

UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR
Departamento de Agronomía



***“Modificaciones en la colonización
de hongos micorrícicos
arbusculares por efecto del fuego y
la defoliación en pastizales del
Sudoeste Bonaerense”***

Zárate Cardenal, Julián Ernesto

Tutora:

Ithurrart, Leticia Soledad

Consejeros:

Torres, Yanina Alejandra

Busso, Carlos Alberto

Diciembre 2019, Bahía Blanca

A mi madre...

AGRADECIMIENTOS

Al Departamento de Agronomía de la Universidad Nacional del Sur, que me dio la oportunidad de finalizar mi carrera, formarme y capacitarme, como a todas las personas que componen su valioso plantel docente y no docente.

A mi tutora, Dra. Leticia Soledad Ithurrart, por aceptarme para formar parte de este trabajo, por su paciencia, predisposición y apoyo en cada paso de este proceso.

A mis consejeros, Dra. Yanina Alejandra Torres y Dr. Carlos Alberto Busso, por sus revisiones y consejos.

Al personal de la Chacra Experimental Patagones, por permitir realizar este trabajo en las instalaciones con total libertad y por sus aportes en los trabajos de campo y laboratorio.

A mis padres, Graciela y Ernesto, quienes me enseñaron desde chico el esfuerzo del trabajo y han sido un ejemplo de sacrificio para mí, sus valores son mi guía.

A mi gran amor, Ailén Poza, por ser mi apoyo a lo largo de esta carrera, no hubiera llegado a este punto sin su sostén y comprensión.

A mis compañeros de trabajo de la universidad por su apoyo durante todo este camino, en especial a la Mg. (Ing. Agr.) Verónica Piñeiro por sus consejos y ayuda, tanto en lo profesional como en lo personal.

A mis amigos de Entre Ríos, por ser grandes responsables de que este momento se concrete, en especial a Francisco, Jorge y Eduardo, que siempre estuvieron presentes cuando los necesite y a los amigos que hice en estos años de carrera, en especial a Angelina y Gregorio, que durante este año han sido fundamentales para que pueda finalizar este trabajo.

Al resto de mi familia, que siempre me han apoyado en cada paso que di.

A todos los que directa o indirectamente contribuyeron a la realización de este trabajo.

RESUMEN

Las micorrizas arbusculares (MA) son asociaciones simbióticas constituidas por el 95% de las plantas terrestres y los hongos micorrícicos del suelo. Estos hongos obtienen fotosintatos de las plantas y a cambio mejoran la absorción de agua y nutrientes y el rendimiento de éstas cuando son afectadas por un disturbio. Se evaluaron los efectos de la quema y/o la defoliación, sobre el porcentaje de colonización total y por estructuras (hifas, vesículas, arbusculas y esporas) de HMA a dos profundidades de suelo y la producción de materia seca, en plantas de *Poa ligularis* (deseable) y *Amelichloa ambigua* (indeseable). El estudio se realizó en la Chacra Experimental Patagones (Buenos Aires). Se identificaron 32 plantas y se probaron 4 tratamientos (T1: quema, T2: defoliación, T3: quema + defoliación, T4: sin quema, sin defoliación). La quema (15/03/2017) alcanzó temperaturas máximas por especie, y a 2 y 5 cm de profundidad, de 354, 35, y 29°C (*P. ligularis*); y 506, 22 y 21°C (*A. ambigua*), respectivamente. Se realizaron 2 defoliaciones. Pre-quema, se midieron la humedad y el combustible fino/planta; y la humedad del suelo a 5 y 10 cm de profundidad, sin hallarse diferencias entre especies. Post-quema, se tomaron muestras de suelo + raíces (n= 4) debajo de cada planta, que fueron procesadas y observadas al microscopio. Se registró el %MA total y por estructuras. No se encontraron diferencias en el %MA total, pero sí por estructuras. *Amelichloa ambigua* presentó un 20,63% más de hifas que *P. ligularis* en primavera; a su vez, esta última tuvo mayor proporción en el primero que en el segundo muestreo. En primavera, *A. ambigua* duplicó el porcentaje de arbusculas de *P. ligularis*. La proporción de esporas en las raíces de *A. ambigua* a 5 cm duplicó a aquella registrada a 10 cm, superando además los valores de la especie deseable. *P. ligularis* produjo aproximadamente un 50% más materia seca que *A. ambigua*. Por otra parte, se observó que en aquellos tratamientos que incluyeron quema, los valores fueron los más bajos, incluso cuando se expresó la biomasa por cm² de área basal. *Poa ligularis* resultó ser más independiente de los HMA que la especie indeseable, superando además la producción de biomasa aérea de ésta, demostrando una mayor habilidad competitiva.

ÍNDICE TEMÁTICO

1. INTRODUCCIÓN	1
2. MATERIALES Y METODOS	6
2.1. AREA DE ESTUDIO	6
2.1.1. CLIMA.....	8
2.1.2. SUELO.....	10
2.1.3. VEGETACIÓN	10
2.1.4. DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES ESTUDIADAS.....	11
2.2. DISEÑO EXPERIMENTAL y TRATAMIENTOS	13
2.2.1. Diseño experimental	13
2.2.2. Tratamientos.....	14
2.3. MEDICIONES	15
2.4 ANÁLISIS ESTADÍSTICO	17
3. RESULTADOS	18
3.1. Mediciones previas a la quema	18
3.1.1. Área Basal	18
3.1.2. Humedad y cantidad de combustible fino	18
3.1.3. Humedad del suelo.....	19
3.2. Temperaturas de quema	20
3.3. Mediciones posteriores a la quema	21
3.3.1. Colonización por micorrizas arbusculares	21
3.4. Producción de Materia Seca	24
4. DISCUSIÓN	27
5. CONCLUSIÓN	33
6. BIBLIOGRAFIA	34

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación geográfica del área de estudio.....	6
Figura 2. (a) Imagen satelital de la Chacra Experimental Patagones y (b) de la zona de clausura.....	7
Figura 3. Variación intermensual de las precipitaciones (mm).....	8
Figura 4. Variación interanual de las precipitaciones (mm).....	9
Figura 5. Precipitaciones acumuladas en el tiempo.....	9
Figura 6. Fotografía mostrando la vegetación donde se realizó el muestreo.....	11
Figura 7. Fotografía de una planta de <i>Poa ligularis</i>	12
Figura 8. Fotografía de (a) una planta de <i>Amelichloa ambigua</i> y (b y c) de los frutos cleistógamos.....	13
Figura 9. Fotografía mostrando el proceso de quema en una planta de <i>P. ligularis</i>	16
Figura 10. Fotografía mostrando tijeras de tuzar.....	16
Figura 11. Fotografía de estructuras de hongos micorrícicos arbusculares.....	17
Figura 12. Área basal (cm ²) de plantas de <i>P. ligularis</i> y <i>A. ambigua</i>	18
Figura 13. Humedad (%) y Peso Seco (g) del combustible fino en plantas de <i>P. ligularis</i> y <i>A. ambigua</i>	19
Figura 14. Humedad del suelo (%) a los 5 y 10 cm en plantas de <i>P. ligularis</i> y <i>A. ambigua</i>	20
Figura 15. Curvas de temperatura promedio de quema en el tiempo (min) medidos en la base de las plantas, y a 2 y 5 cm de profundidad para ambas especies (<i>P. ligularis</i> y <i>A. ambigua</i>).....	21
Figura 16. Presencia de hifas (%) en las dos fechas de muestreo en plantas de <i>P. ligularis</i> y <i>A. ambigua</i>	22
Figura 17. Presencia de arbusculas (%) en plantas de <i>P. ligularis</i> y <i>A. ambigua</i>	23
Figura 18. Presencia de esporas (%) a los 5 y 10 cm en plantas de <i>P. ligularis</i> y <i>A. ambigua</i>	24
Figura 19 a. Producción de materia seca total anual (g/pl.) en plantas de <i>P. ligularis</i> y <i>A. ambigua</i>	25

Figura 19 b. Producción de materia seca total anual (g/pl.) para los distintos tratamientos.....	26
Figura 20. Producción de materia seca expresada por cm ² de área basal (g MS/cm ² de área basal) para los distintos tratamientos.....	26

1. INTRODUCCIÓN

Argentina es un país cuyas principales actividades económicas se basan en la producción de granos y carnes. En relación a este último punto, la alimentación del ganado para la producción de carne es proporcionada por la vegetación nativa de pastizales en su mayoría, áridos y semiáridos (Fernández y Busso, 1999). Estos pastizales están sujetos a múltiples influencias externas que determinan su composición actual y futura, composición que reflejará el valor forrajero del mismo. Por este motivo es de gran relevancia conocer tanto el valor forrajero de las plantas que componen el pastizal, como también los fenómenos bióticos (ej. pastoreo) y abióticos (ej. sequía, fuego, etc.) que pueden influir negativa o positivamente en su condición (Anderson, 1984).

El fuego es un factor que ha modificado los pastizales desde tiempos remotos, por ejemplo, impidiendo el avance de especies leñosas. Cuando el hombre intervino en este mecanismo, suprimiendo el fuego, no hizo otra cosa que permitir la arbustización del sistema conllevando además a un incremento en la acumulación de materia seca, que finalmente generó resultados mucho más severos (Vigilante y Bowman, 2004). Sin embargo, si el fuego es utilizado de manera adecuada, con el objetivo de eliminar el material vegetal seco remanente de baja calidad antes del pastoreo, se logra aprovechar los rebrotes tiernos y de mayor calidad. De esta manera, los resultados positivos (aumento de la disponibilidad y calidad forrajera) pueden extenderse en el largo plazo. Sin embargo, si la época de aplicación del fuego y el manejo posterior de la vegetación no son adecuados, no se llegarán a obtener resultados óptimos (Anderson, 1984).

El pastoreo modifica y modela no solo a las especies que son consumidas, sino también al resto de la comunidad vegetal, y en forma directa o indirecta al microclima y microambiente donde se desarrolla la vegetación (Dorrough *et al.*, 2007). El manejo del pastoreo teniendo en cuenta los estadios fenológicos de las especies, la productividad forrajera potencial de la comunidad vegetal y las particularidades y requerimientos de los animales, puede no solo mantener la

estabilidad del sistema, sino ser una fuerza que mejore el ecosistema (Adler y Lauenroth, 2001). Sin embargo, si la introducción de los animales a pastorear, no es controlada, se desencadenan una serie de procesos que pueden terminar con la total modificación del ambiente donde se desarrolla la comunidad vegetal (Alrababah *et al.*, 2007). Así, se producen cambios en la composición florística, densidad y cobertura total, que causan alteraciones en el microclima (Bisigato *et al.*, 2005). Estos cambios pueden producirse a corto y largo plazo (Anderson, 1983).

El pastoreo influye directamente en el estado hídrico de la planta y del conjunto vegetal, por ejemplo, afectando la manera en que la cubierta vegetal intercepta y redistribuye la precipitación. Además, altera la producción de broza y genera la compactación del suelo por pisoteo, modificando a su vez la infiltración y el escurrimiento. La evaporación y la evapotranspiración son dos procesos que disminuyen continuamente el agua disponible (Whitman, 1971). Además de la humedad ambiental, el pastoreo genera una competencia vegetal inter e intraespecífica, por la luz y la humedad edáfica, los cuales son factores de los que depende el crecimiento y la producción de las especies (Case y Crawley, 2000).

El pastoreo, cualquiera sea el sistema que se aplique, es ineludiblemente selectivo. Las especies más preferidas se utilizan con mayor intensidad, el tejido verde nuevo es preferido al material más viejo, con mayor contenido de fibras (Herbel, 1971). La selectividad es mayor cuando la carga animal es baja y el forraje abundante. Por otro lado, hay animales más selectivos que otros (ej. los ovinos son más selectivos que los bovinos). La intensidad y la época de pastoreo son factores que determinan la composición florística de un pastizal (Anderson, 1983).

Las micorrizas arbusculares (MA) son asociaciones simbióticas constituidas por el 95% de las plantas terrestres y los hongos micorrícicos del suelo. Los hongos micorrícicos arbusculares (HMA) obtienen fotosintatos de las plantas y a cambio mejoran la absorción de nutrientes por parte de la planta huésped y el rendimiento de ésta cuando es atacada por patógenos (Borowicz,

2001) o insectos herbívoros (Gange, 2007). Aunque a menudo la relación entre los HMA y las plantas se considera mutualista, puede generar costos. Del presupuesto total de carbono que posee la planta, se estima que entre un 4 y un 20% se asigna a los HMA (Smith *et al.*, 1999).

La relación que se da entre las plantas y los HMA puede generar resultados positivos, neutros o negativos para la planta. El beneficio de una planta en asociación con hongos simbiotes no sólo depende de la presencia de los HMA, sino también en la densidad de la colonización (Gange y Ayres, 1999). Si los HMA y la defoliación crean un ambiente de limitación de recursos para la planta, un incremento en la densidad de la colonización de HMA limitaría la capacidad de la planta para reducir el efecto negativo de la defoliación. Por el contrario, cada vez que los HMA proporcionan un excedente de recursos para la planta huésped, sería de esperar una relación positiva entre la densidad de la colonización de HMA y la tolerancia de la planta a la defoliación (Borowicz, 1997; Kula, Hartnett y Wilson, 2005; Bennett, Alers-García y Bever, 2006; Bennett y Bever, 2007).

En las interacciones micorrícicas arbusculares, las hifas de los HMA penetran las células corticales de las raíces de las plantas y forman estructuras características: arbusculas (estructuras que resultan de la ramificación de las hifas, cuya función es el intercambio metabólico entre la planta y el hongo), vesículas (estructuras globosas con función de almacenamiento de reservas para los hongos) y esporas (estructuras de resistencia) (Dickson *et al.*, 2007; Smith y Read, 2008). La proporción en que se encuentran estas estructuras fúngicas en las raíces de las plantas, es un indicador del grado de funcionamiento de dicha interacción (Smith y Read, 2008).

Los pastizales semiáridos del sudoeste bonaerense se caracterizan por presentar suelos arenosos erosionables con bajos niveles de nutrientes. Además, deben atravesar condiciones adversas como largos periodos de sequía e intensas temperaturas y evaporación. Bajo estas condiciones, las MA contribuyen a resistir estas condiciones adversas (Dodd, 2000). En este ambiente, las hifas de los HMA son fisiológicamente más efectivas para la

absorción de agua y nutrientes que las raíces mismas, esto hace que se incremente la tolerancia de las plantas a la sequía y mejore la captación de nutrientes relativamente inmóviles como el P (Abbott y Robson, 1982).

Poa ligularis y *Amelichloa ambigua* son especies de gramíneas perennes nativas C3, de ciclo otoño-invierno-primaveral, abundantes en los pastizales de la Provincia Fitogeográfica del Monte (Fernández y Busso, 1999). La dominancia de estas especies en el pastizal está condicionada, al menos en parte, por la historia de pastoreo y la frecuencia e intensidad de los fuegos (Distel y Boo, 1996). Es por esto, que el manejo de estos disturbios podría cambiar la actividad de los HMA, modificando su contribución en la regulación de la respuesta de las plantas al fuego o la defoliación (Eom *et al.*, 2001).

Muchas de las respuestas de la vegetación al fuego o la defoliación pueden ser determinadas indirectamente a través sus de efectos sobre las MA (Hartnett y Wilson, 2002). Las respuestas de las plantas al fuego pueden ser parcialmente conducidas por cambios en las comunidades de HMA causados por los efectos del fuego sobre el microambiente del suelo (Knapp *et al.*, 1998). Las MA pueden incrementar la tolerancia a la defoliación, mejorando el estado nutricional de la planta (Bennett y Bever, 2007). A su vez, estos disturbios (fuego y defoliación) interactúan con los HMA, alterando la estructura de sus comunidades en función de la intensidad, severidad y frecuencia de los mismos (Montaño *et al.*, 2007). Es por esto que el manejo de los disturbios mencionados, podría modificar la composición, abundancia y actividad de los HMA, alterando su contribución en la regulación de la respuesta de las plantas al fuego o la defoliación (Knapp, *et al.*, 1998). Se ha documentado que los HMA son cruciales para el crecimiento de las especies de etapas sucesionales tempranas, a través de la absorción extra de nutrientes esenciales (Bennett y Bever, 2007), ya que la simbiosis incrementaría la probabilidad de éxito en el establecimiento y la supervivencia de dichas especies (Klopatek *et al.*, 1994). Se ha demostrado que los HMA modifican la asignación de recursos de la planta a estructuras de almacenamiento (Bever, 1994; Charron *et al.*, 2001), por lo que es de esperarse que plantas asociadas a HMA posean una mayor tolerancia ante algún disturbio como son el fuego y la defoliación (Bennett y Bever, 2007).

Este estudio aportará al entendimiento de los efectos de la interacción de dos disturbios sobre el funcionamiento de la simbiosis HMA-planta. Modificaciones en dicha simbiosis derivadas del manejo del fuego y/o la defoliación, podrían traer consecuencias sobre la dinámica de las comunidades de plantas hospederas, afectando la productividad de los pastizales y consecuentemente la producción ganadera.

Los objetivos de la presente investigación fueron evaluar los efectos de la quema y/o defoliación, en especies de gramíneas perennes nativas de diferentes etapas serales y preferencia animal (*P. ligularis*= tardía, alta preferencia; *A. ambigua*= temprana, baja preferencia) sobre:

- 1) el porcentaje de colonización total y de estructuras (hifas, vesículas, arbusculas y esporas) de HMA a dos profundidades de suelo (0-5 y 5-10 cm) y,
- 2) la producción de materia seca, durante un ciclo de crecimiento.

2. MATERIALES Y METODOS

2.1. AREA DE ESTUDIO

El estudio se llevó a cabo durante el año 2017 en una clausura de 19 años al acceso de herbívoros domésticos en la Chacra Experimental Patagones, ubicada en el Sudoeste de la Provincia de Buenos Aires ($40^{\circ} 39' 49,7''$ S, $62^{\circ} 53' 6,4''$ O; 40 msnm), dentro de la Provincia Fitogeográfica del Monte (Cabrera, 1976).



Figura 1. Ubicación geográfica del área de estudio: Chacra Experimental Patagones, perteneciente al Ministerio de Agroindustria de la provincia de Buenos Aires.

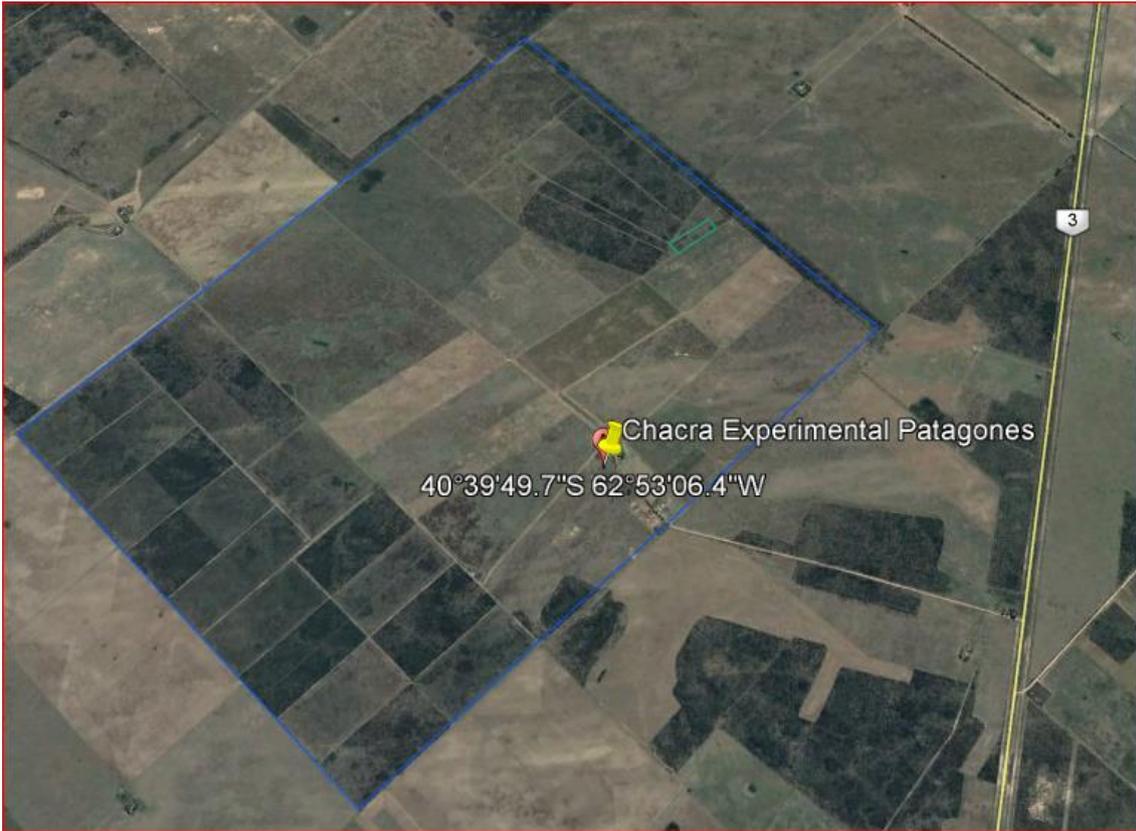


Figura 2. a) Imagen satelital de la Chacra Experimental Patagones (1210 ha) destacando la zona donde se realizó la clausura (3ha). **b)** Imagen satelital de la zona de clausura.

2.1.1. CLIMA

El clima es templado semiárido, con precipitaciones concentradas a fines del verano-comienzos del otoño y en primavera (Fig. 3) (Ithurrart *et al.*, 2011). El régimen hídrico de la región se caracteriza por la irregularidad tanto espacial como temporal de las lluvias. La precipitación promedio anual, para el periodo 1981-2017 fue de 430,3 mm, con valores máximos y mínimos de 877 mm (1984) y 196 mm (2009), respectivamente. Las precipitaciones (Fig. 4 y 5), fueron provistas por una estación meteorológica automática ubicada a 1 km de la clausura.

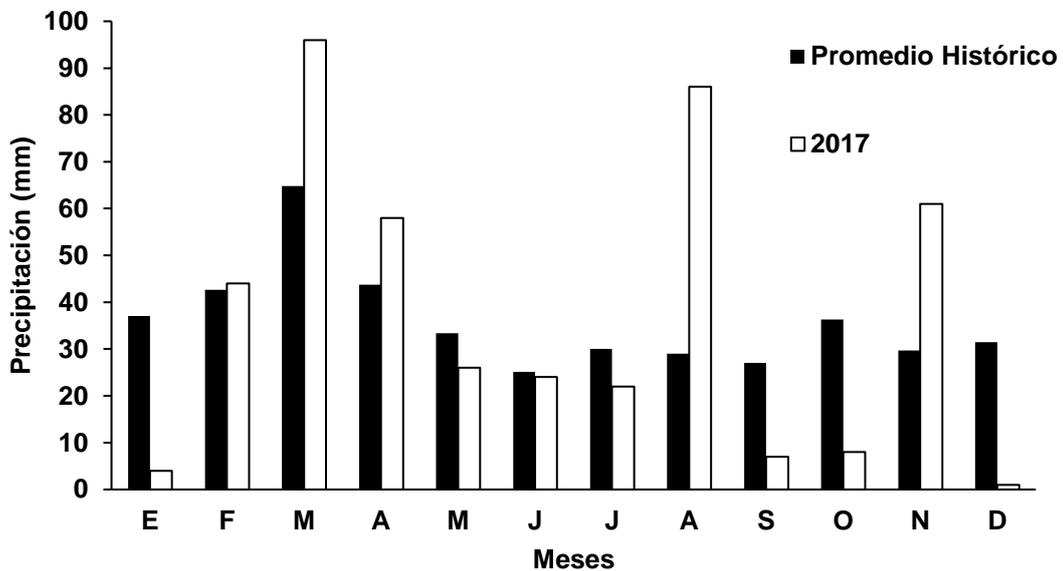


Figura 3. Variación intermensual de las precipitaciones (mm). Las barras color negro representan el promedio histórico (1981-2017) y las barras de color blanco, las precipitaciones mensuales para el año 2017.

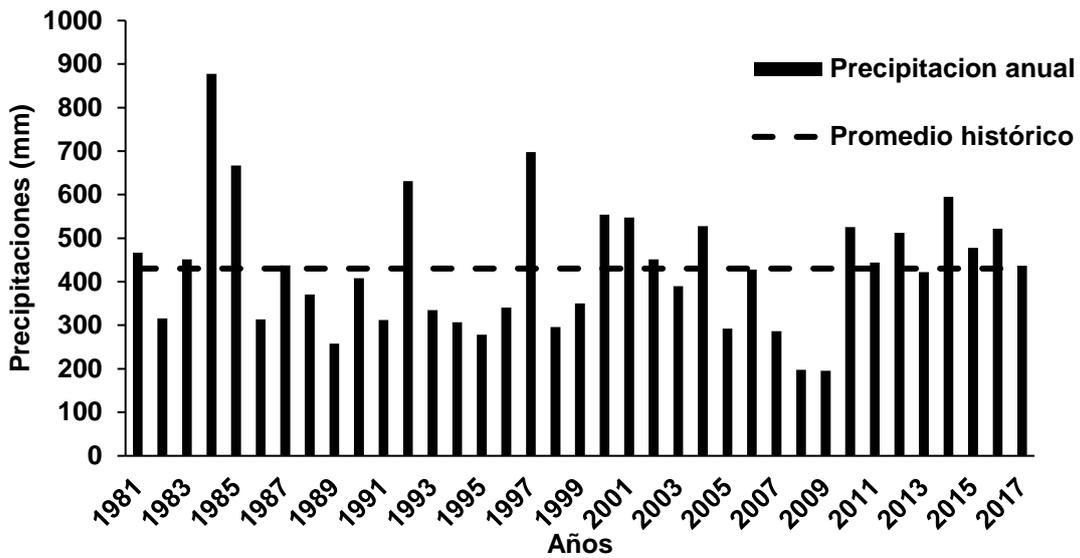


Figura 4. Variación interanual de las precipitaciones (mm). Las barras color negro representan las precipitaciones anuales desde el año 1981 al 2017 y la línea discontinua indica el promedio histórico.

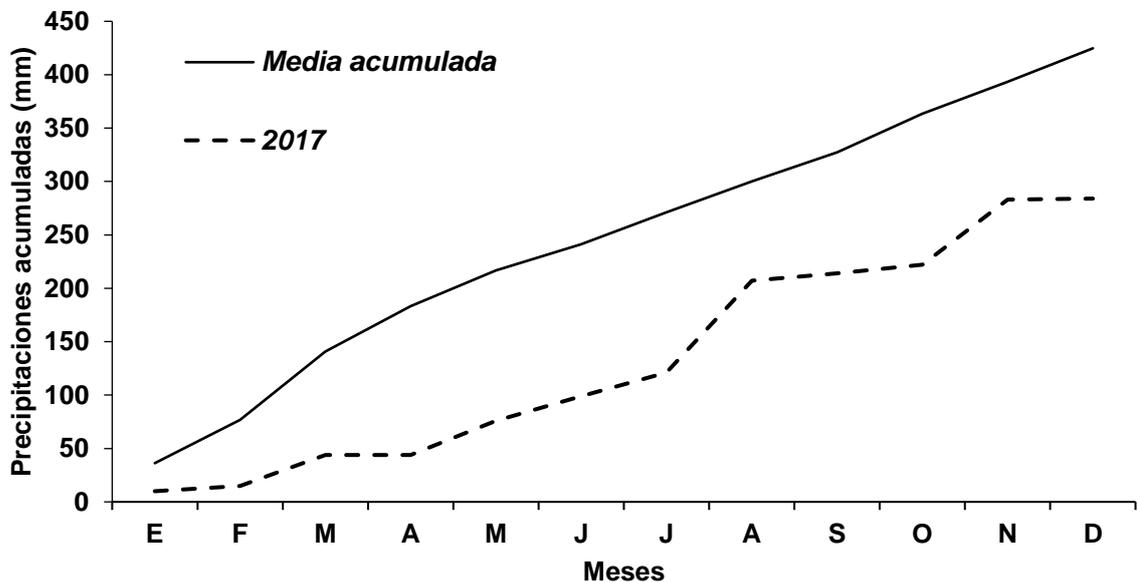


Figura 5. Precipitaciones acumuladas (mm) en el tiempo (meses). La línea continua representa el promedio acumulado mensual desde 1981-2017 y la línea discontinua indica la precipitación acumulada mensual para el año 2017.

2.1.2. SUELO

En general, los paisajes de la región comprenden vastas llanuras con ondulaciones bien marcadas y microdepresiones aisladas. Los suelos son profundos, con un pH de 7 a 8, de textura arenosa y areno limosa, con un bajo contenido de materia orgánica, lo que lo hace susceptible a la erosión, principalmente eólica. Los materiales originarios son arenas y limos, transportados y depositados por acción eólica, que contienen abundante carbonato de calcio pulverulento. Estos sedimentos cubren antiguas superficies tapizadas por rodados líticos, que muchas veces se entremezclan con el material eólico y aparecen en capas a distintas profundidades del perfil del suelo. En algunos perfiles se hallan rodados sueltos y en otros forman conglomerados cementados por carbonato de calcio que limitan la profundidad del perfil edáfico. En la Chacra Experimental Patagones el suelo fue clasificado como Haplocalcid típico, sin limitantes de profundidad (Ithurrart, 2015).

2.1.3. VEGETACIÓN

La comunidad vegetal se caracteriza por presentar un estrato arbustivo abierto que incluye especies herbáceas de diferente calidad para la producción de ganado (Giorgetti *et al.*, 1997). *Nassella longiglumis* y *Poa ligularis* son gramíneas perennes C₃ deseables y dominantes en la comunidad en áreas clausuradas al pastoreo por varios años. Bajo pastoreo moderado, estas especies son reemplazadas por otras gramíneas C₃ deseables, como por ejemplo *Nassella tenuis* y *Piptochaetium napostaense*. Es común encontrar otras gramíneas perennes deseables como *Bromus catharticus*, *Jarava plumosa*, *Pappophorum vaginatum*, y *Sporobolus cryptandrus*. También se encuentran especies de palatabilidad intermedia como *Pappostipa speciosa*, *Melica bonariensis*, *Aristida pallens*, *A. spegazzinii* y *A. trachyantha*. Bajo pastoreo continuo y alta carga animal, las especies deseables son reemplazadas por especies no preferidas (indeseables) por el ganado vacuno, como por ejemplo

Amelichloa ambigua, *N. trichotoma* y *A. brachychaeta* (Cano, 1988; Giorgetti *et al.*, 1997). Asimismo, la baja frecuencia o falta de fuegos, conjuntamente con el pastoreo continuo y severo, la disponibilidad de propágulos de especies arbustivas y condiciones que favorecen el establecimiento de plántulas de especies arbustivas, contribuyen al reemplazo de las especies deseables por especies anuales como *Bromus mollis*, *Medicago minima* y *Erodium cicutarium*, y especies arbustivas tales como *Geoffroea decorticans*, *Brachyclados lycioides*, *Condalia microphylla*, *Chuquiraga erinacea*, *Larrea divaricata*, *Schinus fasciculatus*, *Lycium chilense*, *Prosopidastrum angusticarpus* y *Prosopis alpataco*. En la zona excluida al pastoreo en la cual se realizó este estudio predominan las especies herbáceas, encontrándose plantas leñosas aisladas (Fig. 6) (Ithurrart, 2015).



Figura 6. Fotografía mostrando la vegetación de la clausura donde se realizó el muestreo.

2.1.4. DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES ESTUDIADAS

Poa ligularis y *Amelichloa ambigua* son dos especies de gramíneas perennes nativas C₃, de ciclo otoño-inverno-primaveral, abundantes en los pastizales del sitio de estudio.

***Poa ligularis* Nees ex Steudel (coirón poa).**

Es una especie dioica, cespitosa, con tallos finos de 30 a 70 cm de altura y hojas en su mayoría basales. Posee vainas blanquecinas en su parte inferior, lígula membranosa de 5 a 10 mm y láminas filiformes, de 10 a 20 cm de largo. De ciclo otoño-inverno-primaveral: rebrota en marzo-abril, vegeta en invierno, florece a mediados de octubre, y fructifica y disemina a fines de primavera y principio de verano. Presenta panojas densas, siendo las femeninas más abultadas que las masculinas (Fig. 7). Es una especie de alto valor forrajero, dominante en áreas excluidas al pastoreo y codominante en pastizales bien manejados. Crece en suelos franco-arenosos. Su distribución es muy amplia. En Argentina se encuentra desde Santa Fe hasta el sur de la Patagonia y desde los Andes hasta el Atlántico (Cano, 1988; Giorgetti *et al.*, 1997).



Figura 7. Fotografía de una planta de *Poa ligularis* ubicada en el sitio de estudio.

***Amelichloa ambigua* (Speg.) Arriaga y Barkworth (paja vizcachera).**

Es una especie cespitosa, erecta, que forma matas grandes. Cañas glabras, finas, erectas, de 50 a 100 cm de altura. Posee vainas pajizas, glabras, lígula membrano-ciliada y láminas plegadas muy punzantes De ciclo otoño

inverno-primaveral: rebrota en otoño, vegeta en invierno, florece y fructifica a principios de verano. Presenta panojas angostas, de 15 a 25 cm de largo, con antecios densamente pilosos, y frutos cleistógamos en las bases de las cañas (Fig. 8). Posee bajo a nulo valor forrajero, comportándose como dominante en áreas sobrepastoreadas. La contribución de esta especie a la producción del estrato herbáceo se incrementa en potreros mal manejados, ya que es despuntada por el ganado doméstico solamente cuando no hay un forraje mejor (Giorgetti *et al.*, 1997). Crece en suelos arenoso-francos y franco-arenosos. Se distribuye en el centro y sur de Argentina (Cano, 1988).



Figura 8. Fotografía de **(a)** una planta de *Amelichloa ambigua* ubicada en el sitio de estudio y **(b y c)** los frutos cleistógamos ubicados en las bases de las cañas.

2.2. DISEÑO EXPERIMENTAL y TRATAMIENTOS

2.2.1. Diseño experimental

Se siguió un diseño completamente aleatorizado con réplicas balanceadas (n=4), en un arreglo de parcelas divididas en el tiempo, donde los factores principales son las especies y los tratamientos; y las sub-parcelas, las profundidades y las fechas de muestreo. Dentro del sitio de estudio, se seleccionaron al azar 16 plantas de tamaño similar de cada una de las especies

estudiadas (*Poa ligularis* y *Amelichloa ambigua*), que fueron expuestas a 4 tratamientos. El tratamiento 1 (T1) consistió en solo quema, el tratamiento 2 (T2) en solo defoliación, el tratamiento 3 (T3) quema + defoliación y el tratamiento 4 (T4) sin quema ni defoliación (control).

2.2.2. Tratamientos

2.2.2.1. Quema de plantas individuales

El día 15/03/2017 se realizaron las quemas individuales de las plantas correspondientes a los tratamientos T1 y T3, utilizando para ello un quemador portátil de propano (Fig. 9), con el objetivo que las temperaturas máximas se mantuvieran dentro del rango de 300 a 500°C. Las temperaturas de quema se midieron con termocuplas K (chromel-alumel) colocadas en la base de cada planta, a 2 cm y a 5 cm de profundidad del suelo, unidas a un datalogger Campbell 21 XL. Los registros se realizaron a intervalos de 1 segundo, desde el inicio de la quema hasta que la temperatura descendió por debajo de los 60 °C.

Previo a la quema, se midieron la humedad y cantidad de combustible fino/planta (material vegetal sobre la superficie del suelo, incluyendo broza, de diámetro menor o igual a 3 mm) para cada especie (n=6), cortando la biomasa aérea de cada planta y llevándola a estufa (70 °C, 72 h); y la humedad del suelo debajo de cada especie (n=3) a 5 y 10 cm de profundidad, por gravimetría.

2.2.2.2. Defoliaciones

Las defoliaciones se realizaron en las plantas correspondientes a T2 y T3 los días 09/06/2017 y 19/09/2017; y en la totalidad de los tratamientos al final del ciclo de crecimiento (28/12/2017). Éstas fueron efectuadas a 5 cm del nivel del suelo, utilizando para esta tarea tijeras de tusar (Fig. 10). El material recolectado luego de cada defoliación fue secado a estufa (70 °C, 72 h) y pesado, a fin de

obtener la producción de biomasa aérea anual acumulada para cada especie y tratamiento.

2.3. MEDICIONES

Inmediatamente luego de la quema (15/03/17) y luego de las dos defoliaciones (09/06/17 y 19/09/17), se tomaron muestras de suelo + raíces (n=4) a 0-5 y 5-10 cm de profundidad, debajo de cada planta. Las muestras fueron recolectadas en las fechas 15/03/19 y 29/11/17 respectivamente. Las muestras se tamizaron empleando una malla de 0,85 mm de apertura, a fin de separar las raíces más finas y activas de la muestra que fueron colocadas en frascos cerrados con una solución de Formaldehído-57%-, Ácido Acético glacial y Etanol-50%- (FAA) con el objetivo de preservarlas hasta el momento de su procesamiento.

El porcentaje de colonización por micorrizas arbusculares se determinó por el método de Giovannetti y Mosse (1980).

Las raíces conservadas en FAA se colaron y se lavaron con agua corriente a fin de quitar las partículas de suelo adheridas. Se tomaron una parte de esas raíces, se cortaron en segmentos de 1,5 cm de longitud y se colocaron en frascos color caramelo, con una solución de hidróxido de potasio (KOH) al 10% p/v, que fue calentada a baño maría a 90°C durante 15 minutos, a fin de clarear el citoplasma de las raíces. Una vez transcurrido el tiempo, se lavaron las raíces con agua corriente y se colocaron nuevamente en el frasco con una solución colorante (Azul de Tripano-0.05%-) durante 10 minutos a 90°C, con el objetivo de teñir las estructuras de los hongos micorrícicos arbusculares (hifas, vesículas, arbusculas y esporas). Pasado este tiempo, se retiró el exceso de colorante de las raíces con lactoglicerol y se colocaron a las raíces en un frasco con una cantidad de lactoglicerol suficiente como para cubrirlas y de este modo, poder conservarlas en la heladera.

Ya teñidas las raíces, se procedió a montar en 3 portaobjetos por muestra, no menos de 10 segmentos radicales por portaobjeto en forma paralela, con los extremos alineados para poder realizar tres barridas de visualización en el

microscopio (Leica ICC50 40-400X), de cada uno de ellos. En cada intersección de la barrida de visualización con un segmento de raíz, se registró la presencia de las estructuras de las micorrizas ya mencionadas, que fueron anotadas en una planilla (Fig. 11).

Finalmente, el porcentaje de colonización por micorrizas arbusculares, se obtuvo a partir de la relación entre el número de intersecciones colonizadas (IC) con respecto al número total de intersecciones observadas (IO) de la siguiente manera:

$$\text{Porcentaje de colonización} = (IC / IO) \times 100$$



Figura 9. Fotografía mostrando el quemador portátil usado para las quemas individuales y a una planta de *P.ligularis* antes, durante y luego del proceso de quema.



Figura 10. Fotografía mostrando una tijera de tuzar similar a la usada para los tratamientos de defoliación.

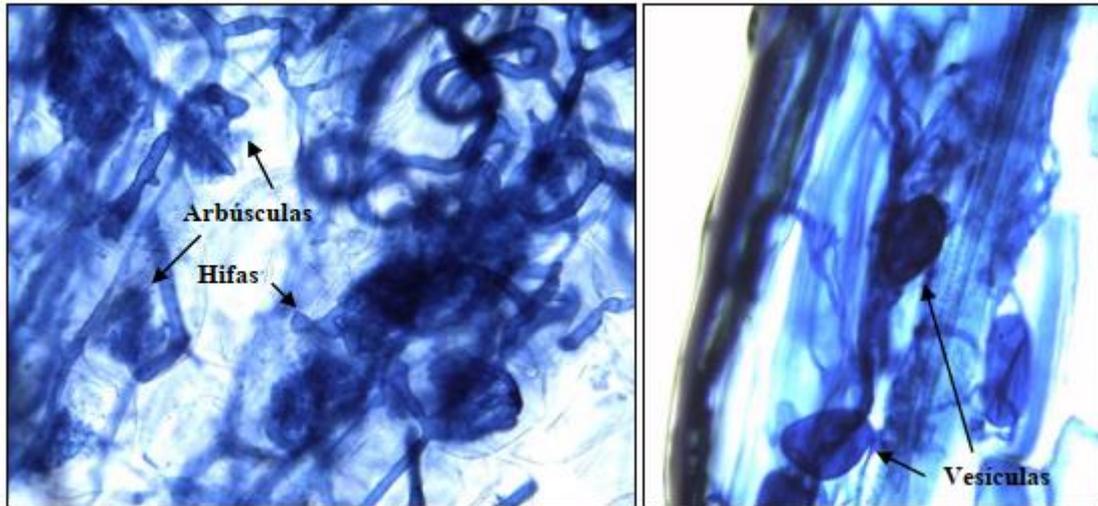


Figura 11. Fotografía mostrando una imagen del microscopio (400x) donde se pueden apreciar las estructuras de los hongos micorrícicos arbusculares (hifas, vesículas y arbúsculas).

2.4 ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Los datos obtenidos fueron analizados con el software estadístico INFOSTAT (Di Rienzo *et al.*, 2018). Antes de su análisis, los mismos fueron transformados a fin de cumplir con los supuestos de Normalidad y Homocedasticidad. El porcentaje de colonización total y por estructuras de Micorrizas Arbusculares se analizó empleando ANOVA en un diseño de parcelas divididas en el tiempo y la biomasa aérea se analizó con ANOVA bifactorial (tratamientos, especies) y test de Tukey con un nivel de significación del 5%.

3. RESULTADOS

3.1. Mediciones previas a la quema

3.1.1. Área Basal

Se detectaron diferencias significativas entre las especies en relación a su área basal. La figura 12 muestra que *P. ligularis* presentó una mayor área basal que *A. ambigua*.

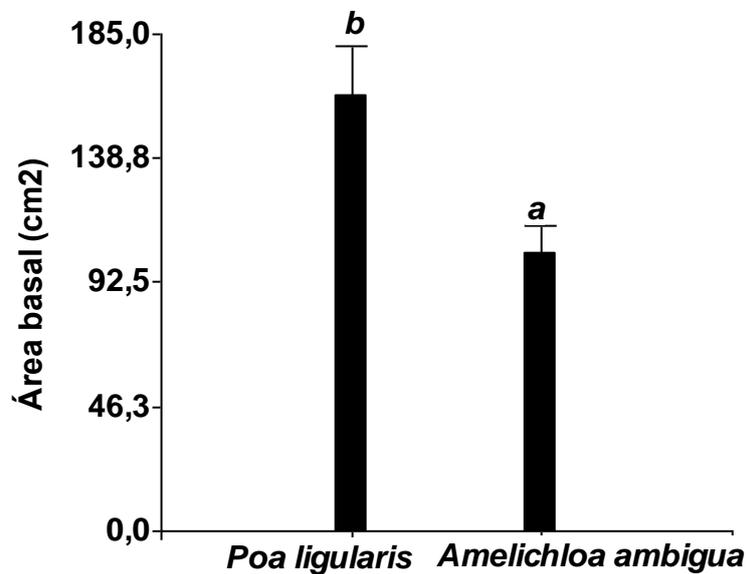


Figura 12. Área basal (cm²) de plantas de *P. ligularis* y *A. ambigua*. Cada barra representa el valor promedio \pm 1 error estándar de n= 20. Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre especies.

3.1.2. Humedad y cantidad de combustible fino

Ambas especies presentaron similar cantidad y humedad del combustible fino por planta. En la figura 13 se muestran estos resultados.

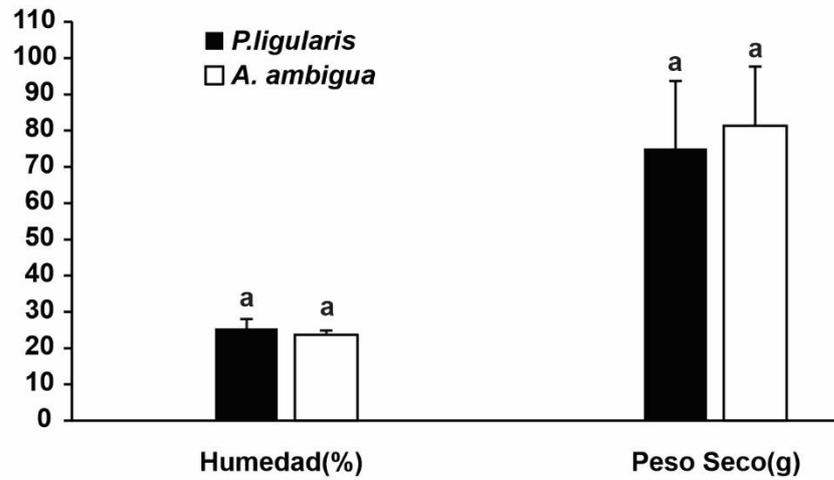


Figura 13. Humedad (%) y Peso Seco (g) del combustible fino en plantas de *P. ligularis* Y *A. ambigua*. Cada barra representa un valor promedio \pm 1 error estándar de n=12. Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre especies.

3.1.3. Humedad del suelo

Las mediciones realizadas el 15/03/17 arrojaron como resultado que la humedad del suelo para ambas especies y profundidades fue homogénea. La figura 14 muestra los valores de humedad promedio para cada especie y profundidad.

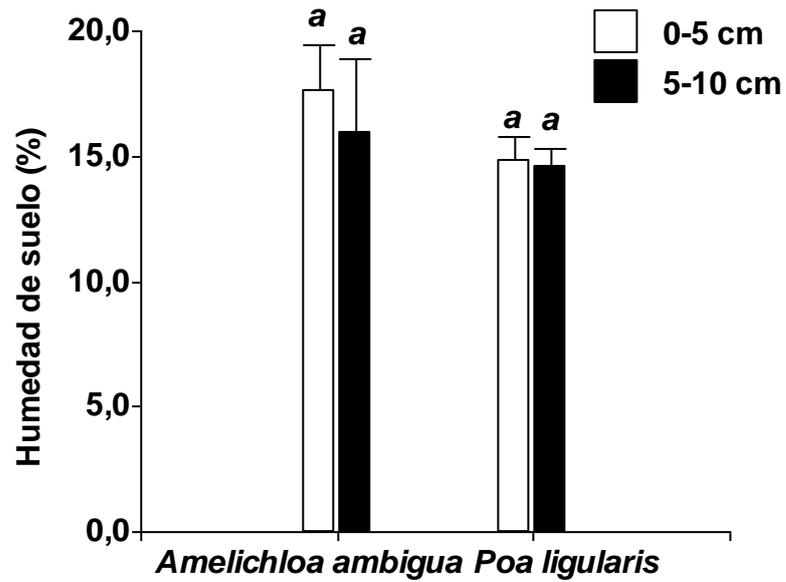


Figura 14. Humedad del suelo (%) a los 5 y 10 cm en plantas de *P. ligularis* y *A. ambigua*. Cada barra representa un valor promedio \pm 1 error estándar de $n=12$. Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre factores.

3.2. Temperaturas de quema

En la figura 15 se visualiza que las temperaturas promedio de las quemas de plantas individuales alcanzaron valores máximos en la base de las mismas y a los 2 y 5 cm de profundidad del suelo de 506, 22 y 21°C, respectivamente para *A. ambigua* y de 354, 35 y 29°C para *P. ligularis*.

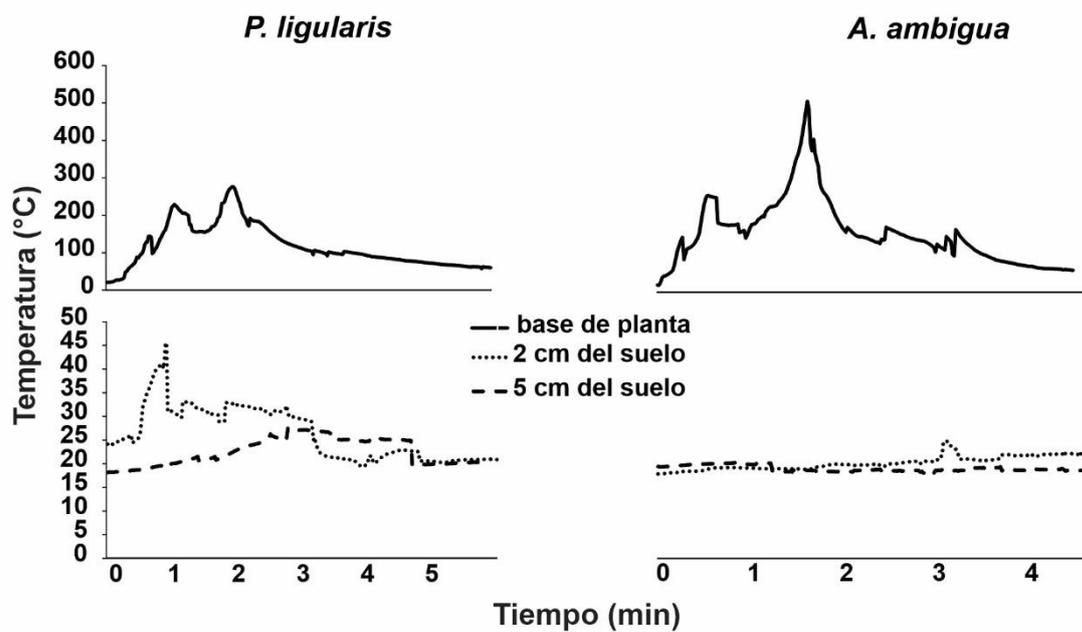


Figura 15. Curvas de temperatura promedio de quema en el tiempo (min) medidos en la base de las plantas, y a 2 y 5 cm de profundidad para ambas especies (*P. ligularis* y *A. ambigua*).

3.3. Mediciones posteriores a la quema

3.3.1. Colonización por micorrizas arbusculares

3.3.1.1. Colonización total

El porcentaje de colonización total por micorrizas arbusculares alcanzó un valor promedio ± 1 EE de $69,41 \pm 1,32$ %, sin diferir entre fechas de muestreo, especies, tratamientos o profundidades.

3.3.1.2. Presencia de Hifas

Se encontró interacción significativa entre especies y fechas de muestreo (Fig. 16). Inmediatamente luego de la quema no se detectaron diferencias entre

especies; sin embargo, en primavera, las raíces de las plantas de *A. ambigua* presentaron un 20,63% más de hifas que las de *P. ligularis*.

Por otra parte, la proporción de hifas fue un 17,24% mayor en la primera que en la segunda fecha de muestreo en las raíces de las plantas de la especie deseable; mientras que, en la especie indeseable, no hubo diferencias entre ambas fechas de muestreo, promediando un valor de $69,87 \pm 1,7\%$.

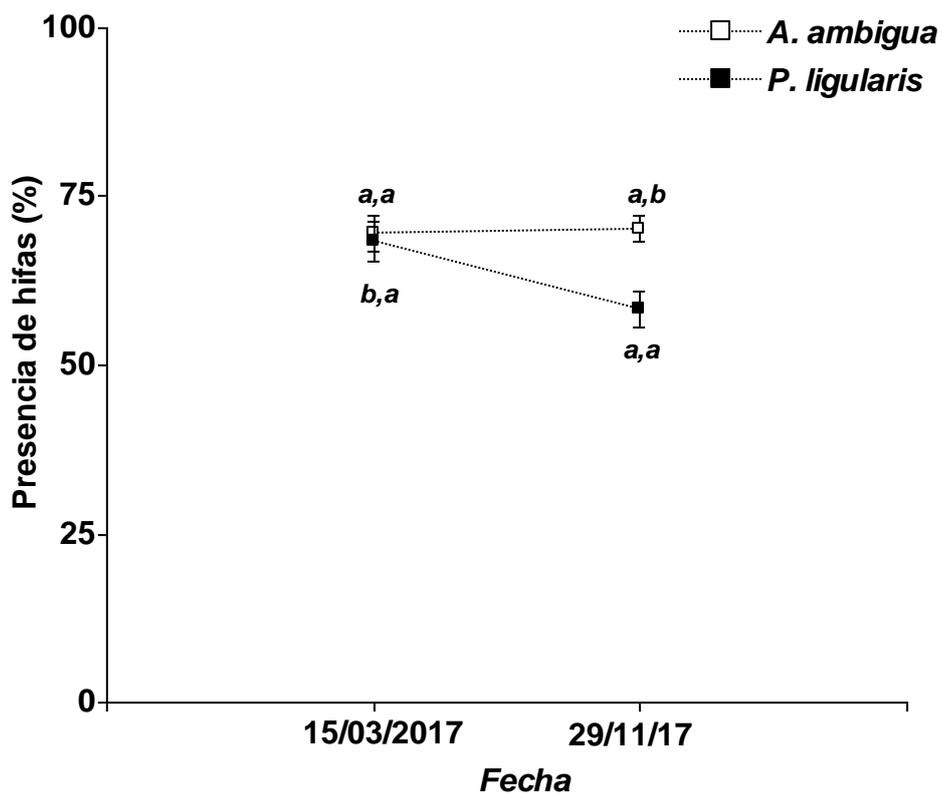


Figura 16. Presencia de hifas (%) en las dos fechas de muestreo en plantas de *P.ligularis* y *A.ambigua*. Letras distintas antes y después de la coma indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre fechas de muestreo y especies respectivamente.

3.3.1.3. Presencia de Vesículas

En ambas fechas de muestreo, las dos especies presentaron porcentajes similares de vesículas, independientemente de los tratamientos y las

profundidades estudiadas, promediando un valor de $36,29 \pm 1,30$ % de presencia.

3.3.1.4. Presencia de Arbúsculas

Inmediatamente luego de la quema, no se encontraron estructuras de intercambio entre el hongo y la planta. Sin embargo, en primavera, independientemente de los tratamientos y profundidades estudiadas, las plantas de *A. ambigua* duplicaron el porcentaje de arbúsculas presentes en *P. ligularis*, alcanzando un valor promedio ± 1 EE de $12,47 \pm 1,93$ % (Fig. 17).

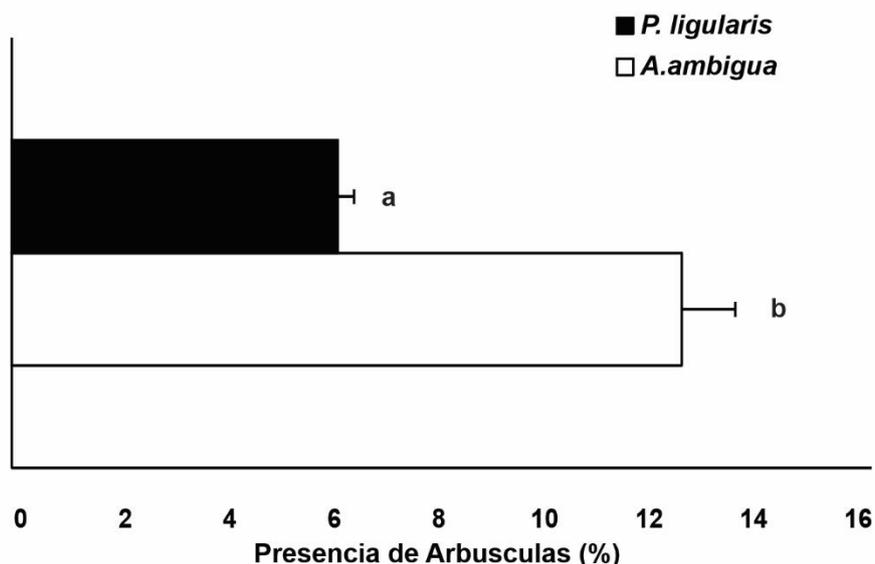


Figura 17. Presencia de arbúsculas (%) en plantas de *P. ligularis* y *A. ambigua*. Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre especies.

3.3.1.5. Presencia de Esporas

El análisis estadístico detectó interacción significativa entre especies y profundidades. No se encontraron diferencias entre las fechas de muestreo ni los tratamientos. La proporción de esporas encontrada en las raíces de *A. ambigua* a 5 cm de profundidad fue el doble que aquella registrada a 10 cm, siendo los valores de 6,1 y 2,8 %, respectivamente. Sin embargo, en las raíces

de *P. ligularis* no se hallaron diferencias entre las profundidades estudiadas (3,1 y 3,7% a 5 y 10 cm, respectivamente).

Por otra parte, a 5 cm de profundidad, las plantas de *A. ambigua* presentaron un mayor porcentaje de esporas que las de *P. ligularis*, mientras que, a 10 cm, no se encontraron diferencias entre especies (Fig. 18).

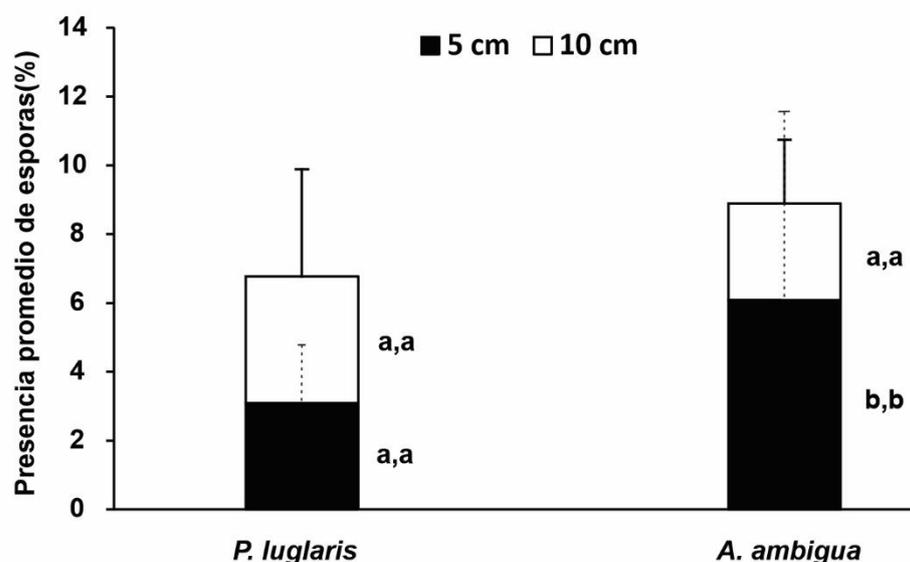


Figura 18. Presencia de esporas (%) a los 5 y 10 cm en plantas de *P. ligularis* y *A. ambigua*. Letras distintas antes y después de la coma indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre profundidades y especies respectivamente.

3.4. Producción de Materia Seca

La producción de materia seca total anual por planta presentó diferencias significativas entre especies y entre tratamientos. En la figura 19 a se aprecia que las plantas de *P. ligularis* produjeron aproximadamente un 50% más de materia seca que *A. ambigua*. Por otra parte, el tratamiento de Defoliación y el Control se diferenciaron del tratamiento de Quema y Quema + Defoliación (Fig. 19 b).

La producción de materia seca expresada por cm² de área basal exhibió diferencias entre tratamientos. Las plantas control produjeron mayor cantidad de biomasa aérea que las defoliadas; mientras que, aquellas que incluyeron los tratamientos de quema (T1 y T3) presentaron los valores más bajos, sin presentar diferencias significativas entre ellos (Fig. 20).

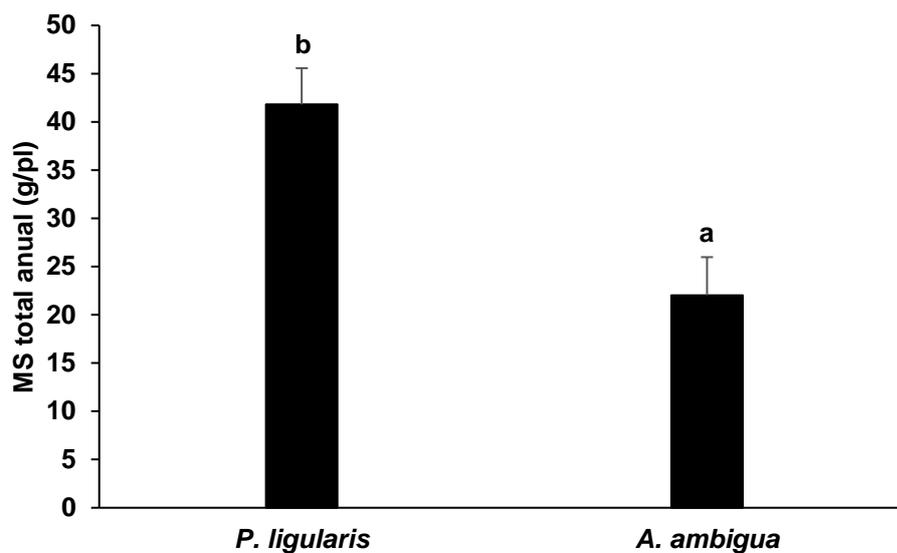


Figura 19 a. Producción de materia seca total anual (g/pl.) en plantas de *P. ligularis* y *A. ambigua*. Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre especies.

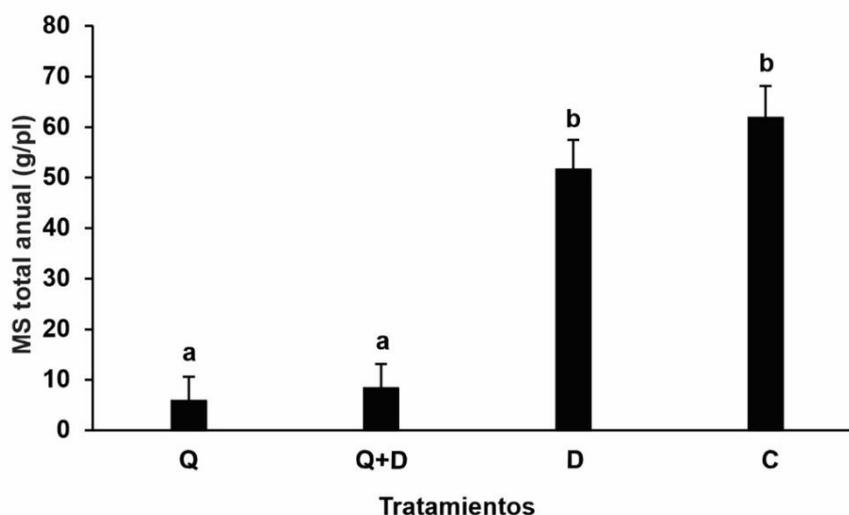


Figura 19 b. Producción de materia seca total anual (g/pl.) para los distintos tratamientos (Q= Quema; Q+D= Quema + Defoliación; D= Defoliación; C= Control). Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre tratamientos.

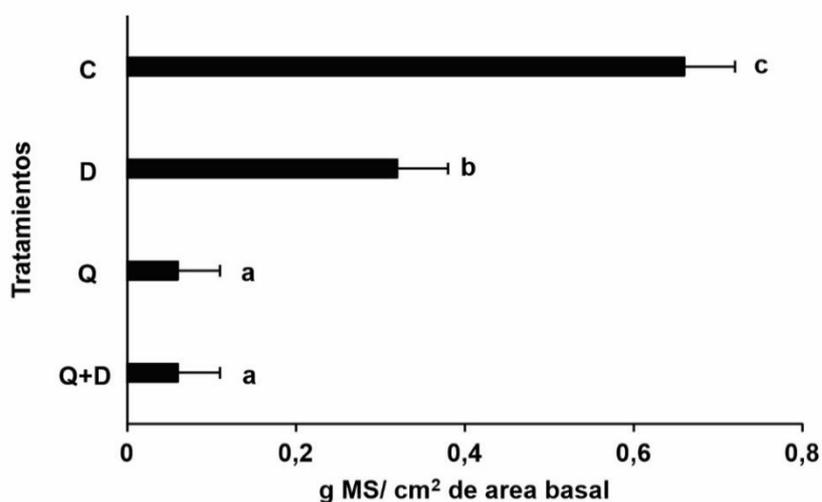


Figura 20. Producción de materia seca expresada por cm² de área basal (g MS/cm² de área basal) para los distintos tratamientos (Q= Quema; Q+D= Quema + Defoliación; D= Defoliación; C= Control). Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre tratamientos

4. DISCUSIÓN

Las sequías y los disturbios controlables por el hombre, como el fuego y el pastoreo, son eventos que afectan a los pastizales semiáridos del centro de Argentina y producen cambios en la distribución, crecimiento y supervivencia de la vegetación nativa (Anderson, 1983; 1984). Las condiciones climáticas del presente estudio, en especial las precipitaciones, se mantuvieron dentro de los parámetros normales para el sitio de estudio, al igual que la humedad del suelo debajo de cada especie, lo que indicaría que el estudio se inició bajo condiciones homogéneas.

Las plantas de *P. ligularis* presentaron mayor área basal que las de *A. ambigua*. Resultados similares fueron hallados por Ithurrart (2015), quien mencionó que las plantas de *P. ligularis* generan un mayor número de macollas totales que *A. ambigua*, lo que explicaría la mayor área basal presentada por la primera especie. Pese a esto, en este trabajo no se encontraron diferencias en la cantidad ni en la humedad de combustible fino entre ambas especies.

Allsopp y Stock (1994) informaron que la eliminación del material fotosintético y las temperaturas logradas durante una quema pueden ser factores que afecten a las comunidades de hongos micorrícicos arbusculares, debido a la muerte de propágulos y a la reducción en la asignación de carbono hacia las raíces y hongos micorrícicos. Sin embargo, al analizarse la colonización total por MA, no se encontraron diferencias significativas entre fechas de muestreo, tratamientos, profundidades ni especies. Esto podría deberse a que no se registraron en el suelo temperaturas superiores a los 50°C en ninguna de las

profundidades estudiadas, lo que es de importancia ya que esta es la temperatura crítica por sobre la cual se esperaría un efecto directo del fuego sobre la colonización micorrícica. Las bajas temperaturas subterráneas encontradas podrían atribuirse a la baja conductividad térmica del suelo y a la combustión rápida de los pastizales dominados por gramíneas perennes (Bellgard *et al.*, 1994; Aguilar Fernández *et al.*, 2009).

Por otra parte, en un análisis realizado por Barto y Rillig (2010) sobre 99 experimentos y 33 publicaciones, se informó que la herbivoría sólo redujo la colonización en un 4% de los casos en gramíneas perennes. Además, se verificó que la interacción entre las plantas y los hongos micorrícicos arbusculares, puede variar entre mutualista y parasítica de acuerdo a la relación costo – beneficio para el hongo y para la planta (Klironomos, 2003; Pezzani *et al.*, 2006). Bajo condiciones intensas de pastoreo, puede generarse competencia entre el rebrote y los hongos micorrícicos arbusculares, debido a la limitada disponibilidad de carbono (Parodi y Pezzani, 2011). Sin embargo, en el presente estudio, al no registrarse una disminución en el porcentaje de colonización total, se podría sugerir que el carbono, no habría sido limitante para abastecer al rebrote y a los hongos. Este resultado podría estar asociado a que las plantas fueron defoliadas de manera moderada. A su vez, Walling y Zabinski (2006) y Parodi y Pezzani (2011), informaron que las micorrizas pueden incrementar la tolerancia de las plantas a la defoliación, debido a que les proveen nutrientes que contribuyen a superar los efectos de la remoción del tejido aéreo.

Al analizar las estructuras de los hongos micorrícicos arbusculares se encontró que *A. ambigua* tuvo mayor presencia de hifas y de arbusculas en la

segunda fecha de muestreo (29/11/17) y mayor presencia de esporas a los 5 cm, respecto de *P. ligularis*. Esto podría explicarse a través de las características propias de cada especie. Algunos estudios (Koide y Kabir, 2000; Brundrett, 2002) demostraron que aquellas especies de plantas que poseen raíces más largas y con más ramificaciones son menos dependientes de la asociación con hongos micorrícicos arbusculares. Ithurrart *et al.* (2018) detectaron una mayor densidad de longitud de raíces en *P. ligularis* que en *A. ambigua*, por lo que resulta razonable que la especie deseable presente un menor porcentaje de las estructuras mencionadas. Por otra parte, Corkidi y Rincón (1997) mencionaron que los hongos micorrícicos arbusculares son cruciales para el crecimiento de especies consideradas como tempranas (ej. *A. ambigua*; Saint Pierre *et al.*, 2004) en la sucesión vegetal. La asociación entre la planta pionera y el hongo micorrícico arbuscular es posible que incremente la probabilidad de que las plantas se establezcan y sobrevivan con éxito (Carmona Escalante *et al.*, 2013). Asimismo, existe una relación positiva entre el índice de colonización y el diámetro de las raíces (Reinhardt y Miller, 1990; Koltai y Kapulnik, 2010). *A. ambigua* es una especie de etapas serales tempranas (Saint Pierre *et al.*, 2004) y que posee un mayor diámetro radical que *P. ligularis* (Ithurrart *et al.*, 2018), esto también explica en parte que se haya encontrado mayor presencia de estructuras en *A. ambigua*.

En el presente estudio pudimos observar una mayor presencia de estructuras de hongos micorrícicos arbusculares en la segunda fecha de muestreo (29/11/2017). Estos resultados coinciden con lo sugerido por Bellgard *et al.* (1994), quienes indicaron que el patrón de infectividad por micorrizas

arbusculares está relacionado con las temperaturas estacionales a lo largo del año. De esta manera, altos niveles de infectividad estarían asociados con la primavera y el verano debido a que esas dos estaciones se caracterizan por presentar altas temperaturas diurnas. Heinemeyer *et al.* (2003) también detectaron una mayor colonización en primavera, observándose un incremento del 12% al 25% en seis semanas. Estos autores atribuyeron ese incremento a la existencia de una mayor proporción de raíces jóvenes en la primavera, y raíces viejas o senescentes más tarde. Bentivenga y Hetrick (1991) sugirieron que la dependencia de las micorrizas se incrementa con la temperatura que favorece el crecimiento del huésped.

Al analizar la producción de materia seca por planta, se encontraron diferencias entre especies y entre los diferentes tratamientos. *P. ligularis* produjo aproximadamente un 50% más de biomasa aérea que *A. ambigua*, dato que podría estar relacionado con la mayor área basal de esta especie; ya que, cuando se eliminó el efecto del tamaño de la planta, calculando la producción de materia seca por cm² de área basal, estas diferencias desaparecieron.

En el caso de la producción de materia seca por área basal se encontró que a medida que aumentaron los niveles de disturbios, la producción de materia seca fue disminuyendo; siendo en el control donde mayor producción de materia seca se observó y en los tratamientos donde se realizaron quemas, los que menor producción de materia seca se obtuvieron. Estos resultados son coincidentes con los expuestos por Ehrenreich y Aikmann (1957), quienes indicaron que a medida que se incrementa el número y frecuencia de las defoliaciones, disminuye la producción de materia seca de las gramíneas

perennes. Los efectos perjudiciales del incremento en el número de las defoliaciones sobre la producción de biomasa aérea de la vegetación, probablemente se relacionen con la reducción en el área foliar (Ehrenreich y Aikmann, 1957). Esto origina una disminución en la intercepción de la luz por parte del tejido foliar remanente y el agotamiento de las reservas, con la subsiguiente disminución en la producción de carbohidratos (Ehrenreich, 1959; Harris, 1978; Cuesta Muñoz, 2005). Las reservas orgánicas son el mecanismo que les permite a las plantas forrajeras rebrotar, asegurar su persistencia y mantener su producción aérea y subterránea (Cuesta Muñoz, 2005). Las gramíneas almacenan sustancias de reservas (carbohidratos no estructurales) en las raíces, bases de tallos y coronas, que utilizan para reiniciar el crecimiento luego de una defoliación, principalmente si se ha removido toda la superficie fotosintéticamente activa (ej.: por pastoreo intensivo o fuego), o para superar condiciones de estrés climático (Richards y Caldwell, 1985). Por esta razón, las plantas deben ser defoliadas con una frecuencia e intensidad que no determinen un agotamiento de las reservas de carbohidratos no estructurales; ya que, si esto ocurre, las plantas morirán (Emmick y Fox, 1993; Briske y Richards, 1995). Ithurrart (2015) indicó que las plantas de *A. ambigua* presentaron valores de materia seca mucho más elevados en el control que cuando fue quemada en relación a *P. ligularis*. Esto demuestra que esta última tendría una mayor tolerancia ante una quema controlada, respecto de *A. ambigua*. Disminuciones entre el 15 y 30% en la producción de materia seca por efecto de quemas controladas, realizadas en distintas estaciones del año en pastizales de Texas, también fueron informadas por Trlica y Schuster (1969).

En el caso de la producción de biomasa aérea por planta, se observó la misma respuesta, con excepción que las plantas defoliadas lograron compensar los niveles de producción de biomasa de las plantas control. Esta diferencia en la respuesta registrada en la producción de biomasa expresada por planta en comparación a la misma expresada por cm^2 , se debería a que el rebrote no fue parejo en toda el área basal, siendo mayor en la periferia que en el centro de la planta. Esto estaría asociado a una menor intercepción lumínica en la base de las macollas ubicadas en el interior de la planta, disminuyendo la activación de yemas axilares que dan origen a nuevas macollas (Gastal y Lemaire, 2015). Cuando queda muy poca altura de biomasa remanente, ésta estará compuesta de una mayor proporción de hojas maduras y senescentes, con menor actividad fotosintética y la cantidad de yemas por unidad de superficie será menor y, en consecuencia, la velocidad de rebrote luego del pastoreo será mucho más lenta (Briske, 1991).

5. CONCLUSIÓN

En este estudio, las plantas quemadas no lograron alcanzar el nivel de producción de materia seca de aquellas que no fueron expuestas a distintos niveles de disturbio durante un ciclo de crecimiento luego de la quema. Sin embargo, la mayor producción de biomasa aérea encontrada en *P. ligularis* con un menor porcentaje de colonización radical respecto de la especie no palatable, en presencia o ausencia de los disturbios estudiados, indicarían una mayor capacidad competitiva de esta especie. Por otra parte, la especie no palatable demostró tener una mayor dependencia de los simbioses fúngicos para crecer y sobrevivir en estos ambientes semiáridos.

6. BIBLIOGRAFIA

- Abbott, L.K., Robson, A.D. (1982). El papel de los hongos micorrícicos arbusculares vesiculares en la agricultura y la selección de hongos para la inoculación. *Australian Journal of Agricultural Research*. 33 (2), 389-408.
- Aguilar Fernández, M., Jaramillo, V.J., Varela Fragoso, L., Gavito, M. E. (2009). Shortterm consequences of slash and burn practices on the arbuscular mycorrhizal fungi of a tropical dry forest. *Mycorrhiza*. 19:179–186.
- Adler, P.B., Raff, D.A., Lauenroth, W.K. (2001). The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia*. 128:465–479.
- Alrababah, M.A., Alhamad, M.A., Suwaileh, A., Al-Gharaibeh, M. (2007). Biodiversity of semi-arid Mediterranean grasslands: Impact of grazing and afforestation. *Applied Vegetation Science*, 10(2), 257-264.
- Allsopp, N., Stock, W.D. (1994). VA mycorrhizal infection in relation to edaphic characteristics and disturbance regime in three low land plant communities in the south-western Cape, South. *African Journal of Ecology* 82:271–279.
- Anderson, D.L. (1983). Compatibilidad entre pastoreo y mejoramiento de los pastizales naturales. *Producción animal*. 10, 3-22. www.produccionanimal.com.ar
- Anderson, D.L. (1984). El fuego como elemento de manejo del pastizal natural. EEA INTA San Luis, V. Mercedes. *Informativo Rural* 20, 3-4. www.produccionanimal.com.ar
- Barto, E.K., Rilling, M.C. (2010). Does herbivory really suppress mycorrhiza? A metaanalysis. *Journal of Ecology* 98, 745-753.
- Bellgard, S.E., Whelan, R.J., Muston, R.M. (1994). The impact of wildfire on vesiculararbuscular mycorrhizal fungi and their potential to influence the reestablishment of post-fire plant communities. *Mycorrhiza*. 4, 139-146.

- Bennett, A.E., Alers-Garcia, J., Bever, J.D. (2006). Three-way interactions among mutualistic mycorrhizal fungi, plants and plant enemies: hypotheses and synthesis. *The American Naturalist*. 167, 141–152.
- Bennett, A.E., Bever, J.D. (2007) Trade-offs between arbuscular mycorrhizal fungal competitive ability and host growth promotion in *Plantago lanceolata*. *Oecologia*. 160, 807–816
- Bentivenga, S.P., Hetrick, B.A.D. (1991). Relationship between mycorrhizal activity, burning, and plant productivity in tallgrass prairie. *Canadian Journal and Botany*. 69, 2597-2602.
- Bever, J. D. (1994). Feedback between plants and their soil communities in an old field community. *Ecology*. 75, 1965– 1977.
- Borowicz, V.A. (1997) A fungal root symbiont modifies plant resistance to an insect herbivore. *Oecologia*. 112, 534–542.
- Bisigato, A.J, Bertiller, M.B, Ares, J.O, Pazos, G.E (2005). Efecto del pastoreo sobre patrones de plantas en ecosistemas áridos del Monte Patagónico. *Ecografía*. 28 (5), 561-572.
- Borowicz, V.A. (2001). Do arbuscular mycorrhizal fungi alter plant-pathogen relations? *Ecology*. 82, 3057–3068.
- Briske, D. (1991). Developmental morphology and physiology of grasses. *Grazing Management: An ecological perspective*.
- Briske, D.D., Richards, J.H. (1995). Plant responses to defoliation: a physiological, morphological and demographic evaluation. *Wildland Plants: Physiological Ecology and Developmental Morphology*. 635-710.
- Brundrett, M.C. (2002). Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytologist*. 154, 275-304.
- Carmona Escalante, A., Guadarrama, P., Ramos Zapata, J., Castillo Argüero, S., Montaña, N.M. (2013). Arbuscular mycorrhizal fungi associated with coastal vegetation in Chuburna, Yucatán, Mexico. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*. 16, 431 – 443.
- Case, C.M, Crawley, M.J (2000). Efecto de la competencia interespecífica y la herbivoría en el reclutamiento de una planta exótica invasora: *Conyza sumatrensis*. *Invasiones biológicas*. 2(2), 103-110.

- Charron, G., Furlan, V., Bernier-Cardou, M., Doyon, G. (2001). Response of onion plants to arbuscular mycorrhizae 1. Effects of inoculation method and phosphorus fertilization on biomass and bulb firmness. *Mycorrhiza*. 11, 187–197.
- Corkidi, L., Rincón E. (1997). Arbuscular mycorrhizae in a tropical sand dune ecosystem on the Gulf of Mexico. II. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on the growth of species distributed in different early successional stages. *Mycorrhiza*. 7, 17-23.
- Cuesta Muñoz, P.A. (2005). Fundamentos de manejo de praderas para mejorar la productividad de la ganadería del trópico colombiano. *Revista Corpoica*. 6, 5-13.
- Daubenmire, R. (1968). Ecology of fire in grasslands. *Advances in Ecological Research*. 209-266.
- Dickson, S., Smith, F.A., Smith, S.E. (2007). Structural differences in arbuscular mycorrhizal symbioses: more than 100 years after Gallaud, where next?. *Mycorrhiza*. 17, 375-393.
- Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., Gonzalez, L., Tablada, M., Robledo, C.W. INFOSTAT versión 2018. Grupo INFOSTAT, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Dodd, J.C. (2000). El papel de los hongos micorrízicos arbusculares en los ecosistemas agrícolas y naturales. *Perspectivas sobre la agricultura*. 29 (1), 55-62.
- Dorrough, J.W., Ash, J.E., Bruce, S., McIntyre, S. (2007). Del vecindario de las plantas a las escalas del paisaje: cómo el pastoreo modifica la riqueza de especies de plantas nativas y exóticas en los pastizales. *Ecología vegetal*. 191 (2), 185-198.
- Ehrenreich, J. H. (1959). Effect of burning and clipping on growth of native prairie in Iowa. *Journal of Range Management*. 12, 133-137.
- Ehrenreich, J.H., Aikman, J.M. (1957). Effects of burning on seedstalk production of native prairie grasses. *The proceedings of the Iowa Academy of Science*. pp 64.

- Emmick, D.L., Fox, D.G. (1993). Prescribed grazing management to improve pasture productivity in New York. United States Department of Agriculture. *Soil conservation Service and Cornell University Department of Animal Science*. 17 pp. www.css.comell.edu/forage/pasture.
- Gange, A.C., Ayres, R.L. (1999). On the relation between arbuscular mycorrhizal colonization and plant “benefit”. *Oikos*. 87, 615–621.
- Gange, A.C. (2007). Insect–mycorrhizal interactions: patterns, processes, and consequences. *Ecological Communities: Plant Mediation in Indirect Interaction Webs*. 124–144.
- Gastal, F., Lemaire G. (2015). Defoliation, shoot plasticity, sward structure and herbage utilization in pasture: review of the underlying ecophysiological processes. *Agriculture*. 5, 1146-1171.
- Giorgetti, H., Montenegro, O.A., Rodríguez, G.D., Busso, C.A., Montani, T., Burgos, M.A., Flemmer, A.C., Toribio, M.B., Horvitz, S.S. (1997). The comparative influence of past management and rainfall on range herbaceous standing crop in east-central Argentina: 14 years of observations. *Journal of Arid Environments*. 36, 623-637.
- Harris, W. (1978). Defoliation as a determinant of the growth, persistence and composition of pasture. *Plant relations in pastures*. pp 67.
- Heinemeyer, A., Ridgway, K.P., Edwards, E.J., Benham, D.G., Young, P.W., Fitter, A.H. (2003). Impact of soil warming and shading on colonization and community structure of arbuscular mycorrhizal fungi in roots of a native grassland community. *Global Change Biology*. 10, 52–64.
- Herbel, C.H. (1971). A review of rescarch related to developement of grazing systems on native ranges of the Western United States. *Jornada Exp. Range, Rep. N- 3*. Las Cruces, N. M.
- Ithurrtar, L.S. (2015). Efectos de la defoliación luego de la quema de gramíneas perennes nativas, palatables y no palatables, en el sudoeste bonaerense. Tesis de Doctorado en Agronomía. Universidad Nacional del Sur. 222pp.

- Ithurrart, L.S., Busso, C.A., Torres, Y.A., Peláez, D.V., Giorgetti, H., Rodríguez, G., Ambrosino, M.L. (2018). Root traits and arbuscular mycorrhiza on perennial grasses exposed to different defoliation treatments after a controlled burning. *Phyton, International Journal of Experimental Botany*. 87, 51-59.
- Ithurrart, L.S., Montenegro, O.A., Giorgetti, H., Espósito, M.E. (2011). Análisis de anomalías climáticas en la Chacra Experimental de Patagones, provincia de Buenos Aires. XIV Reunión Argentina de Agrometeorología. ISBN 978-987-688-015-2, 2pp. Malargüe, Mendoza, 17 al 19 de octubre de 2012.
- Jeffries, P., Gianinazzi, S., Perotto, S., Turnau, K. y Barea, J.M. (2003). La contribución de los hongos micorrícicos arbusculares en el mantenimiento sostenible de la salud de las plantas y la fertilidad del suelo. *Biología y fertilidad de los suelos*, 37(1), 1-16.
- Klironomos, J.N. (2003). Variation in plant response to native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi. *Ecology*. 84, 2292 – 2301.
- Koide, R.T., Kabir, Z. (2000). Extraradical hyphae of the mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* can hydrolyze organic phosphate. *New Phytologist*. 148, 511-517.
- Knapp, A.K., Blair, J.M., Briggs, J.M., Collins, S.L., Hartnett, D.C., Johnson, L.C., Towne, E.G. (1999). The keystone role of bison in North American tallgrass prairie. *Bioscience*. 49, 39-50.
- Koltai, H., Kapulnik, Y. (2010). *Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and Function*. Springer, Dordrecht, Netherlands, 320 p.
- Kula, A.A.R., Hartnett, D.C., Wilson, G.W.T. (2005). Effects of mycorrhizal symbiosis on tallgrass prairie plant-herbivore interactions. *Ecology Letters*. 8, 61–69.
- McNaughton, S.J. (1983). Serengeti grassland ecology: the role of composite environmental factors and contingency in community organization. *Ecological Monographs*. 53, 291-320.

- Molina, M., Maecha, L., Medina, M. (2005). Importancia del manejo de hongos micorrizógenos en el establecimiento de árboles en sistemas silvopastoriles. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*. 18, 162-175.
- Montaña, N.M., Camargo Ricalde, S.L., García Sánchez, R., Monroy, A. (2007). Micorrizas arbusculares en ecosistemas áridos y semiáridos. Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAT, Mundi Prensa SA de CV, UAM Iztapalapa, FES Zaragoza, UNAM. Distrito Federal, México. 460 pp.
- Noy Meir, I. (1995). Interactive effects of fire and grazing on structure and diversity of Mediterranean grasslands. *Journal of Vegetation Science* 6, 701-710.
- Parodi, G., Pezzani, F. (2011). Micorrizas arbusculares en dos gramíneas nativas de Uruguay en áreas con y sin pastoreo. *Agrociencia Uruguay*. 15, 1-10.
- Pezzani, F., Montaña, C., Guevara, R. (2006). Association between arbuscular mycorrhizal fungi and grasses in the successional context of a two phase mosaic in the Chihuahuan Desert. *Mycorrhiza* 16: 285-295.
- Posada, R. (2001). Presencia de propágulos de hongos de micorriza arbuscular en muestras de hojarasca alrededor de dos especies arbóreas en un bosque húmedo tropical. *Acta biológica colombiana*. 6, 47-55.
- Reinhardt, D.R., Miller, R.M. (1990). Size classes of root diameter and mycorrhizal fungal colonization in two temperate grassland communities. *New Phytology*. 116, 129-136.
- Richards, J.H., Caldwell, M.M. (1985). Soluble carbohydrates, concurrent photosynthesis and efficiency in regrowth following defoliation: a field study with *Agropyron* species. *Journal of Applied Ecology*. 22, 907-920.
- Rodríguez, Y. (2004). Estudio comparativo de seis cepas de hongos micorrízicos arbusculares en su interacción con el tomate (*Lycopersicum esculentum* M. var "Amalia". *Ecología Aplicada*. 13, 162-171.
- Saint Pierre, C., Busso, C.A., Montenegro, O.A., Rodríguez, G.D., Giorgetti, H.D., Montani, T., Bravo, O. (2004a). Direct assessment of competitive ability and defoliation tolerance in perennial grasses. *Canadian Journal of Plant Science*. 84, 195-204.

- Saint Pierre, C., Busso, C.A., Montenegro, O.A., Rodríguez, G.D., Giorgetti, H.D., Montani, T., Bravo, O.A. (2004b). Defoliation tolerance and ammonium uptake rate in perennial tussock grasses. *Journal of Range Management*. 57, 82-88.
- Saint Pierre, C., Busso, C.A., Montenegro, O.A., Rodríguez, G.D., Giorgetti, H.D., Montani, T., Bravo, O.A. (2004c). Soil resource acquisition mechanisms, nutrient concentrations and growth in perennial grasses. *Interciencia*. 29, 303-311.
- Sarvis, J.T. (1941). Grazing investigations on the Northern Great Plains. N. Dak. Agr. Exp. Sta. Bull. 308. 110 pp.
- Smith, S.E., Read, D.J. (1997) Mycorrhizal Symbiosis. *Academic Press*, London, UK
- Smith, S.E., Read, D.J. (2008). Mycorrhizal Symbiosis. 3rd edition. *Academic Press*, New York, USA.
- Trlica, M.J., Schuster, J.L. (1969). Effects of fire on grasses of the Texas High Plains. *Journal of Range Management*. 23, 329-333.
- Vigilante, T., Bowman, D.M. (2004). Efectos de la historia del fuego en la estructura y composición florística de la vegetación leñosa alrededor de Kalumburu, North Kimberley, Australia: un experimento natural a escala de paisaje. *Australian Journal of Botany*. 52(3), 381-404.
- Walling, S.Z., Zabinski, C.A. (2006). Defoliation effects on arbuscular mycorrhizae and plant growth of two native bunchgrasses and an invasive forb. *Applied Soil Ecology*. 32, 111-117.
- Wright, H.A., Bailey, A.W. (1982). Fire Ecology. United States and Southern Canada. John Wiley and Sons: New York. 501p.
- Zedler, P.H. (2007). Fire Effects on Grasslands. *Plant disturbance ecology. The process and the response*. p. 397-439.