ISSN 0373-580 X
Bol. Soc. Argent. Bot. 46 (3-4): 213-222. 2011

Colonización radical por endófitos fúngicos en *Trithrinax campestris* (Arecaceae) de ecosistemas semiáridos del centro de Argentina

MÓNICA A. LUGO[1], PAULA G. GIORDANO[2], CARLOS URCELAY[3] y ESTEBAN M. CRESPO[1]

Summary: Root colonization by fungal endophytes in *Trithrinax campestris* (Arecaceae) from semiarid ecosystems from Central Argentine. In arid and semiarid ecosystems, roots frequently form symbiosis with fungi that provides access to nutrients and water. Knowledge regarding the study of fungal symbionts colonizing native palms roots is still scarce. We described, quantified and compared fungal colonization in roots of *Trithrinax campestris* from two environmental situations: population with weak-burning-signs and population with strong-burning-signs. *T. campestris* was colonized by arbuscular-mycorrhizal-fungi (AMF) and dark-septate-endophytes (DSE). AMF colonization was an intermediate type between *Arum* and *Paris*. The AMF and DSE colonization and root hair production differed between populations. Our results suggest that in *T. campestris* the relation between fungal-symbionts and root-hair-production might be related to tolerance to burning and aridity.

Key words: arbuscular mycorrhizas, dark septate endophytes, dual associations, fire disturbance native palm, arid.

Resumen: En ecosistemas áridos y semiáridos las raíces de las plantas suelen formar simbiosis con hongos, los que les proporcionan nutrientes y agua. Poco se conoce sobre los hongos asociados a palmeras nativas y cómo éstos podrían estar relacionados entre ellos. Se describe y cuantifica la colonización radical de los simbiontes de *Trithrinax campestris* en poblaciones leve y fuertemente afectadas por el fuego. *T. campestris* fue colonizada por hongos micorrícico-arbusculares (HMA) y endófitos septados oscuros (ESO). La colonización por HMA fue del tipo intermedio entre los tipos *Arum* y *Paris*. La colonización por HMA y ESO y la producción de pelos radicales, presentó diferencias entre las poblaciones estudiadas. Los resultados sugieren que en *T. campestris* la relación entre hongos simbiontes/producción de pelos radicales podrían estar relacionada con su alta tolerancia al fuego y la aridez.

Palabras clave: micorrizas arbusculares, endófitos septados oscuros, asociaciones duales, palmera nativa, disturbio, fuego, árido.

Introducción

Trithrinax campestris es una conspicua palmera nativa presente en las sabanas semiáridas de algunas zonas del centro de Argentina (Luti *et al*., 1979). En estas áreas, el fuego se aplica generalmente para hacer rebrotar los pastos que sirven de alimento para el ganado. En estas situaciones, la mayoría de los individuos de *T. campestris* suelen sobrevivir debido a la resistencia al fuego de sus troncos, sus copas altas y su capacidad de rebrote.

Es bien conocido que para prosperar en ambientes adversos las especies biológicas suelen establecer interacciones simbióticas con otros organismos. En los ecosistemas áridos y semiáridos, las raíces de las plantas están frecuentemente asociadas con hongos simbiontes que hacen que recursos tales

[1]Instituto Multidisciplinario de Investigaciones Biológicas (CONICET-UNSL) y FQByF, Universidad Nacional de San Luis, Ejército de los Andes 950, 5700 San Luis, Argentina.
[2]Becaria de CONICET-UNSL.
[3]Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (CONICET-UNC) y FCEFyN, Universidad Nacional de Córdoba.
E-mail: lugo@unsl.edu.ar

como nutrientes y agua estén disponibles para las mismas (Smith & Read, 2008). En este sentido, recientemente se ha estudiado que *T. campestris* presenta asociaciones micorrícicas con hongos micorrícico-arbusculares (HMA) y endófitos septados oscuros (ESO) (Fracchia *et al*., 2009).

La simbiosis micorrícico-arbuscular (MA) se establece entre la mayoría de las plantas terrestres y hongos pertenecientes a Glomeromycota (Schübler *et al*., 2001). A cambio del carbono procedente de la fotosíntesis, los hongos les permiten a las plantas acceder a recursos limitados del suelo como nitrógeno y fósforo. Además, las protegen de los agentes patógenos y la sequía (Newsham *et al.*, 1995). La colonización MA depende del simbionte fúngico y de la planta hospedante, diferenciándose según sus caracteres morfo-anatómicos dos tipos principales de colonización: *Arum* y *Paris* (Smith & Read, 2008). El primero se caracteriza por presentar hifas intercelulares que forman circunvoluciones, vesículas intercelulares y arbúsculos que invaden completamente la célula colonizada. El segundo presenta micelio intracelular que coloniza las células corticales, formando circunvoluciones en las que se desarrollan pequeños y numerosos arbúsculos (Smith & Smith, 1997; Barker *et al*., 1998). Los tipos *Arum* y *Paris* representan un continuo que incluye cuatro tipos intermedios (Dickson, 2004). Esto ocurre cuando características de uno y otro tipo están presentes en el mismo sistema radical (Dickson, 2004).

En ambientes secos las raíces de las plantas frecuentemente también se asocian con ESO, un grupo de Ascomycetes anamórficos dematiáceos que colonizan intra e intercelularmente los tejidos de las raíces formando asociaciones simbióticas que van desde el mutualismo al parasitismo (Jumpponen, 2001). Estos hongos simbiontes se asocian con angiospermas dicotiledóneas y monocotiledóneas, gimnospermas, helechos y licopodios, y se encuentran a menudo en las plantas que también están asociadas con HMA.

Los ESO son en su mayoría pigmentados y crecen en el parénquima cortical y en elementos de vaso del cilindro vascular central (Barrow & Aaltonen, 2001; Barrow, 2003). Forman microesclerocios pigmentados, de estructura hifal apretada y sinuosa (Jumpponen & Trappe, 1998). Además, presentan hifas hialinas y delgadas con cuerpos lipídicos en su interior, denominadas "SEF-systemic endophytic fungi"- (Barrow, 2003), que colonizan en forma sistémica al hospedante; estas hifas incoloras constituyen zonas potenciales de transferencia de carbono (Barrow & Aaltonen, 2001). En base a las características morfo-anatómicas y unos pocos estudios experimentales, se ha propuesto que estos hongos mejoran el funcionamiento de las plantas en ambientes áridos. En particular, se ha sugerido que pueden mejorar la absorción de nutrientes y mantener una relación adecuada de agua para la supervivencia de las plantas hospedantes (Jumpponen, 2001; Barrow, 2003).

Las simbiosis fúngicas radicales son de gran importancia en los ecosistemas áridos y las mismas son perturbadas por incendios (Puppi & Tartaglini, 1991; Bellgard *et al*., 1994), aunque se desconoce cómo estas interacciones son afectadas en las especies hospedantes tolerantes al fuego. Este conocimiento es relevante ya que los ecosistemas áridos se recuperan lentamente después de sufrir disturbios y las interacciones de las raíces con los simbiontes pueden desempeñar un papel importante en la recuperación (Moorman & Reeves, 1979; Reeves *et al*., 1979; Requena *et al.*, 2001; Caravaca *et al*., 2003).

En este estudio se caracterizó y comparó la colonización por HMA y ESO en las raíces de dos poblaciones de *T. campestris* con diferentes niveles de perturbación, en un ecosistema semiárido del Centro de la Argentina. Se compararon las características de los simbiontes radicales y los niveles de colonización entre dos poblaciones de palmeras afectadas por el fuego, una con signos leves de quema (baja perturbación) y otra con marcados signos de quema (alta perturbación).

Material y Método

Especie estudiada

Trithrinax campestris (Burmeist.) Drude y Griseb. ("caranday"), es una palmera nativa de América del Sur que crece en la región fitogeográfica Neotropical del Dominio Chaqueño, integrada por la vegetación de las provincias fitogeográficas de Chaco y Espinal. Esta especie se distribuye en el NE de la provincia de San Luis, en el centro de Argentina. Se caracteriza por su baja altura (2 a 4 m)

y hojas flabeladas, cuyas bases persisten cubriendo el tallo como una "pollera" (Cabrera, 1976). Estas polleras se queman fácilmente y desaparecen bajo la ocurrencia de incendios; por lo tanto, el estado de las mismas constituye un fiel indicio del grado de disturbio ocasionado por el fuego.

En cada sitio de muestreo, las muestras de raíces se obtuvieron de individuos adultos con altura mayor a 2 m. En San Francisco, todas las palmeras recolectadas tuvieron "polleras" persistentes, bien desarrolladas; mientras que, en los individuos muestreados en Papagayos, estas polleras estaban totalmente quemadas dándole al estípite aspecto uniforme. La presencia de "polleras" conspicuas se consideró como escaso disturbio mientras que su ausencia implica que han sido afectadas por disturbio.

Sitios de estudio

Se muestrearon raíces de *T. campestris* en dos áreas de la provincia de San Luis, Argentina: San Francisco (Dpto. Ayacucho) N (32° 36' Lat. S y 66º 07' Long. O), a 796 m. sobre el nivel del mar (m), con un promedio de precipitación anual de 500 a 650 mm; y Papagayos (Dpto. Chacabuco) NE (32º 41' Lat. S y 64 º 59' Long. O), a 850 m., con una precipitación media anual de 589,5 mm. En ambas localidades esta palmera forma bosques puros llamados "palmares" y sus suelos son Entisoles y Molisoles Ústicos, poco desarrollados, de textura gruesa con piezas de grava, gravilla y rocas (Peña Zubiate *et al*., 1998). La vegetación dominante es el bosque xerófito del Distrito Chaqueño Serrano (Cabrera, 1976), con lluvias estacionales marcadas (primavera-verano lluviosos y otoño-invierno secos).

Las zonas de San Francisco y Papagayos mostraron diferentes grados de perturbación con respecto al fuego (Fig. 1). En San Francisco (SF) las palmeras estuvieron escasamente afectadas, lo que pudo apreciarse por el aspecto de sus tallos, la persistencia de "polleras" y una cobertura alta

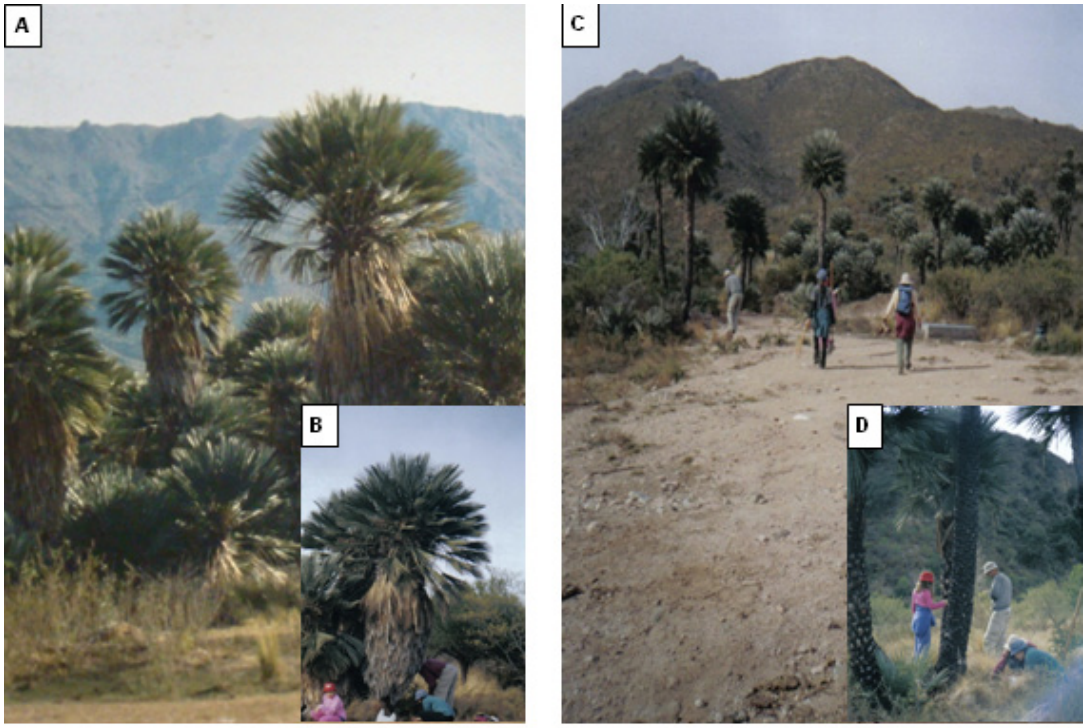


Fig. 1. Sitios de muestreo de *T. campestris*. **A-B**: San Francisco. **A**: Aspecto general del palmar. **B**: Detalle de "polleras" en el estípite de *T. campestris*. **C-D**: Papagayos. **C**: Aspecto general del palmar. **D**: Detalle del estípite quemado de *T. campestris*, sin "polleras".

de pastos en el suelo. En Papagayos (PA) en cambio, las palmeras presentaron fuertes indicios de quema en sus tallos, carecieron de "polleras", baja cobertura de pastos y alta proporción de suelo desnudo. Papagayos es incendiada continuamente para rebrote de pastos para su uso en ganadería extensiva mientras que San Francisco no sufrió incendios en los años que antecedieron al muestreo. En los palmares de la región, no se encontraron sitios con palmeras sin quemar.

Metodología

La recolección de muestras se llevó a cabo a principios de julio, en la estación seca. En cada área se seleccionaron tres sitios de muestreo a fin de considerar la variabilidad espacial de la zona. En cada uno de tres sitios (de 1 ha cada uno), se tomaron al azar cinco individuos adultos (considerando sólo las palmeras de altura superior a los 2 m), a excepción de un sitio de Papagayos, en el que solo fueron muestreados tres individuos. Por cada individuo se obtuvieron cinco submuestras de raíces, las que fueron tomadas a una distancia menor a los 50 cm desde el tallo y profundidades que oscilaron entre 10 y 30 cm, dependiendo de la disponibilidad de raíces de la palmera. El material obtenido se acondicionó en bolsas de nylon y se mantuvo en heladera a 4 ºC hasta su procesamiento.

Las muestras de raíces se lavaron con agua corriente y se almacenaron en FAA (formol-alcohol-ácido acético, 2:10:1). Luego fueron lavadas y teñidas siguiendo a Grace & Stribley (1991) y se montaron en portaobjetos con alcohol polivinílico; se hicieron cinco preparados por muestra. La cuantificación de los endófitos radicales se realizó por el método de la intersección magnificada (McGonigle *et al*., 1990) utilizando un microscopio Olympus BH2. En cada portaobjetos (a 40x) se cuantificó en 100 intersecciones el porcentaje de arbúsculos (%A), vesículas (%V), colonización por hifas de HMA (%HMA) y ESO (%ESO). Además, también se registró para cada individuo la presencia/ausencia de pelos radicales en cada área de estudio (n = 15 en San Francisco, n = 13 en Papagayos,) y se calculó la frecuencia de presencia de pelos radicales por área como:

Porcentaje de presencia de pelos radicales= (número de individuos con pelos radicales/número de individuos totales) x 100.

Análisis de los datos

La colonización radical por HMA y ESO fue analizada mediante un ANAVA de 2 vías considerando el área y los sitios (anidado dentro del área) como factores principales. Los datos mostraron varianzas heterogéneas que no pudieron transformarse logarítmicamente, por lo que el ANAVA de 2 vías se aplicó sobre los datos transformados a rangos que es un equivalente no paramétrico (Zar, 1999). Estos análisis no paramétricos llegaron a las mismas conclusiones que el ANAVA paramétrico aplicado a datos sin transformar, sugiriendo que el poder fue suficiente (Zar, 1999). El análisis de correlación no paramétrico de Spearman se llevó a cabo para analizar la colonización HMA vs. ESO. Todos los análisis se realizaron utilizando el programa Infostat (Di Rienzo *et al*., 2008).

Resultados

Tipos de colonización micorrícico-arbuscular (MA)

Todos los individuos analizados formaron MA (Fig. 2). La colonización micorrícica en las palmeras de SF y PA presentó características similares, observándose hifas inter e intracelulares y arbúsculos ocupando toda la célula huésped. Las paredes hifales son engrosadas con protuberancias típicas de los HMA. Las hifas intercelulares midieron de 2-4 µm de diámetro, mientras que las intracelulares oscilaron entre 2-6 µm. La colonización intracelular fue la más frecuente, observándose circunvoluciones. Las vesículas mostraron diferentes tamaños y formas, desde esféricas u ovoides a irregulares, de 20-40 x 20-28 µm. En la superficie de la raíz se observaron puntos de entrada y apresorios, ya sea entre células contiguas de la epidermis o pasando a través de las mismas. En general, los hongos simbiontes se tiñeron débilmente.

Las MA de las raíces de las palmeras de PA mostraron características y patrones similares a los observados en las palmeras de SF.

Colonización por ESO

En SF las raíces estuvieron colonizadas por hifas intercelulares y microesclerocios intracelulares que ocuparon toda la célula huésped (Fig. 2). En

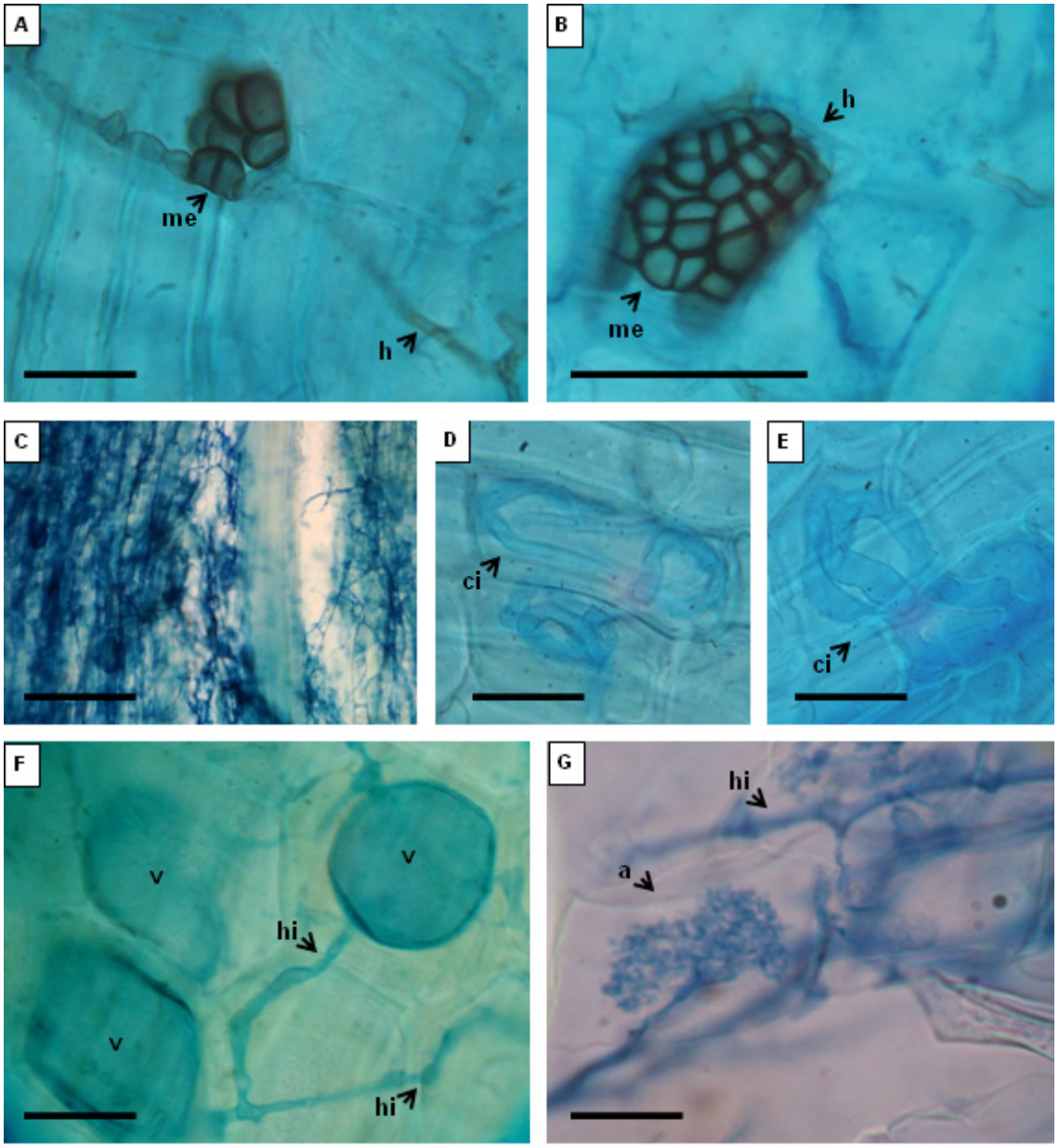


Fig. 2. Colonización radical de HMA y ESO en raíces de *T. campestris*. **A-B**: Hifas (h) y microesclerocios (me) de endófitos septados oscuros (ESO). **B**: Detalle de microesclerocios en raíces de *T. campestris* de Papagayos. **C**: Aspecto general de la colonización por HMA. **D-E**: Circunvoluciones intracelulares (ci) de HMA. **F**: Hifas intracelulares (hi) y vesículas (v) de HMA. **G**: Hifas intracelulares (hi) y arbúsculos (a) de HMA del tipo *Arum*. **Escalas**: A, D, E, F, G= 40 µm; B, C= 80 µm.

general, las hifas presentan paredes delgadas y melanizadas y se extienden sobre la superficie de la raíz, entre las células de la epidermis, en la capa cortical y en la corteza interna, siendo hialinas en esta última. Las hifas intercelulares presentaron un diámetro de 0,5-2 µm, mientras que las intracelulares (formadoras de microesclerocios) midieron entre 0,5-5 µm. Los microesclerocios

son melanizados en su mayoría y miden entre 13-26 a 24-40 µm. Las hifas melanizadas sobre la capa epidérmica están laxamente entretejidas, son frecuentemente septadas, de 1-2,5(4) µm de diámetro. Se observaron puntos de entrada sobre la superficie de la raíz y entre las células epidérmicas. En general, los patrones de colonización por ESO fueron similares en ambas poblaciones estudiadas, excepto en las palmeras de PA, en donde los microesclerocios observados fueron de mayor tamaño (24-32 x 48-84 µm).

Colonización de las raíces

Los porcentajes de raíz colonizada por hifas y vesículas de HMA fueron significativamente mayores en las poblaciones de SF (Tabla 1, Fig. 3). La colonización por arbúsculos fue baja, de 0 a 4 en SF y de 0 a 2 en PA. El porcentaje de colonización por vesículas mostró valores más altos pero evidentemente inferiores a la colonización de hifas en ambas situaciones (Fig. 3). El porcentaje de colonización por ESO varió entre 0 y 33% y también fue significativamente mayor en SF (Tabla 1, Fig. 3). Cabe mencionar que la mayoría de las raíces de esta población carecieron de pelos radicales, con pocas excepciones, el 13.6% de los individuos muestreados (n = 15); mientras que en las palmeras de PA (n = 13) la mayoría de las raíces mostró pelos radicales (85% de los individuos analizados).

Se encontró que solo la colonización por arbúsculos y vesículas se correlacionó significativamente con el porcentaje de colonización por ESO en las palmeras de SF. Sin embargo, en PA, sólo la colonización por vesículas mantuvo una significativa relación con los ESO (Fig. 4).

Discusión

En este estudio se confirma la presunta colonización dual (Fracchia *et al.*, 2009) por HMA y ESO en las raíces de *T. campestris*, Arecaceae nativa de América del Sur. Este tipo de asociaciones también se ha observado en las raíces de varias plantas del centro de Argentina, incluyendo mono y dicotiledóneas (Fracchia *et al*., 2009; Lugo *et al*., 2007; 2009; Silva, 2004; Urcelay 2002; Urcelay *et al*., 2005), lo que sugiere que en ciertas regiones la colonización dual por HMA y ESO constituye la

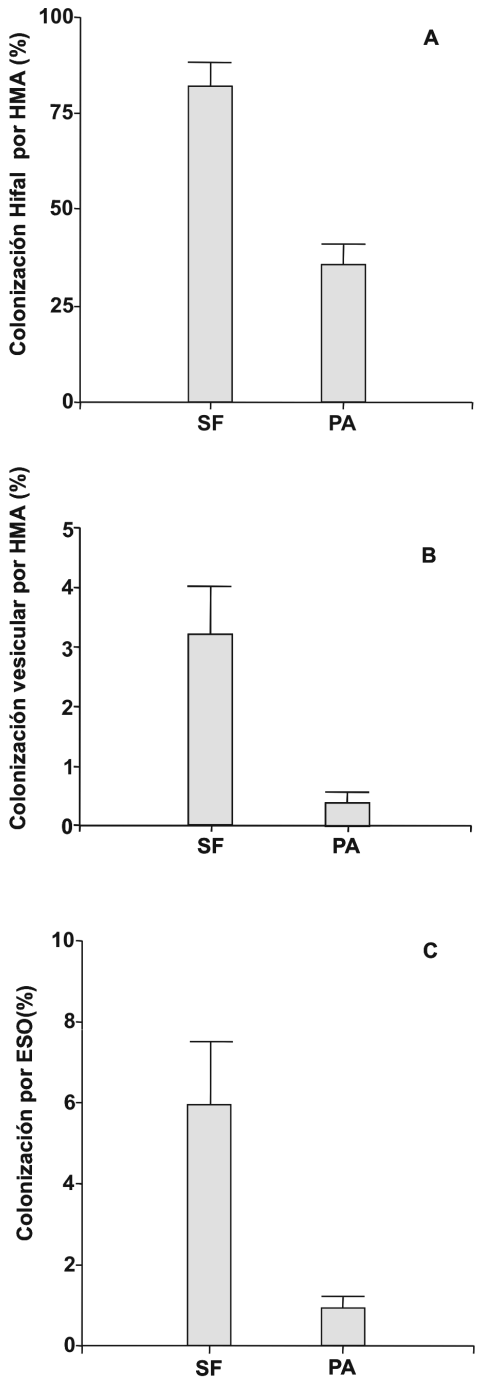


Fig. 3. Colonización radical de HMA y ESO en raíces de *T. campestris* del sitio levemente quemado (SF) y el fuertemente quemado (PA). **A**: Hifas. **B**: Vesículas. **C**: Endófitos septados oscuros (ESO). Los porcentajes fueron significativamente diferentes ($p<0,05$) entre áreas (ver Tabla 1).

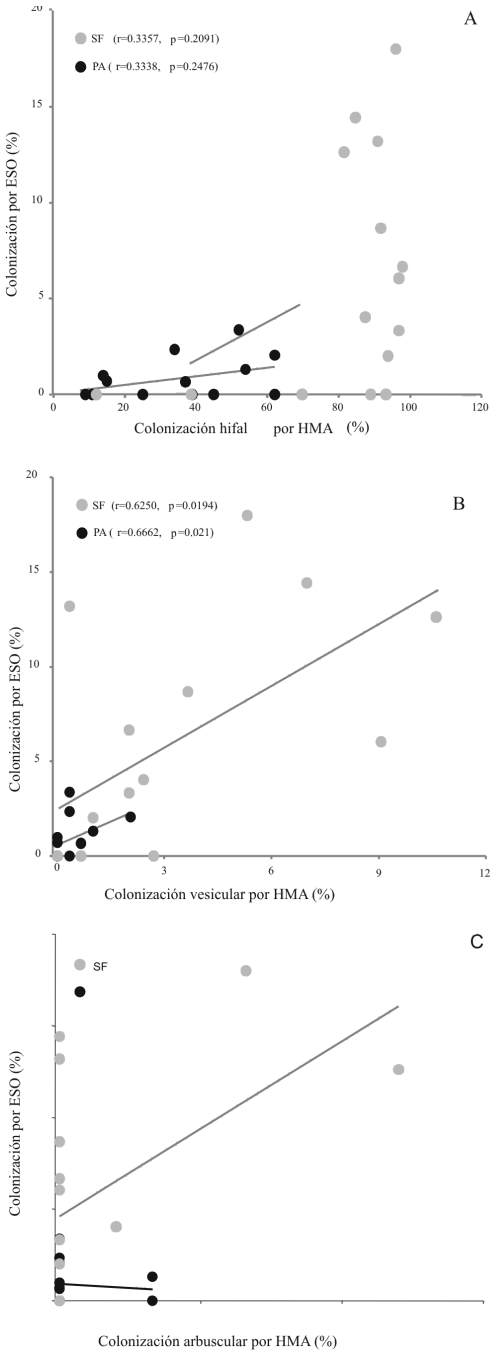


Fig. 4. Relación entre colonización radical por HMA y ESO en raíces de *T. campestris* de los sitios fuertemente incendiado (PA) y levemente incendiado (SF). **A**: ESO vs. colonización hifal de HMA. **B**: ESO vs. colonización vesicular de HMA. **C**: ESO vs. colonización arbuscular de HMA. Las relaciones fueron significativamente diferentes a $p<0.05$.

norma y no la excepción. De acuerdo con Dickson (2004), las características de la colonización MA observada en este estudio corresponde al tipo intermedio (entre *Arum* y *Paris*), el que se caracteriza por presentar tanto circunvoluciones intracelulares como arbúsculos que ocupan toda la célula hospedante.

Se encontró que las poblaciones de San Francisco mostraron mayor porcentaje de raíz colonizada por hifas y vesículas de HMA, pero no arbúsculos, en comparación con las poblaciones de Papagayos. Además, se observaron diferencias similares en la colonización por ESO. Es posible que estas diferencias sean la consecuencia de los efectos negativos de los incendios en los propágulos fúngicos del suelo (Rashid *et al*., 1997), que a su vez pueden afectar a la colonización micorrícica en las raíces (Torpy *et al*., 1999). Por otra parte, estas diferencias podrían reflejar los efectos directos de las plantas quemadas sobre los niveles de colonización de los hongos (Torpy *et al*., 1999) debido a la alteración de la asignación de fotosintatos a los simbiontes. Hay que destacar además, que las poblaciones de PA sufrieron los efectos de la movilización del suelo por pala mecánica en la planta de potabilización de agua. Estas actividades de excavación pueden haber contribuido a la interrupción de las conexiones hifales de los HMA en el suelo, afectando negativamente su capacidad para colonizar las raíces y disminuyendo así la colonización como ha sido reportado por otros estudios (Leake *et al*., 2004 y sus referencias). De hecho, en ambientes semiáridos caracterizados por la baja cantidad y potencial del inóculo de HMA, la perturbación o remoción de la capa superior del suelo reduce drásticamente las poblaciones de HMA y su capacidad para colonizar las raíces (Reeves *et al*., 1979; Miller & Jastrow, 1992). Independientemente de la contribución que hayan tenido estas perturbaciones, nuestros resultados sugieren claramente importantes efectos negativos del disturbio sobre la colonización fúngica en las raíces en esta palmera.

La colonización por ESO se correlacionó positivamente con las principales estructuras funcionales de la simbiosis MA en las palmeras de SF: arbúsculos (intercambio de nutrientes) y vesículas (almacenamiento de carbono) (Smith & Read, 2008). Más sorprendente es el hecho de que en las palmeras de PA, este tipo de convergencia

Tabla 1. ANAVA de dos vías de la colonización fúngica radical, en los sitios de las áreas con dos niveles de perturbación. En el análisis, el factor principal es el área y los sitios están anidados dentro de cada área.

Variable	Fuente de variación			
	Área		Sitios (anidados en Área)	
	F	p	F	p
Colonización Hifal (HMA)	88,0767	0,0007	0,2918	0,8801
Colonización Vesicular (HMA)	63,1871	0,0014	0,1184	0,9745
Colonización Arbuscular (HMA)	0,9409	0,3870	0,5958	0,6694
Colonización Hifal (ESO)	50,8953	0,0020	0,1483	0,9618

funcional parece estar interrumpida en el caso de arbúsculos pero no en las vesículas. Esto podría atribuirse al hecho de que la colonización por ESO, en particular, los microesclerocios, tienen en las raíces un rol análogo a las vesículas (es decir, de almacenamiento y de estructuras de reposo) (Barrow & Aaltonen, 2001). Estos resultados indican que frente a una perturbación fuerte, no sólo la colonización por ESO y HMA son individualmente afectadas, sino también la co-variación de las estructuras de almacenamiento, sugiriendo algún tipo de interacciones entre ambos hongos simbiontes.

Los resultados de este trabajo contrastan con los de Fracchia *et al*. (2009) que reportaron estructuras del tipo *Arum* y menos del 10% de colonización micorrícica en las raíces de *T. campestris*. Sin embargo, estas diferencias deben interpretarse con cautela, ya que sólo dos individuos fueron analizados en aquel estudio. Por lo que se conoce hasta el momento, las palmeras presentan colonización del tipo *Arum* (Fisher & Jayachandra, 1999; Velázquez *et al*., 2004; Fisher & Jayachandra, 2005; Dickson *et al*., 2007), del tipo *Paris* (Núñez-Castillo & Álvarez Sánchez, 2003; Ramos-Zapata *et al*., 2006; Dickson *et al*., 2007) y "ambos tipos" (Smith & Smith, 1997; Sengupta & Chaudhuri, 2002; Dickson *et al*., 2007). Recientemente, Dreyer *et al*. (2009) observaron colonización MA intermedia *Arum-Paris* en palmeras de los géneros xerofílicos *Brahea*, *Chamaerops* y *Phoenix* cultivadas con una especie de HMA, *Glomus mosseae*, bajo condiciones de invernadero durante un año. La colonización MA intermedia *Arum-Paris* observada en *T. campestris* en este estudio constituye el primer registro de este tipo de colonización en una palmera de América del Sur y en condiciones de campo. Si los resultados de Dreyer *et al*. (2009) se extrapolan a las raíces de las palmeras que crecen en ambientes naturales, sus resultados junto con los nuestros sugieren que este tipo intermedio de colonización de HMA puede ser una características de las palmeras que crecen en condiciones xéricas.

El elevado porcentaje de colonización MA en *T. campestris* podría estar relacionado con la morfología de la raíz. Se ha propuesto que las plantas con sistemas de raíces gruesas y poco ramificadas son más favorecidas por los HMA, en comparación con las plantas que tienen sistemas radicales muy ramificados con abundantes raíces finas (Smith & Read, 2008). Es bien conocido que el nivel de colonización no necesariamente se relaciona con el beneficio obtenido por el hospedante de los hongos micorrícicos (Smith & Read, 2008). No obstante, es sugerente el hecho de que en las poblaciones de SF el porcentaje de individuos que carecen de pelos radicales fuera muy elevado, mientras que en las poblaciones de PA la mayoría de los individuos mostró abundantes pelos radicales en sus raíces, junto con los niveles más bajos de colonización fúngica. Según Baylis (1975), el sistema radical de *T. campestris* se podría definir como magnolioide, lo que implica un elevado grado de dependencia de las MA para la obtención de nutrientes (St. John, 1980; Bingyun *et al*., 2004; Fitter, 2004). Por lo tanto, las diferencias de frecuencia de pelos radicales indicarían que las asociaciones micorrícicas pueden cambiar desde una micotrofia facultativa a una obligada luego de fuertes perturbaciones. En otras palabras, estas palmeras podrían sustituir la absorción de nutrientes a través de MA por la producción de abundantes pelos radicales.

En resumen, nuestros resultados sugieren que en la palmera xerófila y tolerante al fuego *T. campestris* las asociaciones con HMA y ESO están negativamente relacionadas con los disturbios. Estos cambios en las interacciones con hongos los simbiontes fúngicos podrían ser compensados por la plasticidad de las raíces, lo que se refleja en una mayor producción de pelos radicales que le confieren a esta especie una alta tolerancia a las perturbaciones.

Agradecimientos

Este trabajo fue financiado por el PROICO 2-0203 (Facultad de Química, Bioquímica y Farmacia, Universidad Nacional de San Luis). Los autores están muy agradecidos con M. M. Crespo, R. M. Crespo y A. Ochoa por su ayuda en trabajos de campo. M. L. y C.U. son investigadores del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONICET).

Bibliografía

BARKER, S. J., D. TAGU & G. DELP. 1998. Regulation of root and fungal morphogenesis in mycorrhizal symbioses. *Plant Physiol*. 116: 1201-1207.

BARROW, J. R. & R. E. AALTONEN. 2001. Evaluation of the internal colonization of *Atriplex canescens* (Pursh) Nutt. Roots by dark septate fungi and the influence of host physiological activity. *Mycorrhiza* 11: 199-205.

BARROW, J. R. 2003. Atypical morphology of dark septate fungal root endophytes of *Bouteloua* in arid southwestern USA rangelands. *Mycorrhiza* 13: 239-247.

BAYLIS, G. T. S. 1975. The magnoloid mycorrhiza and mycotrophy in root systems derived from it. *In:* SANDERS, F. E., B. MOSSE & P. B. TINKER (eds.), *Endomycorrhizas*, pp. 373-389. Academic Press, London.

BELLGARD, S. E., R. J. WHELAM & R. M. MUSTON. 1994. The impact of wildfire on vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and their potential to influence the re-establishment of post-fire plant communities. *Mycorrhiza* 4: 139-146.

BINGYUN, W., I. KATSUNORI & I. RYUICHI. 2004. Arbuscular mycorrhizal colonization of the dominant plant species in primary succesional volcanic deserts on the Southeast slope of Mount Fuji. *Mycorrhiza* 14: 391-395.

CABRERA, A. L. 1976. Territorios Fitogeográficos de la República Argentina. En: *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*. Acme, Argentina.

CARAVACA, F., J. M. BAREA, J. PALENZUELA, D. FIGUEROA, M. M. ALGUACIL & A. ROLDÁN. 2003. Establishment of shrub species in a degraded semiarid site after inoculation with native or allochthonous arbuscular mycorrhizal fungi. *Appl. Soil. Ecol.* 22: 103-111.

Di RIENZO, J. C., W. ROBLEDO, F. CASANOVES, M. G. BALZARINI, L. A. GONZÁLEZ, A. W. GUZMÁN & E. M. TABLADA. 2008. *Infostat.* Versión Beta. Estadística y Biometría, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Córdoba.

DICKSON, S. 2004. The *Arum-Paris* continuum of mycorrhizal symbioses. *New Phytol.* 163: 187-200.

DICKSON, S., F. A. SMITH & S. E. SMITH. 2007. Structural differences in arbuscular mycorrhizal symbioses: more than 100 years after Gallaud, where next? *Mycorrhiza* 17: 375-393.

DREYER, B., A. MORTE, J. A. LÓPEZ & M. HONRUBIA. 2009. Comparative study of mycorrhizal susceptibility and anatomy of four palm species. *Mycorrhiza* DOI 101007/S00572-009-0266-x.

FISHER, J. B. & K. JAYACHANDRAN. 1999. Root structure and arbuscular mycorrhizal colonization of the palm *Serenoa repens* under field conditions. *Plant Soil* 217: 229-241.

FISHER, J. B. & K. JAYACHANDRAN. 2005. Presence of arbuscular mycorrhizal fungi in South Florida native plants. *Mycorrhiza* 15: 580-588.

FITTER, A. H. 2004. Magnolioid roots-hairs, architecture and mycorrhizal dependency. *New Phytol*. 164: 15-16.

FRACCHIA, S., A. ARANDA, A. GOPAR, V. SILVANI, L. FERNÁNDEZ, A. GODEAS. 2009. Mycorrhizal status of plant species in the Chaco Serrano Woodland from central Argentina. *Mycorrhiza* 19: 205-214.

GRACE, C. & D. P. STRIBLEY. 1991. A safer procedure for routine staining of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycol. Res*. 95: 1160-1162.

JUMPPONEN, A. 2001. Dark septate endophytes-are they mycorrhizal? *Mycorrhiza* 11:207-211.

JUMPPONEN, A & J. M. TRAPPE. 1998. Dark septate endophytes: a review of facultative biotrophic root-colonizing fungi. *New Phytol*. 140: 295-310.

LEAKE, J., D. JOHNSON, D. DONNELLY, G. MUCKLE, L. BODDY & D. READ. 2004. Networks of power and influence: the role of mycorrhizal mycelium in controlling plant communities and agroecosystems functioning. *Can. J. Bot*. 82:1016-1045.

LUGO, M. A, M. G. MOLINA & E. M. CRESPO. 2009. Arbuscular mycorrhizas and dark septate endophyes in bromeliads from South American arid environment. *Symbiosis* 47: 17-21.

LUGO, M. A., E. MENOYO, M. A. NEGRITTO & A. M. ANTON. 2007. Micorrizas arbusculares versus "septados oscuros" en pastos puneños. XXXI Jornadas Argentina de Botánica, Corrientes, Argentina. 20-24 de septiembre de 2007, p. 210.

LUTI, R., M. SOLÍS, F. M. GALERA, N. MULLER, N. BERZAL, M. NORES, M. HERRERA, J. C. BARRERA. 1979. Vegetación. *In*: VÁZQUEZ, J., M. MIATELLO & M. ROQUE (eds.), *Geografía física de la provincia de Córdoba*, pp. 297-368.

McGONIGLE, T. P., M. H. MILLER, D. G. EVANS, G. L. FAIRCHILD & J. A. SWAM. 1990. A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol*. 115: 495-501.

MILLER, R. M. & J. D. JASTROW. 1992. The application of VA mycorrhizae to ecosystem restoration and reclamation. *In*: ALLEN, M. F. (ed.), *Mycorrhizal functioning*, pp. 438-467. Chapman and Hall, New York, London.

MOORMAN, T. & F. B. J. REEVES. 1979. The role of endomycorrhiza in vegetation practices in the semi-arid west. II. A bioassay to determine the effect the land disturbance on endomycorrhizal populations. *Am. J. Bot*. 66: 14-18.

NEWSHAM, K. K., A. H. FITTER & A. R. WATKINSON. 1995. Multi-functionality and biodiversity in arbuscular mycorrhizas. *Tren. Ecol. Evol.* 10: 407-411.

NÚÑEZ-CASTILLO, O. & F. J. ÁLVAREZ-SÁNCHEZ. 2003. Arbuscular mycorrhizae of the palm *Astrocaryum mexicanum* in disturbed and undisturbed stands of a Mexican tropical forest. *Mycorrhiza* 13: 271-276.

PEÑA ZUBIATE, C. A., D. L. ANDERSON, M. A. DEMMI, J. L. SAENZ & A. D'HIRIART. 1998. Carta de suelos y vegetación de la provincia de San Luis. INTA, Argentina.

PUPPI, G. & N. TARTAGLINI. 1991. Mycorrhizal types in three Mediterranean communities affected by fire to different extents. *Acta Oecol*. 12: 295-304.

RAMOS ZAPATA, J. A., R. ORELLANA & E. B. ALLEN. 2006. Mycorrhizal dynamics and dependence of *Desmoncus orthacanthos* Martius (Arecaceae), a native palm of the Yucatán Península, México. *Interciencia* 31: 364-370.

RASHID, A., T. AHMED, N. AYUB & A. G. KHAN. 1997. Effect of forest fire on number, viability and post-fire re-establishment of arbuscular mycorrhizae. *Mycorrhiza* **7**:217-220.

REEVES, F. B., D. WAGNER, T. MOORMAN & J. KIEL. 1979. The role of endomycorrhiza in vegetation practices in the semi-arid west. I. A comparison of incidence of mycorrhizal in severely disturbed vs. natural environments. *Am. J. Bot.* 66: 6-13.

REQUENA, N, E. PEREZ-SOLIS, C. AZCÓN-AGUILAR, P. JEFFRIES & J. M. BAREA. 2001. Management of indigenous plant-microbe symbioses aids restoration of desertified ecosystems. *Appl. Environ. Microbiol*. 67: 495–498.

SCHÜBLER, A, D. SCHWARZOTT & C. WALKER. 2001. A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycol. Res*. 105:1413-1421.

SENGUPTA, A. & S. CHAUDHURI. 2002. Arbuscular mycorrhizal relations of mangrove plant community at the Ganges river estuary in India. *Mycorrhiza* 12: 169-174.

SILVA, M. 2004. Micorrhizas de *Salix humboldtiana* Willd. Tesina para optar al título de Biólogo, F.C.E.F. y N., UNC, Córdoba, Argentina, inédito, pp. 1-46.

SMITH, S. E. & D. J. READ. 2008. *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press, San Diego.

SMITH, F. A. & S. E. SMITH. 1997. Transley review Nº 96. Structural diversity in (vesicular)-arbuscular mycorrhizal symbioses. *New Phytol*. 137: 373-388.

ST. JOHN, T. V. 1980. Root size, root hairs and mycorrhizal infection: a re-examination of Baylis´s hypothesis with tropical trees. *New Phytol*. 84: 483-487.

TORPY, F. R., D. A. MORRISON & B. J. BLOOMFIELD. 1999. The influence of fire frequency on arbuscular mycorrhizal colonization in the shrub *Dillwynia retorta* (Wendland) Druce (Fabaceae). *Mycorrhiza* 8: 289-296.

URCELAY, C. 2002. Co-occurence of three fungal root symbionts in *Gaultheria poeppiggi* DC in Central Argentina. *Mycorrhiza* 12: 89-92.

URCELAY, C., P. A. TECCO & F. CHIARINI. 2005. Micorrizas arbusculares del tipo *Arum* y *Paris* y endófitos radicales septados oscuros en *Miconia ioneura* y *Tibouchina paratropica* (Melastomataceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 40: 151-155.

VELÁZQUEZ, S., G. IRRAZABAL, M. CABELLO & F. BIGANZOLI. 2004. Status micorrízicos de las especies vegetales del parque Nacional El Palmar. II Reunión Binacional de Ecología, p. 221.

ZAR, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*, 4th edition. Prentice Hall, Inc. Upper Saddle River, New Jersey.

Recibido el 22 de diciembre de 2010, aceptado el 8 de junio de 2011.