con los pastizales. Esto podría deberse al decaimiento de la vegetación herbácea en el bosque, a fines de la primavera, ya que la mayoría de las especies vegetales no arbóreas presentan un ciclo de desarrollo anual.

La máxima frecuencia de esporulación, está fuertemente relacionada con la fenología del hospedante en el campo y ocurre al final de la estación de crecimiento; también está claramente afectado por los factores abióticos -temperatura y humedad- (Morton *et al.*, 2004). Como se observó en los resultados de este trabajo, los valores de abundancia y número de especies son menores en los muestreos correspondientes al otoño (figuras 24-46, tabla III). Becerra (2006) observó en bosques del NO argentino un mayor número de esporas durante las estaciones de otoño y primavera en todos los hospedantes. Por el contrario y de acuerdo con los resultados obtenidos en este trabajo, Lugo & Cabello (2002) observaron una mayor densidad de esporas durante la primavera y el verano. En general, las variaciones estacionales están fuertemente relacionadas con

el período de lluvia. Algunos autores observaron que el micelio interno y externo aumenta durante la época de lluvia, debido a que la germinación se ve favorecida bajo estas condiciones, como consecuencia, aumenta la colonización y disminuye la abundancia de esporas en el suelo durante estos períodos (Mason *et al.* 1992; Ragupathy & Mahadevan, 1993). Entonces, la esporulación se ve favorecida en general durante la estación seca (Lovelock *et al.*, 2003).

En el análisis de componentes principales (figuras 47-51) se observó que los tratamientos arbolados se diferenciaron en todas las fechas muestreadas de las áreas desmontadas, éstas últimas presentaron la mayor abundancia de esporas en todos los casos. Los análisis estadísticos diferenciaron entre tratamientos arbolados y desmontados pero, se observó una mayor similitud entre ellos durante el verano (tabla VI).

A diferencia de otros trabajos (Menéndez *et al.*, 2001; Schalamuk, 2005), en esta investigación, los desmontes, los cuales son considerados disturbios, favorecieron la producción de esporas y un aumento en el número de especies. En general, se considera que los disturbios antrópicos pueden influir en la abundancia y la distribución de las esporas de hongos formadores de micorrizas arbusculares (Jasper *et al.*, 1991). En este caso el disturbio produjo un cambio total en la composición y estructura de la comunidad vegetal. Se eliminó la cubierta forestal y de manera natural fue reemplazada por especies herbáceas anuales, cuya capacidad de dispersión permitió establecerse. Las diferentes especies vegetales que componen cada caso, inciden directamente en la dinámica de la comunidad fúngica, además de modificar factores ambientales, como contenido de agua en el suelo, porcentaje de cobertura, porcentaje de raíces, velocidad en el ciclado de los nutrientes, entre otros.

Estas variaciones en la composición vegetal y en las condiciones ambientales se reflejan en los valores del índice de diversidad, el cual presentó, para todos los muestreos, los mayores valores en las áreas desmontadas (figuras 52-54). De igual forma la riqueza específica fue mayor en las áreas sin cobertura arbórea. En cambio el índice de equitabilidad presentó fluctuaciones en los muestreos. Landis *et al.* (2004) observó que la diversidad de especies de hongos formadores de micorrizas arbusculares aumenta con la fertilidad del suelo, lo que está probablemente relacionado con la productividad de la comunidad vegetal y Burrows & Pflieger (2002) observaron aumentos en el número de especies de hongos formadores de micorrizas arbusculares en relación a la cobertura y los nitratos presentes en el suelo. Los aumentos en la fertilidad del suelo han demostrado un aumento en la productividad hifal (Lovelock *et al.*, 2004). Podría decirse que la diversidad de las comunidades fúngicas aumenta con el incremento de la productividad vegetal y/o de la comunidad fúngica, al menos en algún rango de productividad (Tilman & Pacala, 1993). Se han generado modelos que predicen que la diversidad vegetal debería incrementarse con la diversidad fúngica (van der Heijden, 2002), o que los efectos de los hongos arbusculares en la diversidad vegetal debería depender del estatus de micorrización de las especies de plantas competitivamente dominantes y de las especies subordinadas (Hartnett & Wilson, 2002; Allen *et al.*, 2003; Urcelay & Díaz, 2003). De acuerdo con estos modelos, la diversidad vegetal debería incrementarse con la diversidad fúngica, a menos que las plantas sean independientes de las micorrizas, o a menos que las especies vegetales dominantes sean fuertemente dependientes de los hongos micorrícicos mientras que las especies vegetales subordinadas sean levemente dependientes (Landis *et al.*, 2004). En el campo, las diferentes especies de plantas están

usualmente asociadas con distintas especies de hongos formadores de micorrizas arbusculares (Clapp *et al.*, 1995; Eom *et al.*, 1999; Husband *et al.*, 2002b, Vandenkoornhuysen *et al.*, 2002), y los experimentos muestran que las plantas afectan la comunidad fúngica (Johnson *et al.*, 1992, 2004). Al mismo tiempo, estos estudios sugieren que las comunidades de plantas y de hongos formadores de micorrizas arbusculares se influyen unas a otras profundamente. Existen razones empíricas y teóricas para esperar que las condiciones ecológicas externas como luz, humedad, presencia de fósforo y nitrógeno puedan afectar ambas comunidades, tanto directa como indirectamente (Smith & Read, 1997; Clark & Zeto, 2000; Corkidi *et al.*, 2002; Miller *et al.*, 2002; Bauer *et al.*, 2003).

Aunque las asociaciones entre las plantas y los hongos micorrícicos parece ser no específicas, un número de estudios recientes han demostrado que la tasa de crecimiento de las especies fúngicas es afectada por las especies de plantas con la cual están asociadas (Johnson *et al.*, 1992; Bever *et al.*, 1996; Eom *et al.*, 2000) y esta especificidad del hospedante con los hongos micorrícicos puede promover la coexistencia de las micorrizas arbusculares. En algunos casos, la presencia de hongos formadores de micorrizas arbusculares en ciertos ecosistemas es reducida. Distintas especies fúngicas inducen a respuestas de crecimientos diferenciales, en términos de producción de biomasa (van der Heijden *et al.*, 1998).

La infectividad micorrícica está definida como la habilidad de un suelo que contiene inóculo micorrícico para inducir la colonización en una planta hospedante, considerando según Plenchette *et al.* (1989) las posibles interacciones que ocurren entre los hongos micorrícicos y los factores bióticos y abióticos del ambiente suelo-

hospedante.

En el inicio del ensayo de infectividad se observó que el tratamiento compuesto por suelo no diluído presentó una mayor colonización inicial (figura 58). Luego de 30 días los valores se fueron homologando a los encontrados en el siguiente tratamiento (dilución 1:4); para finalizar, a los 60 días, con los mismos valores. En todos los casos el tratamiento más diluído presentó valores menores (dilución 1:40). Esto está relacionado a lo propuesto por Daft & Nicolson (1969), quienes señalaron que la cantidad de propágulos en el suelo tiene gran influencia en la velocidad de inicio de las colonizaciones.

En las primeras etapas de colonización las condiciones del banco de propágulos de hongos formadores de micorrizas arbusculares son determinantes para la colonización de las raíces. La expresión gráfica de colonización a través del tiempo presenta una curva sigmoidea (Sieverding, 1991; Schalamuk, 2005). En este sentido, las diferencias fueron observadas entre diluciones a los 15 días. Similares resultados fueron encontrados por Díaz & Honrubia (1993).

En estados más avanzados de colonización, se alcanza la fase de estabilización, que corresponde a la colonización secundaria. Este nivel es muy variable, y los factores que afectan las tasas de crecimiento relativo del hongo y el hospedante pueden cambiar esta situación de equilibrio (Sieverding, 1991; Schalamuk, 2005). A partir del día 30 del ensayo, las primeras dos diluciones (1:0 y 1:4) se fueron haciendo semejantes, mientras que la más diluída no logró alcanzar estos valores. Podría decirse que la tercera dilución necesitaría más tiempo para alcanzar los valores, debido a su extremadamente baja proporción inicial de inóculo o que contrariamente no lo alcance nunca.

La densidad del inóculo micorrícico en el suelo está en función tanto de la producción como supervivencia de los propágulos, incluyendo esporas, raíces colonizadas y micelio externo (Nehl *et al.*, 1998). Estos propágulos pueden no tener la misma capacidad para producir nuevas unidades de infección (Klironomos & Hart, 2002). La esporulación varía de acuerdo a las especies vegetales, las propiedades del suelo y las condiciones estacionales y puede disminuir debido a trabajos intensivos de los suelos, aumento de salinidad y fertilización fosforada (Abbot & Robson, 1991; Douds *et al.* 1993; Douds, 1994).

En situaciones de campo, la contribución de cada tipo de propágulo es difícil de distinguir (Smith & Read, 1997). Se considera que en muchos hábitats las redes de hifas en el suelo junto con fragmentos de raíces son el principal medio por los cuales las plantas se colonizan, incluso en situaciones donde existen poblaciones altas de esporas (Smith & Smith, 1989; Jasper *et al.*, 1992).

Con respecto al número de esporas, la infectividad no mostró diferencias en los suelos pertenecientes a los tratamientos probados (figuras 57 y 58). Esta diferencia indica que en este ensayo no se observó relación entre el número de esporas y la infectividad. Iguales resultados fueron obtenidos por Díaz & Honrubia (1993). Carvalho *et al.* (2004) probaron en un área inundada salobre diferentes tipos de propágulos obtenidos del ambiente, demostrando que todos son capaces de iniciar la colonización en las plantas nativas pero, que el micelio y las raíces colonizadas fueron relativamente más importantes que las esporas. En los ambientes naturales la presencia de redes hifales es una fuente muy importante para el rápido inicio de la colonización (McGee *et al.*, 1997; Smith & Read, 1997).

Existen diversos factores que influyen en las tasas primarias de infección, uno de ellos es la dormancia de las esporas, la capacidad de las especies de poseer un desarrollo saprotrófico en el suelo, la cantidad y velocidad en la formación de apresorios.

Bajo ciertas condiciones, la esporulación puede llegar a cero, como es el caso de los bosques siempreverdes tropicales en los cuales existe una alta tasa de infección (Sieverding, 1991). En este caso, al igual que en los bosques tropicales, la disponibilidad constante de fuentes carbonadas en las áreas arboladas a través de las raíces de los árboles haría que la principal fuente de propágulos corresponda al micelio externo e interno de las raíces colonizadas con baja producción de esporas, mientras que en las zonas desmontadas la disponibilidad de fotoasimilados depende de plantas mayormente herbáceas y anuales.

Klironomos & Hart (2002) sugieren que la contribución relativa de cada fuente de inóculo difiere entre taxas de hongos formadores de micorrizas arbusculares. En particular, se cree que el componente hifal podría ser el más importante para las especies de *Glomus*, mientras que las esporas serían más importante para especies de otros géneros (Abbott *et al.*, 1994; Biermann & Linderman, 1983).

La presencia de más representantes de la familia *Glomeraceae* en las áreas desmontadas, indicaría una adaptación de estas especies, como se mencionó anteriormente, mediante una alta y muy rápida producción de esporas como estrategia básica de supervivencia (Zak, 1992).

La propagación de cultivos de hongos micorrícicos arbusculares requieren de la asociación con las plantas hospedadoras en los llamados “cultivo trampa”. Estos cultivos son de importancia en especial para investigaciones taxonómicas, debido a que proveen

esporas más saludables que la mayoría de las colectadas en el campo (Walker, 1992; Morton, 1993). No siempre es posible identificar las esporas de los hongos micorrícicos obtenidas a partir de las muestras de campo, porque se desconoce su edad y pueden encontrarse alteradas por la actividad microbiológica (Becerra, 2006). 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). Permite también, recuperar aquellas especies que no han esporulado durante el muestreo o que no esporulan frecuentemente en condiciones de campo.

En este trabajo se emplearon “plantas trampa” formuladas con distintos tipos de propágulos: aquellos contenidos en un volumen de suelo conocido, segmentos de raíces colonizadas y micelio externo (Brundrett *et al.*, 1999). La utilización de diversas fuentes de inóculo, se debe a que su combinación permite la obtención de la mayor cantidad de información sobre la biota fúngica en el suelo (Murakoshi *et al.*, 1998). La finalidad de estos ensayos fue la de comprender la importancia de las diferentes fuentes de inóculo y relacionarlas con los resultados obtenidos a campo.

En los tres tratamientos empleados se observó que la familia dominante en todos los casos fue *Glomeraceae*, ya sea en la abundancia de esporas como en el número de especies fúngicas presentes (figura 61). La familia *Acaulosporaceae*, presentó menores valores y la familia *Gigasporaceae* una muy pequeña representación. Si bien, los valores de riqueza de especies (tabla XVII) y de abundancia de esporas son menores, en todos los casos, en relación a los encontrados en las muestras de campo, el patrón de distribución y dominancia de las especies se mantuvo constante, es decir que las familias presentaron la misma proporción de esporas con respecto a las muestras de

campo en todos los tratamientos.

En las muestras obtenidas a partir del inóculo suelo, se observó un alto número de especies de hongos formadores de micorrizas arbusculares identificadas, en total 24 especies (tabla XVII); estos resultados concuerdan con los hallados por Brundrett *et al.* (1999) y Schalamuk (2005) en los que el mayor número de especies fúngicas corresponden a los cultivos formulados con suelo como inóculo inicial. Este resultado es consistente en sí mismo, ya que el suelo presenta todos los tipos de propágulos. En estas muestras se observó además, que las especies más frecuentes y abundantes son las mismas que las halladas en las muestras de campo (figura 59).

En este tratamiento – plantas trampa con suelo como fuente de inóculo- se recuperaron 6 especies de hongos micorrícicos que no habían sido identificadas en las muestras de campo. Por otra parte, 11 de las especies encontradas en el campo no esporularon en estas macetas trampa (tabla XVII).

En las muestras obtenidas a partir de raíces como fuente de inóculo, se identificaron 13 especies, es decir, menos de la mitad de las halladas en el campo. Y dos de ellas sólo fueron identificadas en macetas. Si bien los resultados presentaron un menor número de esporas en comparación con las muestras de suelo, no llegan a ser tan bajos como lo proponen Brundrett *et al.* (1999).

Finalmente, en el tratamiento inoculado con micelio externo se encontraron 9 especies y solamente 1 especie fue propia de las plantas trampa. Estos valores no coinciden con los encontradas por Schalamuk (2005), ya que en un ensayo similar, obtuvo un número de especies de Glomeromycota similar al alcanzado en el aislamiento

formulado con suelo diluido de un agroecosistema.

Existen numerosos trabajos en los que se reporta dominancia de esporas de las familias *Acaulosporaceae*, *Gigasporaceae* y *Glomeraceae*, según la fuente de inóculo empleada. Klironomos & Hart (2002) encontraron que las especies de *Glomus* y *Acaulospora* eran igualmente capaces de colonizar raíces utilizando esporas, fragmentos de raíces e hifas; Ohel *et al.* (2003) reportaron alta dominancia de *Glomus etunicatum*, *G. mossese* y *G. geosporum* en plantas trampa con suelos diluido de sistemas agrícolas europeos, Schalamuk (2005) observó una disminución drástica de especies de las familias *Acaulosporaceae* y *Gigasporaceae* en plantas trampa realizadas a partir de micelio, con notable dominancia de especies de *Glomeraceae*. Abbott *et al.* (1994) observaron que las especies de *Glomus* y *Acaulospora* se beneficiaban en los tratamientos iniciados a partir de raíces, no así para las especies de *Scutellospora*.

En el presente trabajo, como se citara anteriormente, se observó una tendencia en orden decreciente del número de especies presentes según los tratamientos: suelo, raíces y micelio externo. Solamente en el tratamiento inoculado con suelo se observó una mayor proporción en el número de especies del género *Glomus* (figura 61), pero en líneas generales se observa una tendencia proporcional en todos los tratamientos en relación a las familias y el porcentaje de representación de especies en cada caso con respecto a los resultados hallados en el campo.

El éxito de la simbiosis puede medirse en términos de eficiencia. El aumento en el crecimiento de una amplia variedad de especies vegetales, incluyendo árboles y plantas cultivables ha sido demostrado por numerosos autores (Oliver *et al.*, 1983; Gianinazzi-Pearson *et al.*, 1989; Koide, 1991; Smith & Read, 1997).

El aumento de biomasa se manifiesta en el incremento tanto de la porción radical como de la parte aérea de las plantas, reduciendo la relación raíz/tallo y aumentando la concentración de P en los tejidos (Smith & Read, 1997).

En el ensayo empleado para estimar la dependencia a la micorrización y la eficiencia de la simbiosis, entre plántulas de tala y distintos inóculos, se observó que sólo uno de los inóculos -el formulado a partir de suelo del bosque de tala- presentó resultados positivos. En primer lugar, se puede observar que este inóculo corresponde a una mezcla de especies fúngicas que se encuentran en el ambiente natural de *C. tala*. Por lo que, tanto en la dependencia a la micorrización, como en el cálculo de la eficiencia, su respuesta positiva indicaría una preferencia del tala por las especies nativas. Sieverding (1988) inoculó plántulas de *Pueraria phaseoloides* con 13 especies diferentes de hongos formadores de micorrizas arbusculares y observó en todos los casos, mayor desarrollo de biomasa que el control sin inocular; pero el aumento de la biomasa fue diferente según la especie de hongos inoculado. Si bien los hongos micorrícicos arbusculares no son específicos, los parámetros estimados presentan diferencias según las especies fúngicas involucradas en la simbiosis.

Muchas especies de plantas responden mejor a la inoculación con raíces colonizadas y suelo, en comparación con la inoculación con esporas. Esto se debe a que las esporas requieren más tiempo para la germinación (Sieverding, 1991). Esa diferencia se podría explicar las diferencias entre las plantas de los tratamientos inoculados con el sustrato de las plantas trampa obtenidas a partir de suelo del bosque de tala (sI) y con el sustrato de las plantas trampa obtenidas a partir de raíces del bosque de tala (sII), ya que no siempre respondieron igual que en el tratamiento inoculado con el suelo del bosque.

Además existen diversos factores que podrían influir en la respuesta del tala a la micorrización, por lo que sería conveniente realizar estudios más exhaustivos empleando especies de hongos micorrizicos nativos aislados de los bosques de tala.

Las asociaciones micorrízicas presentan un amplio rango de efectos que se manifiestan en el crecimiento de la planta hospedadora (Klironomos, 2003). Esta simbiosis puede alterar las relaciones hídricas de las plantas y las respuestas a la sequía (Augé, 2001). En diferentes situaciones estos cambios inducidos por presencia de los hongos micorrízicos han sido interpretados como un aumento en la tolerancia, por parte de las plantas, a bajos niveles de agua (Davies *et al.*, 1993; Ruiz-Lozano & Azcón, 1995; Subramanian & Charest, 1998; Porcel *et al.*, 2003).

En el ensayo realizado, si bien no se observaron diferencias significativas del contenido relativo de agua (CRA) de las hojas de tala entre los tratamientos, se observó una tendencia en las plantas inoculadas con *Glomus intradices* (GI) a presentar mayores valores que el control. El CRA en ese tratamiento tendió a presentar un valor superior al control en todos los niveles de agua, inclusive bajo condiciones normales de riego. Una respuesta similar a la de las plantas tratadas con *Glomus intraradices* obtuvieron Fagbola *et al.* (2001), al inocular *Gliricidia sepium* con *Glomus deserticola* + la comunidad fúngica presente en el ambiente natural, mientras que en el mismo ensayo no se observó ningún efecto sobre *Leucaena leucocephala*. Esto indica que el efecto de la micorrización sobre la tolerancia al estrés hídrico depende de la especie vegetal considerada.

Diferentes estudios ponen de manifiesto que las variaciones en las respuestas de las plantas dependen *i)* de la especie vegetal hospedadora (Benthlenfalvay *et al.*, 1982;

Krishna *et al.*, 1985, Rajapakse & Miller, 1987; Rao *et al.*, 1990; Fagbola *et al.* 2001) y *ii*) de la especie fúngica inoculada (Daft & El-Giahmi, 1974; Mosse *et al.*, 1976; Atayese *et al.*, 1993; Augé; 2004).

Los resultados de las mediciones de fluorescencia tampoco presentaron diferencias significativas pero la disminución de ese valor con el aumento del estrés, sólo se observó claramente en las plantas sin inocular. Las plantas en tratamientos inoculados con el sustrato de las plantas trampa obtenidas a partir de suelo del bosque dominado por tala (S), con el sustrato de las plantas trampa obtenidas a partir de raíces del bosque de tala (R) y con *Glomus intraradices* mantuvieron valores aproximadamente constantes de fluorescencia de clorofila al aumentar los niveles de estrés hídrico. Esa tendencia podría interpretarse como un aumento en la tolerancia al estrés en las plantas micorrizadas. La falta de significancia en las respuestas del CRA y la fluorescencia podrían deberse a una falta de homogeneidad en la micorrización que podría conducir una elevada variabilidad en la respuesta de las plantas. Esta falta de homogeneidad en la micorrización y consecuentemente en la respuesta de las plantas podría ser especialmente marcada en las situaciones de estrés hídrico. Por ese motivo se realizó un análisis con las situaciones sin estrés hídrico comparado entre plantas control e inoculadas con raíces o suelo proveniente del área de estudio, en los diferentes ensayos realizados. La variable analizada fue la relación peso seco aéreo/peso seco radical. Debido a que la micorrización aumenta la eficiencia de la captación de recursos subterráneos, el resultado esperado fue una mayor relación PSA/PSR en los inoculados que en el control. En ese caso el resultado fue significativo indicando que las especies fúngicas provenientes del área de estudio mejorarían la eficiencia de la plántulas de tala para captar recursos

subterráneos. Las plántulas micorrizadas aprovecharían mejor los momentos favorables lo que podría permitirles adquirir un mayor desarrollo que las no micorrizadas y, en consecuencia, mayor tolerancia al déficit hídrico.

La acumulación de carbono, la captación de fósforo y agua y la pérdida de carbono debido a la respiración, producción de exudados y la relación con los hongos micorrícicos se enmarcan básicamente en la relación costo/beneficio (Al-Karaki, 1998). En los datos obtenidos de la relación peso seco aéreo/ peso seco radical bajo condiciones hídricas óptimas, todos los tratamientos inoculados fueron mayores que el control. Este resultado es el esperado, considerando que el tala es una especie micorrizable y bajo iguales condiciones, se espera que las plantas inoculadas se beneficien debido a la asociación, traducida a un mayor desarrollo aéreo, por lo cual se demuestra entonces, un aumento de la eficiencia en el uso de los recursos.

Augé (2004) señala que cuando las plantas micorrizadas y no micorrizadas presentan similares tamaños y niveles de P, las plantas micorrizadas usualmente muestran una mayor conductancia estomática y transpiración tanto si están en condiciones hídricas óptimas (Ebel *et al.*, 1997; Augé, 2004) como en sequía (Augé *et al.*, 1986; Duan *et al.*, 1996). En consecuencia, las diferentes especies fúngicas pueden lograr distintas respuestas en la fisiología de las plantas hospedantes siendo en nuestro estudio las especies nativas del bosque las más eficientes.

- ♦ Quedó evidenciada mediante las tinciones realizadas en raíces de plántulas la asociación *C. tala* con hongos formadores de micorrizas arbusculares, poniendo de manifiesto al tala como una especie hospedadora.
  
- ♦ La comunidad fúngica estudiada está formada por 50% de las especies identificadas pertenecientes a la familia *Glomeraceae*, 33% a la familia *Acaulosporaceae* y 17% a *Gigasporaceae*.
  
- ♦ Los análisis de varianza realizados sobre los primeros ejes de los componentes principales, indican diferencias significativas en la abundancia de esporas por especie fúngica entre las situaciones vegetacionales estudiadas, tal como lo plantea la hipótesis 1.
  
- ♦ A partir del análisis de componentes principales puede concluirse que la abundancia de esporas es mayor en las áreas desmontadas que en los bosques como lo plantea la hipótesis 2.
  
- ♦ Sólo en fines de primavera en el bosque dominado por tala la abundancia de esporas por especie fue similar a la del desmonte antiguo, coincidiendo con el planteo de la hipótesis 3. De acuerdo con esta hipótesis, el desmonte reciente tendió a presentar mayor abundancia de esporas que en el desmonte antiguo con pocas diferencias significativas.

- ♦ El índice de diversidad y la riqueza específica para todos los tratamientos presentaron mayores valores en las áreas desmontadas. El índice de equitabilidad, por el contrario presentó fluctuaciones en los muestreos sin evidenciar un patrón específico.
  
- ♦ La infectividad no mostró diferencias en los suelos pertenecientes a los tratamientos estudiados. Se concluye que en este ensayo no existe relación entre el número de esporas, el que fue significativamente mayor en las áreas desmontadas, y la infectividad.
  
- ♦ Si bien, los valores de riqueza de especies y de abundancia de esporas son menores en las plantas trampa formuladas con distintos inóculos, en todos los casos, el patrón de abundancia y dominancia de las especies se mantuvo constante, en relación a los encontrados en las muestras de campo. En consecuencia, las familias presentaron la misma proporción de esporas con respecto a las muestras de campo en todos los tratamientos.
  
- ♦ El número total de especies observadas en las plantas trampa a partir del inóculo suelo fue similar a los máximos valores del número total de especies observados en todos los tratamientos a campo. Seis especies de hongos micorrícicos recuperadas de las plantas trampa no fueron identificadas en las muestras de campo. Aunque estos resultados no fueron comparados formalmente sugieren que la hipótesis 4 es coherente con los resultados.

- ♦ Se observó que sólo uno de los inóculos -el formulado a partir de suelo del bosque de tala- presentó resultados positivos, en el ensayo empleado para estimar la dependencia a la micorrización y la eficiencia de la simbiosis concordantes con lo planteado por la hipótesis 5.

ABBOTT L.K. & ROBSON A.D. 1991. Factors influencing the occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhizas. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 35: 121-150.

ABBOT L.K., ROBSON A.D. & GAZEY C. 1994. Selection of inoculant vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. En: *Techniques for mycorrhizal research*. Norris J.R., Read D. & Varma A.K. (eds.). Academic, San Diego, USA.

AL-KARAKI G.N. 1998. Benefit, cost and water-use efficiency of arbuscular mycorrhizal durum wheat grown under drought stress. *Mycorrhiza* 8: 41-45.

ALLEN M.F. 1991. *The ecology of mycorrhizae*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK.

ALLEN M.F. 1996. The ecology of arbuscular mycorrhizas: a look back into the 20th century and a peek into the 21st. *Mycological Research* 100 (7): 769-782.

ALLEN E.B. & ALLEN M.F. 1988. Facilitation of succession by the nonmycotrophic colonizer *Salsola kali* (Chenopodiaceae) on a harsh site: Effects of mycorrhizal fungi. *American Journal of Botany* 75: 257-266.

ALLEN M.F., SWESON W., QUEREJETA J.I., EGERTON-WARBURTON L.M. & TRESSEDER K.K. 2003. Ecology of mycorrhizae: a conceptual framework for complex interactions among plants and fungi. *Annual Review of Phytopathology* 41: 271-303.

AMMANI K., VENKATESWARLU K. & RAO A.S. 1994. Vesicular-arbuscular mycorrhizae in grasses: their occurrence, identity and development. *Phytomorphology* 33 (3-4): 159-168.

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.

ARTURI M.F. 1997a. Regeneración de *Celtis tala* Gill ex Planch en el NE de la Provincia de Buenos Aires. Tesis doctoral. Universidad Nacional de La Plata. Argentina.

ARTURI M.F. 1997b. Regeneración de *Celtis tala* Gill ex Planch en el NE de la Provincia de Buenos Aires en relación al pastoreo, la cobertura herbácea y arbórea. *Ecología Austral* 7: 3-12.

ARTURI M. F., FRANGI J.L. & GOYA J. F. 2004. *Ecología & manejo de los bosques de Argentina*. EDULP, La Plata, Argentina.

ARTURI M. F., PÉREZ C. A., HORLENT M., GOYA J. F. & TORRES ROBLES S. 2006. El manejo de los talaes de Magdalena y Punta Indio como estrategia para su conservación. En: *Talaes bonaerenses y su conservación*. Mérida & Athor (eds.) Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Argentina. Pp 60.

ATAYESE MO., AWOTOYE O.O., OSONUBI O. & MULONGOY K. 1993. Comparison of the influence of vesicular-arbuscular mycorrhiza on the productivity of hedgerow woody legumes and cassava at the top and base of a hillslope under allery cropping systems. *Biology and Fertility of Soils* 16: 198-204.

AUGÉ R.M. 2001. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza* 11: 3-42.

AUGÉ R.M. 2004. Arbuscular mycorrhizae and soil/plant water relations. *Canadian Journal of Soil Science* 84: 373-381.

AUGÉ R.M., SCHEKEL K.A. & WAMPLE R.L. 1986. Osmotic adjustment in leaves of VA mycorrhizal nonmycorrhizal rose plants in response to drought stress. *Plant*

*Physiology* 82: 765-770.

AUGÉ R.M., MOORE J.L., SYLVIA D.M. & CHO K. 2004. Mycorrhizal promotion of host stomatal conductance in relation to irradiance and temperature. *Mycorrhiza* 14: 85-92.

AZCÓN R. & OCAMPO J.A. 1981. Factors affecting the vesicular-arbuscular infection and mycorrhizal dependency of thirteen wheat cultivars. *New Phytologist* 87: 677-685.

BARBAGALLO A. 1983. Las áreas anegables de la Pampa Deprimida. En: *Hidrología de las grandes llanuras*. Fuschini Mejía M.C. (ed.) Actas del coloquio de Olavarría, UNESCO, Argentina.

BAUER C.R., KELLOGG C.H., BRIDGHAM S.D. & LAMBERTI G.A. 2003. Mycorrhizal colonization across hydrologic gradients in restored and reference freshwater wetlands. *Wetland* 23: 961-968.

BAZZAZ F.A. 1979. The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 351-371.

BEATTY S.W. 1984. Influence of microtopografía and canopy species on spatial patterns of forest understory plants. *Ecology* 65: 1406-1419.

BECERRA A. 2006. Estado micorrízico 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.

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.

- BERBEE M.L. & TAYLOR J.W. 2000. Systematics and evolution, parte B, vol VII. En: *The Mycota*. McLaughlin D.J., McLaughlin D.J. & Lemke P.A. (eds.). Springer-Verlag, New York, USA. Pp 229-246.
- BETHLENFALVAY G.J., PACOSVKY R.S. & BROWN M.S. 1982. Parasitic and mutualistic associations between a mycorrhizal fungus and soybean: development of the endophyte. *Phytopathology* 72: 894-897.
- BETHLENFALVAY G.J. & LINDERMAN R.G. 1992. *Mycorrhizae in sustainable agriculture*. ASA Special Publication Number 54, Madison, WI, USA.
- BIERMANN B. & LINDERMAN R.G. 1983. Use of vesicular-arbuscular mycorrhizal roots, intraradical vesicles, and extraradical vesicles as inoculum. *New Phytologist* 95: 97-105.
- BONFANTE-FASOLO P. 1984. Anatomy and morphology of VA mycorrhizal (VAM) fungi. En: *VA Mycorrhiza*. Powell C. & Bagyaraj D.J (eds.). CRC Press. Boca Raton, Florida, USA. Pp 95-113.
- BRANDÁN DE WETH C.I. 2006. Estudio de micorrizas en zonas disturbadas, no disturbadas y en recuperación, en el Parque Biológico Sierra de San Javier (PSSJ), Tucumán, Argentina. Tesis doctoral. Universidad Nacional de Tucumán. Argentina.
- BRAUNBERGER P.G., ABBOTT L.K. & ROBSON A.D. 1996. Infectivity of arbuscular mycorrhizal fungi after wetting and drying. *New Phytologist* 134: 673-684.
- BRUNDRETT M.C. 1991. Mycorrhizas in natural ecosystems. *Adv. Ecol. Res.* 21: 171-313.
- BRUNDRETT M.C., ABBOTT L.K. & JASPER D.A. 1999. Glomalean mycorrhizal fungi from tropical Australia. I. Comparison of the effectiveness and specificity of

different isolation procedures. *Mycorrhiza* 8: 305-314.

BRUNDRETT M.C. 2002. Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytologist* 154: 275-304.

BUEE M., ROSSIGNOL M., JAUNEAU A., RANJEVA R. & BÈCAUD G. 2000. The pre-symbiotic growth of arbuscular fungi is induced by a branching factor partially purified from plant root exudates. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 13: 693-698.

BURDON J.J. 1992. The growth and regulation of pathogenic fungal populations. En: *The fungal community*. Carroll G.C. & Wicklow D.T. (eds.). Marcel Dekker, Inc. USA. Pp 173-182.

BURGOS J.J. 1968. El clima de la Provincia de Buenos Aires. En: *Flora de la Provincia de Buenos Aires*. Cabrera A.L. (ed.). Colección Científica del INTA, Buenos Aires. Pp. 33-101.

BURROWS R.I. & PFLEGER F.I. 2002. Arbuscular mycorrhizal fungi respond to increasing plant diversity. *Canadian Journal of Botany* 80: 120-130.

CABELLO M.N. 1997. Hydrocarbon pollution: its effect on native arbuscular mycorrhizal fungi (AMF). *FEMS Microbiology and Ecology* 22: 233-236.

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. 1968. *Flora de la Provincia de Buenos Aires. Colección Científica del*

INTA, Buenos Aires 33-101.

CABRERA A.L. & WILLINK A. 1980. *Biogeografía de América Latina*. Washington DC, USA. Pp117.

CARVALHO L.M., CORREIA P.M. & MARTINS-LOUÇÃO M.A. 2004. Arbuscular mycorrhizal fungal propagules in a salt marsh. *Mycorrhiza* 14: 165-170.

CAVALLOTTO J.L. 1995. Evolución geomorfológica de la costa del Río de La Plata. Tesis doctoral. Universidad Nacional de La Plata. Argentina.

CLAPP J.P., YOUNG J.P.W., MERRYWEATHER J.W. & FITTER A.H. 1995. Diversity of fungal symbionts in arbuscular mycorrhizas from a natural community. *New Phytologist* 130: 259-265.

CLARK R.B. & ZETO S.K. 2000. Mineral acquisition by arbuscular mycorrhizal plants. *Journal of Plant Nutrition* 23: 867-902.

CORDOBA A.S.; DE MENDONÇA M.M.; STÜRMER S.L. & RYGIIEWICZ P.T. 2001. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi along a sand dune stabilization gradient: A case study at Praia de Joaquina Ilha de Santa Catarina, South Brazil. *Mycoscience* 42: 379-387.

CORKIDI L., ROWLAND D.L., JOHNSON N.C. & ALLEN E.B. 2002. Nitrogen fertilization alters the functioning of arbuscular mycorrhizas at two semiarid grasslands. *Plant and Soil* 24: 299-310.

DAFT M.J. & NICOLSON T.H. 1969. Effect of Endogone mycorrhiza on plant growth III. Influence of inoculum concentration on growth and infection in tomato. *New Phytologist* 68: 953-961.

- DAFT M.J. & EL-GIAHMI A.A. 1974. Effect of *Endogone* mycorrhiza on plant growth. VIII. Influence of infection on the growth and nodulation in French bean (*P. vulgaris*). *New Phytologist* 73: 1139-1147.
- DAVIES F.T., POTTER J.R. & LINDERMAN R. G. 1993. Drought resistance of mycorrhizal pepper plants independent of leaf P-concentration-response in gas exchange and water relations. *Physiologia Plantarum* 87: 45-53.
- DICKSON A., LEAF A.L. & HOMAN J.F. 1960. Quality appraisal of white spruce and white pine seedling stock in nurseries. *For. Chron.* 36: 10-13.
- DHILLION S.S., VIDIELLA P.E., AQUILERA L.E., FRIESE C.F., DE LEON E., ARMESTO J.J. & ZAK J.C. 1995. Mycorrhizal plants and fungi in the fog-free Pacific coastal desert of Chile. *Mycorrhiza* 5: 381-386.
- DÍAZ, G. & HONRUBIA, M. 1993. Infectivity of mine soils from Southeast Spain. II. Mycorrhizal population levels in spoilt sites. *Mycorrhiza* 4:85-88.
- DIGBY P.G.N. & KEMPTON R.A. 1987. *Multivariate analysis of ecological communities*. Chapman & Hall (eds.) London press, UK.
- DODD J.C., ARIAS I., KOOMEN I. & HAYMAN D.S. 1990. The management of population of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in acid-infertile soils of savanna ecosystem. *Plant and Soil* 122: 241-247.
- DOUDS D.D. 1994. Relationship between hyphal and arbuscular colonization and sporulation in a mycorrhiza of *Paspalum notatum* Flugge. *New Phytologist* 126: 233-237.
- DUAN X., NEUMAN D.S., REIBER J.M., GREEN C.D., SAXTON A.M. & AUGÉ R.M. 1996. Mycorrhizal influence on hydraulic and hormonal factors implicated in the

control of stomatal conductance during drought. *J. Exp. Bot.* 47: 1541-1550.

EBBEL R.C., DUAN X., STILL D.W. & AUGÉ R.M. 1997. Xylem sap abscisic acid concentration and stomatal conductance of mycorrhizal *Vigna unguiculata* in drying soil. *New Phytologist* 135: 755-761.

EISSENSTAT D.M., GRAHAM J.H., SYVERTSEN J.P. & DROUILLARD D.L. 1993. Carbon economy of sour orange in relation to mycorrhizal colonization and phosphorus status. *Annals of Botany* 71: 1-10.

EOM A.H., HARTNETT D.C., WILSON G.W.T. & FIGGE D.A.H. 1999. The effect of fire, mowing and fertilizer amendment on arbuscular mycorrhizas in tallgrass prairie. *American Midland Naturalist* 142: 55-70.

EOM A.H., HARTNETT D.C. & WILSON G.W.T. 2000. Host plant species effects on arbuscular mycorrhizal fungal communities in tallgrass prairie. *Oecologia* 122: 435-444.

FAGBOLA O., OSONUBI O., MULONGOY & ODUNFA S.A. 2001. Effects of drought stress and arbuscular mycorrhiza on the growth of *Gliricidia sepium* (Jacq.) Walp, and *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit. in simulated eroded soil conditions. *Mycorrhiza* 11: 215-223.

FIDALGO, F., DE FRANCESCO, F.O. & PASCUAL R. 1975. Geología superficial de la llanura bonaerense, Argentina. Relatorio VI Congreso Geol. Arg., Bahía Blanca.

FITTER A.H. 1991. Costs and benefits of mycorrhizas: implication for functioning under natural conditions. *Experientia* 47: 350-362.

FITTER A.H., NEWSHAM K.K. & MERRWEATHER J.W. 1996. Diversity and function of arbuscular mycorrhizas in natural ecosystems. En: *Mycorrhizas in*

*Integrated Systems. From genes to plant development.* Azcón-Aguilar C. & Barea J.M. (eds.) European Commission, Brussels, Belgium. Pp 58-62.

FRANK B. 1885. Ueber die auf Wurzelymbiose behunde Ernährung gewisser Bäume durch unter-irdische-Pilze. Ber. *Deutsch. Bot. Ges.* 3: 128-145.

FRANK D.A., GEHRING C.A., MACHUT L. & PHILLIPS M. 2003. Soil community composition and the regulation of grazed and temperate grassland. *Oecologia* 442: 603-609.

FRANKE M. & MORTON J.B. 1994. Ontogenetic comparisons of the endomycorrhizal fungi *Scutellospora heterogama* and *Scutellospora pellucida*. Revision of taxonomic character concepts, species descriptions, and phylogenetic hypotheses. *Canadian Journal of Botany* 72: 122-134.

FRIESE C.F. & ALLEN M.F. 1992. The spread of VA mycorrhizal fungal hyphae in the soil: inoculum types and external hyphal architecture. *Mycologia* 83: 408-419.

GALLAUD I. 1905. Etudes sur les mycorrhizes endotrophs. *Revue Générale de Botanique* 17: 5-48, 66-83, 123-135, 223-293, 313-325, 425-433, 479-500.

GANGE A.C., BROWN V.K. & SINCLAIR G.S. 1993. Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi: a determinant of plant community structure in early succession. *Functional Ecology* 7: 616-622.

GARCÍA ROMERA I. 1990. Producción de pectinasas por hongos formadores de micorrizas vesículo-arbusculares. Tesis Doctoral. Universidad de Granada. España.

GERDEMANN, J.W & NICOLSON, T.H. 1963. Spores of mycorrhizal *Endogone* species extracted from soil by wet sieving and decanting. *Transactions of the British Mycological Society* 84: 679-684.

GERDEMANN J.W. 1975. Vesicular-arbuscular mycorrhizae. En: *The development and function of roots*. Torrey J.C. & Clarkson D.T. (eds.). Academic Press, London, UK. Pp 575-591.

GIANINAZZI-PEARSON V. 1994. Morphofunctional compatibility in interactions between roots and arbuscular endomycorrhizal fungi: molecular mechanisms, genes and gene expression. En: *Pathogenesis and host-parasite specificity in plant diseases: histological, genetic, biochemical and molecular basis*. Kohmoto K., Sing R.P. & Sing U.S. (eds.). Pergamon press, Oxford, U.K.

GIANINAZZI-PEARSON V., BRANZANTI B. & GIANINAZZI S. 1989. *In vitro* enhancement of spore germination and early hyphal growth of a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus by host root exudates and plant flavonoids. *Symbiosis* 7: 243-255.

GIOVANNETTI M. & MOSSE B. 1980. An evaluation of techniques for measuring vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in roots. *New Phytologist* 84: 489-499.

GIOVANNETTI M., SCHUBERT A., CRAVERO 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.

GIOVANNETTI M., AVIO L., SBRANA C. & CITERNSI A.S. 1993. Factors affecting appressorium development in the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* (Nicol & Gerd.) Gerd. & Trappe. *New Phytologist* 123: 114-122.

GIOVANNETTI M. & GIANINAZZI-PEARSON V. 1994. Biodiversity in arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycological Research* 98 (7): 705-715.

GIOVANNETTI M., SBRANA C., AVIO L., & STRANI P. 2004. Patterns of below-ground plant interconnections established by means of arbuscular mycorrhizal

networks. *New Phytologist* 164: 175-181.

GOYA, J.F.; PLACCI, L.G.; ARTURI, M.F. & BROWN, A.D. 1992. Distribución y características estructurales de los talares de la Reserva de Biósfera "Parque Costero del Sur". *Revista de la Facultad de Agronomía La Plata*. 68: 53-64.

GRIME J.P., MACKEY M.L., HILLIER S.H. & READ D.J. 1987. Floristic diversity in a model system using experimental microcosms. *Nature* 328: 420-422.

GUADARRAMA P. & ÁLVAREZ-SÁNCHEZ F.J. 1999. Abundance of arbuscular mycorrhizal fungi spores in different environments in tropical rain forest, Veracruz, México. *Mycorrhiza* 8: 267-270.

HARLEY J.L. & SMITH S.E. 1983. *Mycorrhizal symbiosis*. Academic Press, London, UK.

HART M.M. & READER R.J. 2002. Taxonomic basis for variation in the colonization strategy of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 153: 335-344.

HARTNETT D.C. & WILSON G.W.T. 2002. The role of mycorrhizas in plant community structure and dynamics: lessons from grasslands. *Plant and Soil* 244: 329-331.

HOLDRIDGE L. 1978. *Ecología basada en zonas de vida*. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas. San José, Costa Rica. Pp 216.

HURTADO M., IMBELLONE P., DUYSMOVICH O., GIMENEZ J., CAMILLIÓN M., DA SILVA M. & PIANTAIDA F. 1988. *Guía de campo II Jornadas de Suelos de la Región Pampaeana*. Pp 84.

HUSBAND R., HERRE E.A. & YOUNG J.P.W. 2002a. Temporal variation in

arbuscular mycorrhizal communities colonizing seedlings in a tropical forest. *FEMS Microbial Ecology* 42: 131-136.

HUSBAND R., HERRE E.A., TURNER S.L, GALLERY R. & YOUNG J.P.W. 2002b. Molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi and patterns of host association over time and space in a tropical forest. *Molecular Ecology* 11: 2669-2678.

IRRAZABAL G.B., CABELLO M.N. & VELÁZQUEZ M.S. 2004. Infectividad y diversidad de hongos micorrícicos arbusculares de la rizósfera de los talares de Magdalena (Pcia. de Buenos Aires, Argentina). *Boletín Micológico* 19: 49-57.

IRRAZABAL G.B., SCHALAMUK S., VELÁZQUEZ M.S. & CABELLO M.N. 2005. Especies de hongos formadores de micorrizas arbusculares, nuevas citas para la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 40: 17-22.

JAKOBSEN I. & NIELSEN N.E. 1983. Vesicular-arbuscular mycorrhiza in field-grown crops. I. Mycorrhizal infection in cereals and peas at various times and soil depths. *New Phytologist* 93: 401-413.

JANOS D.P. 1988. Mycorrhiza applications in tropical forestry: are temperate-zone approaches appropriate? En: *Trees and mycorrhiza*. Ng, F.S.P. ed. Forest research Institute Malaysia, Kuala Lumpur. Pp 133-188.

JANSA J., MOZAFAR A., ANKEN T., RUH R., SANDERS I.R. & FROSSARD E. 2002. Diversity and structure of AMF communities as affected by tillage in a temperate soil. *Mycorrhiza* 12: 225-234.

JASPER D.A., ABBOTT L.K. & ROBSON A.D. 1989. Hyphae of a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus maintain infectivity in dry soil, except when the soil is disturbed. *New Phytologist* 112: 101-107.

JASPER D.A., ABBOTT L.K. & ROBSON A.D. 1991. The effect of soil disturbance on vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in soil from different vegetation types. *New Phytologist* 118: 471-476.

JASPER D.A., ABBOTT L.K. & ROBSON A.D. 1992. Soil disturbance in native ecosystems- the decline and recovery of infectivity of VA mycorrhizal fungi. En: *Mycorrhizas in Ecosystems*. Read D.J., Lewis D.H. & Alexander I.J. (eds.) CAB International, Wallingford, UK.

JONES C.G., LAWTON J.H. & SHACHAK M. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystems engineers. *Ecology* 78: 1946-1957.

JOHNSON N.C., TILMAN D. & WEDIN D. 1992. Plant and soil controls on mycorrhizal fungal communities. *Ecology* 73: 2034-2042.

JOHNSON N.C., VANDENKOORNHUYSE P., LEAKE J.R., GILBERT L., BOOTH R.E., GRIME J.P., YOUNG J.P.W. & READ D.J. 2004. Plant communities affect arbuscular mycorrhizal fungal diversity and community composition in grassland microcosms. *New Phytologist* 161: 503-515.

KHALIL S., LOYNACHAN T.E. & TABATABAI M.A. 1994. Mycorrhizal dependency and nutrient uptake by improved and unimproved corn and soybean cultivars. *Agronomie Journal* 86: 949-958.

KIERS E.T., LOVELOCK C.E., KRUEGER E.L. & HERRE E.A. 2000. Differential effects of tropical arbuscular mycorrhizal fungal inocula on root colonization and tree seedling growth: implications for tropical forest diversity. *Ecology Letters* 3: 106-113.

KLING M. & JAKOBSEN I. 1998. Arbuscular mycorrhiza in soil quality assessment. *Ambio* 27 (1): 29-34.

KLIRONOMOS J.N. 2003. Variation in plant response to native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi. *Ecology* 84: 2292-2301.

KLIRONOMOS J.N. & HART M.M. 2002. Colonization of roots by arbuscular mycorrhizal fungi using different sources of inoculum. *Mycorrhiza* 12:181-184.

KOIDE R. 1991. Nutrient supply, nutrient demand and plant response to mycorrhizal infection. *New Phytologist* 117: 365-386.

KOSKE R.E. 1992. Fungal reactions to plants prior to mycorrhizal formations. En: *Mycorrhizal functioning*. Allen M.F. (ed.). Chapman & Hall, New York, London. Pp 3-36.

KOSKE R.E. & GEMMA J.N. 1990. VA mycorrhizae in strand vegetation in Hawaii: evidence for long-distance codisperm of plants and fungi. *American Journal of Botany* 77: 466-474.

KRAMER P.J. 1974. Fifty years of progress in water relation research. *Plant Physiology* 54: 463-471.

KRISHNA K.R., SHETTY K.G., DAFT P.J & ANDREWS D.J. 1985. Genotype dependent variation in mycorrhizal colonization and response to inoculation of pearl millet. *Plant and Soil* 86: 113-125.

LANDIS F.C., GARGAS A. & GIVNISH T.J. 2004. Relationships among arbuscular mycorrhizal fungi, vascular plants and environmental conditions in oak savannas. *New Phytologist* 164: 493-504.

LAUENROTH W.K., SALA O.E., COFFIN D.P. & KIRCHNER T.B. 1994. The importance of soil water in the recruitment of *Bouteloua gracilis* in the shortgrass steppe. *Ecological Applications* 4: 741-749.

LAUREEN G.A. & SCHMIELEWSKI M.A. 1982. The ecological significance of soil fungi in arctic tundra. En: *Arctic and alpine Mycology*. Laursen G.A. y Ammirati J.F. (eds.). The First International Symposium on Arcto-alpine Mycology. University of Washington Press., Seattle, USA. Pp 432-488.

LEÓN J.C., BURKART S.E. & MOVIA C. 1979. Relevamiento fitosociológico del pastizal del norte de la Depresión del Salado (Partidos de Magdalena y Brandsen. Provincia de Buenos Aires). INTA. *Serie Fitogeográfica* 17: 1-88.

LOUIS I. & LIM G. 1987. Spore density and root colonization of vesicular-arbuscular micorrizas in tropical soil. *Transactions of British Mycology Society* 88: 207-212.

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., WRIGHT S.F. & NICHOLS K.A. 2004. Using Glomali as an indicador of arbuscular mycorrhizal hiphal growth: an example from a tropical rain forest soil. *Soil Biology and Biochemistry* 36: 1009-1012.

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.

LUGO M. 1999. Cambios estacionales de endomicorrizas en gramíneas (*Poaceae*) C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub> bajo distintas intensidades de pastoreo en pastizales de altura de la zona del centro de Argentina. Tesis doctoral. Universidad Nacional de Córdoba. Argentina.

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.

MAGURRAN, A.E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Croom Helm, London, UK. Pp 160.

MASON P.A., MUSOKO M.O. & LAST F.T.1992. Short-term change in vesicular-arbuscular mycorrhizal spore populations in a Terminalia plantation in Cameroon. En: *Mycorrhizas in ecosystems*. Read D.J., Lewis D.H., Fitter H.A. & Alexander I.J. (eds.). AB, Cambridge, UK. Pp 261-267.

MAXWELL K. & JOHNSON G.N. 2000. Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *J. Exp Bot* 51:659-668.

MCGEE P.A., PATTINSON G.S., HEATH R.A., NEWMAN C.A. & ALLEN S.J. 1997. Survival of propagules of arbuscular mycorrhizal fungi in soils in eastern Australia used to grow cotton. *New Phytologist* 135: 773-780.

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.

MERRYWEATHER J. & FITTER A.H. 1998a. The arbuscular mycorrhizal fungi of Hyacinthoides non-sripta I. Diversity of fungal taxa. *New Phytologist* 138: 117-129.

MERRYWEATHER J. & FITTER A.H. 1998b. The arbuscular mycorrhizal fungi of Hyacinthoides non-sripta II. Seasonal and spatial patterns of fungal populations. *New Phytologist* 138: 131-142.

MILLER D.D., DOMOTO P. & WALKER C. 1985. Colonization and efficacy of different endomycorrhizal fungi with apple seedlings at two phosphorus levels. *New Phytologist* 100: 393-402.

MILLER S.L. & ALLEN E.B. 1992. Mycorrhizae, nutrient translocation, and interactions between plants. En: *Mycorrhizal functioning*. Allen M.F. ed. Chapman & Hall, New York, London. Pp 301-332.

MILLER R.M., MILLER S.P., JASTROW J.D & RIVETTA C.B. 2002. Mycorrhizal mediated feedbacks influence net carbon gain and nutrient uptake in *Andropogon gerardii*. *New Phytologist* 155: 149-162.

MOLINA R., MASSIOTTE H. & TRAPPE J.M. 1992. Specificity phenomena in mycorrhizal symbioses: community-ecological consequences and practical implications. En: *Mycorrhizal functioning*. Allen M.F. (ed.). Chapman & Hall, New York, London. Pp 357-423.

MOORMAN T. & REEVES F.B. 1979. The role of endomycorrhizae in revegetation practices in the semi-arid west. II. A bioassay to determine the effect of land disturbance on endomycorrhizal populations. *American Journal of Botany* 66: 14-18.

MORTON J. B. 1988. Taxonomic of VA mycorrhizal fungi: classification, nomenclature and identification. *Mycotaxon* 32: 267-324.

MORTON J. B. 1993. Problems and solutions for integration of glomalean taxonomy, systematic biology, and the study of endomycorrhizal phenomena. *Mycorrhiza* 2: 97-109.

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 emendation of *Glomaceae*. *Mycotaxon* 37 (1-4): 471-491.

MORTON J.B., BENTIVENGA S.P. & BEVER J.D. 1995. Discovery, measurement, and interpretation of diversity in arbuscular endomycorrhizal fungi (Glomales,

Zygomycetes). *Canadian Journal of Botany* 73: 525-532.

MORTON J.B., SNYDER M., STÜMER S., HELDRETH K., NICHOLS K. & WHEELER W. 1996. Classification and identification of arbuscular mycorrhizal fungi. First ICOM Workshop Book. Pp 14-17.

MORTON J.B., KOSKE R.E., STÜMER S. & BENTIVENGA S.P. 2004. Mutualistic arbuscular endomycorrhizal fungi. En: *Biodiversity of fungi Inventory and Monitoring Methods*. Mueller G.M., Bills G.F. & Foster M.S. (eds.). Elsevier Academic Press. Pp 317-342.

MOSSE B. 1959. Observations on the extra-matrical mycelium of a vesicular-arbuscular endophyte. *Transactions of the British Mycological Society* 42: 439.

MOSSE B., POWELL C.L.I. & HAYMAN D.S. 1976. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. *New Phytologist* 76: 331-342.

MOSSE B., STRIBLEY D.P. & LETACON F. 1981. The ecology of mycorrhizae and mycorrhizal fungi. En: *Advances in Microbial Ecology*. Alexander M. (ed.). Plenum Press, NY, USA. Vol. 5. Pp. 137-210.

MURAKOSHI T., MOTOAKI T., WALKER C. & SAITO M. 1998. Arbuscular mycorrhizal fungi on adjacent semi-natural grassland with different vegetation in Japan. *Mycoscience* 39: 455-462.

MURRIELLO S., ARTURI M. & BROWN A. 1993. Fenología de las especies arbóreas de los talares del este de la provincia de Buenos Aires. *Ecología Austral* 3: 25-31.

MUSOKO M., LAST F.T. & MASON P.A. 1994. Populations of spores of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in undisturbed soils of secondary deciduous moist tropical forests in Cameroon. *Forest Ecology and Management* 63: 359-377.

NEHL D.B., ALLEN S.J. & BROWN J.F. 1998. Slow arbuscular mycorrhizal colonization of field-grown cotton caused by environmental conditions in the soil. *Mycorrhiza* 8: 159-167.

NEWSHAM K.K., FITTER A.H. & WATKINSON A.R. 1995. Arbuscular mycorrhiza protect an annual grass from root pathogenic fungi in the field. *Journal of Ecology* 83: 991-1000.

OADES J.M. 1993. Soil organic matter and structural stability: mechanisms and implications for management. *Plant and Soil* 76: 319-337.

OHEL F., SIEVERDING E., INEICHEN K., MÄDER P., BOLLER T. & WIEMKEN S. 2003. Impact of land use intensivity on the species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in agroecosystems of central Europe. *Applied Environmental Microbiology* 69: 2816-2824.

OLIVER A.J., SMITH S.E., NICHOLAS D.J., WALLACE W. & SMITH F.A. 1983. Activity of nitrate reductase in *Trifolium subterraneum*: effects of mycorrhizal infection and phosphate nutrition. *New Phytologist* 94: 63-79.

OMAR M.B., BOLLAND L. & HEATHER W.A. 1979. PBA (polivinil alcohol). A permanent mounting medium for fungi. *Bulletin of the British Mycological Society* 13: 31-32.

PARODI L. 1940. Distribución geográfica de los talares de la Pcia. de Buenos Aires. *Darwiniana* 4: 33-56.

PEREZ Y. & SCHENK N. C. 1988. Manual for the identification of VA mycorrhizal fungi. INVAM University of Florida, Gainesville, FLA, USA. Pp. 241.

PERRIN R. 1990. Interactions between mycorrhizal and diseases caused by soil-borne fungi. *Soil use Management* 6: 189-195.

PHILLIPS J.M. & HAYMAN D.S. 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Transactions of the British Mycological Society* 55: 158-161.

PLENCHETTE C., PERRIN R. & DUVERT P. 1989. The concept of soil infectivity and a method for its determination as applied to Endomycorrhizas. *Canadian Journal of Botany*. 67: 112-115.

PICONE C. 2000. Diversity and abundance of arbuscular-mycorrhizal fungal spores in tropical forest and pasture. *Biotropica* 32: 734-747.

PIROZYNSKI & DALPÉ. 1989. Geological history of the Glomaceae with particular reference to mycorrhizal symbiosis. *Symbiosis* 7, 1-36.

PORCEL R., BAREA J.M. & RUIZ-LOZANO J.M. 2003. Antioxidant activities in mycorrhizal soybean plants under drought stress and their possible relationship to the process of nodule senescence. *New Phytologist* 157: 135-143.

PORTER W.M., ROBSON A.D. & ABBOT L.K. 1987. Field survey of the distribution of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in relation to soil pH. *Journal of Applied Ecology*. 24: 659-662.

POWELL C.L. 1977. Mycorrhizas in hill country soils. I. Spore bearing mycorrhizal fungi in thirty seven soils. *New Zealand Journal of Agricultural Research*. 20: 53-57.

PUIGDEFABREGAS J., CLARK C., INCOLL L. & LOCKWOOD J.G. 1991. Plant physiological behavior in relation to water in a semiarid environment in southeast Spain. Hydrological interactions atmosphere, soil and vegetation. Proceedings of the

Vienna Symposium, August, 1991. *IAHS Publ.* 204: 335-343.

QUINTERO-RAMOS M., ESPINOZA-VICTORIA D., FERRERA-CERRATO R. & BETHLENFALVAY G.J. 1993. Fitting plants to soil through mycorrhizal fungi: Mycorrhiza effects on plant growth and soil organic matter. *Biology and Fertility of Soils* 15: 103-106.

RAGUPATHY S. & MAHADEVAN A. 1993. Distribution of vesicular-arbuscular mycorrhizae in the plants and rhizosphere soils of the tropical plains, Tamil Nadu, India. *Mycorrhiza* 3: 123-136.

RAJAPAKSE S. & MILER J.C. Jr. 1987. Intraspecific variability for VA mycorrhizal symbiosis in cowpea [*Vigna unguiculata* (L) Walp.]. Pag. 523-536. En: *Genetic aspects of plant mineral nutrition*. Gabelman W.H. & Loughman B.C. (eds.) Nijhoff, Dordrecht.

RAO P.S.K., TILAK K.V.B.R. & ARUNCHALAM V. 1990. Genetic variation for VA mycorrhiza formation and root development in *Medicago*. En: *The soil-root interfase*. Smith J.H. & Russel R.S. (eds.). Academic Press, London, UK. Pp. 211-219.

RAYNAL D.J. & BAZZAZ F.A. 1973. Establishment of sucesional plant populations on forest and prairie soil. *Ecology* 54: 1335-1341.

READ D. 1997. The ties that bind. *Nature* 388: 517-518.

REDECKER D., KODNER R. & GRAHAM L.E. 2000. Glomalean fungi from the Ordovician. *Science* 289: 1920-1921.

REDHEAD J.F. 1975. Endotrophic mycorrhizas in Nigeria: some aspects of the ecology of the endotrophic mycorrhizasl association of *Khaya grandifolia* C.D.C. En: *Endomycorrhizas*. Sanders E., Mosse B., Tinker P.B. (eds.).Academic, London, UK. Pp

447-459.

RUIZ-LOZANO J.M. & AZCÓN R. 1995. Hyphal contribution to water uptake in mycorrhizal plants as affected by the fungal species and water status. *Physiologia Plantarum* 95: 472-478.

SANCHEZ R.O. 1976. Estudio bipoquímico mineralógico y micromorfológico de suelos "Rendzina". *VII Reunión Argentina de la Ciencia del Suelo*, Bahía Blanca, Bs. As. Sup. N° 33, p 162.

SANDERS R.E. & TINKER P.B. 1971. Mechanism of absorption of phosphate from soil by *Endogone* mycorrhizas. *Nature* 233: 278-279.

SCHALAMUK S. 2005. 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., VELAZQUEZ S., CHIDICHIMO H. & CABELLO M. 2005. Fungal spore diversity of arbuscular mycorrhizal fungi associated with spring wheat: effects of tillage. *Mycologia* 98 (1): 16-22.

SCHAETZL R.J., BURNS S.F., JOHNSON D.L. & SMALL T.W. 1989. Tree uprooting: review of impacts on forest ecology. *Vegetatio* 79: 165-176.

SCHÜBLER A. 2006. Phylogeny and taxonomy of *Glomeromycota* (arbuscular mycorrhizal and related fungi) <http://AMF-phylogeny.com>.

SCHÜBLER A., SCHWARZOTT D. & WALKER C. 2001. A new fungal phylum, the *Glomeromycota*: phylogeny and evolution. *Mycological Research* 105 (12): 1413-1421.

SERVICIO METEOROLÓGICO NACIONAL. 1986. *Estadística climatológica*. N° 36

1ra edición. Fuerza Aérea Argentina, Bs. As.

SIEVERDING E. 1980. Einfluß der Bodenfeuchte auf Entwicklung und Effektivität der vesikulär-arbuskulären Mykorrhiza. Diss., Göttingen.

SIEVERDING E. 1988. Composition of VAM fungal population and *Bradyrhizobium* influence N, P, K nutrition of tropical Kuzdu (*Pueraria phaseoloides*). En: *Abstracts, 2<sup>nd</sup> European Symposium on Mycorrhizae*. Institute of Landscape Ecology. Pragu. Pp 96.

SIEVERDING E. 1991. Vesicular-Arbuscular mycorrhiza management in tropical agrosystems. *Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit*. Eschborn, Germany.

SILVANI V., PERGOLA M., FERNANDEZ L., FRACCHIA S. & GODEAS A. 2006. Different phenotypes of arbuscular mycorrhizal fungi from field roots of Argentina. 5th International Conference on Micorriza. Granada, España. 23-27/08/06. Pp 75.

SIQUEIRA J.O. & SAGGIN-JÚNIOR O.J. 2001. Dependency on arbuscular mycorrhizal fungi and responsiveness of some Brazilian native woody species. *Mycorrhiza* 11: 245-255.

SMITH S.E. & READ D.J. 1997. *Mycorrhizal symbiosis* (2da. ed.) Academic Press, UK. Pp 605.

SMITH F.A. & SMITH S.E. 1989. Solute transport at the interface: ecological implications. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 28: 475-478.

STEEL G.D. & TORRIE J.M. 1992. *Bioestadística: principios y procedimientos*. Mc Graw-Hill (eds.) 2da. Ed., New York, USA. Pp 613.

STRENG D.R., GLITZTENSTEIN J.S. & HARCOMBE P.A. 1989. Woody seedling dynamics in an east Texas floodplain forest. *Ecological Monographs* 59: 177-204.

STRIBLEY D.P., TINKER P.B. & RAYNER J.H. 1980. Relation of internal phosphorus concentration and plant weight in plants infected by vesicular-arbuscular mycorrhizas. *New Phytologist* 86: 261-266.

SUBRAMANIAN K.S. & CHAREST C. 1998. Arbuscular mycorrhizae and nitrogen assimilation in maize after drought and recovery. *Physiologia Plantarum* 102: 285-296.

TAMBUSSI E.A., BARTOLI C.G, BELTRANO J., GUIAMET J.J. & ARAUS J.L. 2000. Oxidative damage to thylakoid proteins in water-stressed leaves of wheat (*Triticum aestivum*). *Physiologia Plantarum* 108: 398-404.

TILMAN D. 1985. The resource ratio hypothesis of plant succession. *American Naturalist* 125: 827-853.

TILMAN D. 1993. Species richness of experimental productivity gradient: how important is colonization limitation. *Ecology* 74: 2179-2191.

TILMAN D. & PACALA S. 1993. The maintenance of species richness in plant communities. En: *Species Diversity in Ecological Communities*. Ricklefs R.E. & Schuler S. (eds.). Chicago, IL, Univ. of Chicago Press, USA. Pp13-25.

TOMMERUP I.C. & ABBOTT L.K. 1981. Prolonged survival and viability of VA mycorrhizal hyphae after root death. *Soil Biology and Biochemistry* 13: 431-433.

URCELAY C. & DÍAZ S. 2003. The mycorrhizal dependence of subordinates determines the effect of arbuscular mycorrhizal fungi on plant diversity. *Ecology Letters* 6: 388-391.

VANDENKOORNHUYSE P., HUSBAND R., DANIELL T.J., WATSON I.J., DUCK J.M., FITTER A.H. & YOUNG J.P.W. 2002. Arbuscular mycorrhizal community composition associated with two plant species in a grassland ecosystem. *Molecular Ecology* 11: 1555-1564.

VAN DER HEIJDEN M.G.A. 2002. Arbuscular mycorrhizal fungi as a determinant of plant diversity: in search of underlying mechanisms and general principles. En: *Mycorrhizal ecology: ecological studies*. Van der Heijden M.C.A. & Sanders I.R. (eds.). Springer-Verlag, Berlin, Germany. Pp 243-265.

VAN DER HEIJDEN M.G.A., BOLLER T. & WIEMKEN A. 1998. Different arbuscular mycorrhizal fungi species are potential determinants of plant community structure. *Ecology* 79: 2082-2091.

VAN DER VALK A. G. 1992. Establishment, colonization and persistence. En: *Plant succession. Theory and prediction*. Glenn-Lewin D., Peet R. & Veblen T. (eds.), Chapman & Hall. London, Glasgow, New York, Tokyo, Melbourne, Madras. Pp 60-92.

VERVOOST F. 1967. Las comunidades vegetales de la Depresión del Salado. *Serie fitogeográfica 7*. La vegetación de la República Argentina. SEAGN-INTA Buenos Aires. Pp 259.

VESTBERG M. 1995. Ocurrente of some Glomales in Finland. *Mycorrhiza* 5: 329-336.

VIERHEILING H., BAGO B., LERAT S. & PICHÉ Y. 2002. Shoot-produced, light-dependent factors are partially involved in the expression of the arbuscular mycorrhizal (AM) status of AM and non-host plants. *Journal of Plant and Soil Science* 165: 21-25.

WALKER C. 1992. Systematics and taxonomy of the arbuscular endomycorrhizal fungi (Glomales)- a possible way forward. *Agronomie* 12: 887-897.

WALKER C.; MIZE, W. & MCNABB H.S. 1982. Populations of endogonaceous fungi at two populations in central Iowa. *Canadian Journal of Botany* 60: 2518-2529.

WANG B. & QIU Y.-L. 2006. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza* 16: 299-363.

WARTUD L.S. 1982. Spore germination and axenic culture of endomycorrhizae. En: *Methods and principles of mycorrhizal research*. Schenk N.C. (ed.). The American Phytopathological Society; St. Paul, Minnesota, USA. Pp 81-83.

WEST L.T., DREES L.R., WILDING L.P. & RABENHORST M.C. 1988. Differentiation of pedogenic and lithogenic carbonate forms in Texas. *Geoderma* 43: 271-287.

WILLIAMS P.G. 1990. Desinfecting vesicular-arbuscular mycorrhizas. *Mycological Research* 94: 995-997.

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.

ZAK J.C. 1992. Response of soil Fungal Communities to disturbances. En: *The fungal community. Its organization and role in the ecosystem*. Carroll G.C. & Wicklow D.T. (eds.) Marcel Dekker, USA. Pp. 403-425.

ZHAO Z., XIA Y., QIN X., LI X., CHENG L., SHA T. & WANG G. 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.

Lic. Gabriela B. Irrazabal

Dra. Marta Cabello  
Director

Dr. Marcelo Arturi  
Codirector