



TESIS DE GRADO

“Actividad microbiana en relación a la distribución florística en un ecosistema del Monte Austral:
Parque Universitario Provincia del Monte (Neuquén)”.

TESISTA : *Re Micaela*

DNI : 38.493.231

LEGAJO : 130518

DIRECTORA : *Dra. Álvarez Anahí S.*

/ UNIVERSIDAD NACIONAL DEL COMAHUE
/ FACULTAD DE CIENCIAS DEL AMBIENTE Y LA SALUD
/ LICENCIATURA EN SANEAMIENTO Y PROTECCIÓN AMBIENTAL

/ Laboratorio de Investigación y Servicios en Microbiología Ambiental.



Tesis de grado para obtener el título de “Licenciada en Saneamiento y Protección Ambiental”

“Actividad microbiana en relación a la distribución florística en un ecosistema del Monte Austral: Parque Universitario Provincia del Monte (Neuquén)”.

- **Nombre y Apellido:** Re, Micaela.
- **D.N.I:** 38.493.231.
- **Legajo:** 130.518.

- **Directora de tesis:** Dra. Álvarez, Anahí Soledad.

- **Fecha de aprobación del Plan de tesis:** 6 de mayo de 2019.
- **Fecha de finalización de la Tesis:** 11 de noviembre de 2019.

Agradecimientos

En primer lugar, a mi directora, Dra. Álvarez Anahí, a quien agradezco su entrega y dedicación constante para realizar esta investigación y contribuir con mi formación profesional.

A mis papás y mi hermana, por acompañarme día a día y alentarme en este camino. A mi pareja, familia, compañeros y amigos por la ayuda y apoyo constante durante estos años de estudio.

A la Lic. Adela Bernardis y al departamento de estadística, por la ayuda con el análisis estadístico de los datos de esta investigación.

A la Universidad Nacional del Comahue y a la Facultad de Ciencias del Ambiente y la Salud, por brindar acceso a una educación gratuita y de calidad en la formación de profesionales.

Índice

1.	Resumen	8
2.	Abstract	9
3.	Introducción	11
4.	Objetivos.....	14
	4.1 Objetivo general	14
	4.2 Objetivos específicos.....	14
5.	Marco teórico	16
	5.1 Los ecosistemas áridos y semiáridos.....	16
	5.2 El suelo y la cobertura vegetal de ecosistemas semiáridos	17
	5.3 Microorganismos del suelo: su aporte al crecimiento vegetal	19
	5.3.1 Hongos micorrícicos.....	21
	5.3.2 Micorrizas arbusculares	24
	5.3.3 Proceso de infección	25
	5.3.4 Funciones de los HMA	27
	5.3.5 Bacterias facilitadoras de la micorrización (MHB).....	28
	5.3.6 Hongos micorrícicos y estabilidad del suelo	30
	5.4 Hongos micorrícicos en los ecosistemas semiáridos.....	34
	5.5 Actividad microbiana como indicador biológico del suelo.....	35
	5.5.1 Respiración microbiana	37
	5.3.2 Enzimas asociadas al desarrollo microbiano	38
	5.3.2.1 Actividad fosfatasa.....	39
	5.6 Desertificación y restauración ecológica.....	40
	5.7 Antecedentes de investigación.....	43
6.	Materiales y métodos	47
	a. Área de estudio	47
	b. Relevamiento de campo	49
	I. Determinación de la cobertura vegetal	49

II. Selección de puntos de muestreo de suelo y vegetación	50
c. Muestreo de suelo de parches e interparches	52
d. Análisis de variables relacionadas a la vegetación	53
e. Análisis físico-químicos del suelo	54
f. Análisis microbiológicos del suelo	55
g. Análisis estadístico para la interpretación de los resultados obtenidos	58
7. Resultados	62
a. Cobertura vegetal	62
b. Estructura de la vegetación y composición florística	63
c. Parámetros físico-químicos del suelo	67
d. Parámetros microbiológicos y actividad microbiana del suelo	69
I. Microorganismos heterótrofos mesófilos aerobios totales	69
II. Propágulos infectivos de hongos micorrícicos arbusculares	72
III. Respiración microbiana	73
a) Respiración basal vs. Carbono microbiano.....	73
b) Respiración basal	74
IV. Actividad enzimática	74
a) Actividad fosfatasa ácida	74
b) Actividad fosfatasa alcalina	75
e. Análisis de componentes principales.....	76
8. Discusión.....	80
9. Conclusión	88
10. Bibliografía.....	91

Índice de ilustraciones

Ilustración N° 1.....	22
Ilustración N° 2.....	25
Ilustración N° 3.....	30
Ilustración N° 4.....	33
Ilustración N° 5.....	48
Ilustración N° 6.....	49
Ilustración N° 7.....	50
Ilustración N° 8.....	51
Ilustración N° 9.....	52
Ilustración N° 10.....	52
Ilustración N° 11.....	56
Ilustración N° 12.....	56
Ilustración N° 13.....	57
Ilustración N° 14.....	58
Ilustración N° 15.....	58
Ilustración N° 16.....	62
Ilustración N° 17.....	67
Ilustración N° 18.....	68
Ilustración N° 19.....	69
Ilustración N° 20.....	70
Ilustración N° 21.....	71
Ilustración N° 22.....	71
Ilustración N° 23.....	72
Ilustración N° 24.....	73
Ilustración N° 25.....	74
Ilustración N° 26.....	75
Ilustración N° 27.....	76
Ilustración N° 28.....	77
Ilustración N° 29.....	78

Índice de tablas

Tabla Nº 1.....	50
Tabla Nº 2.....	51
Tabla Nº 3.....	63
Tabla Nº 4.....	64
Tabla Nº 5.....	64
Tabla Nº 6.....	65
Tabla Nº 7.....	65
Tabla Nº 8.....	66

1. Resumen

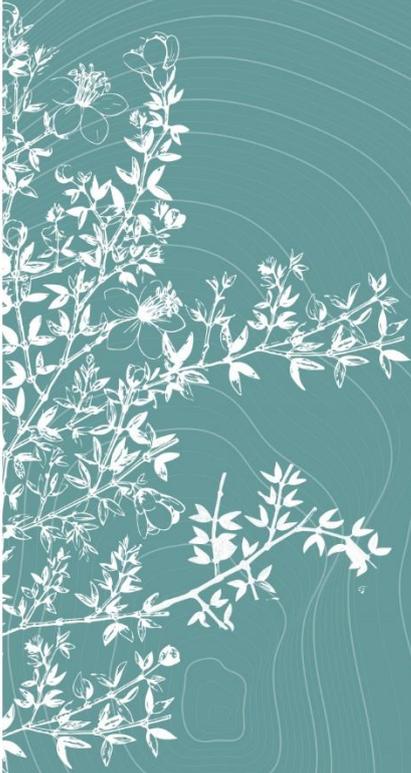
En ambientes áridos y semiáridos la cobertura vegetal se distribuye en parches de vegetación, cuyo crecimiento y establecimiento se ve favorecido por los microorganismos del suelo. Los mismos cumplen un rol fundamental en el ciclo de nutrientes, la captación de agua y las adaptaciones de las plantas a factores estresantes. La biomasa microbiana aumenta su tasa de respiración al activar el metabolismo energético para su desarrollo, crecimiento y reproducción. Los hongos micorrícicos arbusculares (HMA) forman una relación simbiótica con la mayoría de las plantas de estos ecosistemas, y mediante la actividad enzimática fosfatasa se refleja el proceso clave de la interacción, que es la adquisición de fósforo del suelo para su translocación hacia las raíces de las plantas. El objetivo de este estudio fue determinar la actividad microbiana asociada a composición florística del Área Natural Protegida “Parque Universitario Provincia del Monte” (Neuquén). Se realizó un relevamiento del área de estudio, con transectas para determinar la cobertura vegetal y seleccionar parches de vegetación (PV) y su respectiva zona de interparche (ZI). Se registró la composición florística de cada PV, y se obtuvieron los índices de diversidad: Shannon-Weaver (diversidad) y Simpson (dominancia). Se tomaron muestras de suelo de PV (n=25) y ZI (n=25) para realizar análisis fisicoquímicos, recuento de microorganismos y propágulos infectivos de HMA, evaluar la tasa de respiración y la actividad fosfatasa, tanto ácida como alcalina. Los datos se analizaron estadísticamente con el programa Infostat. Los resultados evidenciaron que los suelos presentaron una textura arenosa en PV y ZI. En PV hubo mayor contenido de materia orgánica, fósforo, nitrógeno, sales solubles, bacterias, actinomicetes, propágulos de HMA y mayor actividad enzimática. Los propágulos de HMA y la actividad fosfatasa se asociaron con la dominancia de especies poaceas. Se concluye que la distribución de la vegetación presenta una estrecha relación con las condiciones edáficas y la actividad microbiana, evidenciando la importancia estructural y funcional de los PV en el ecosistema estudiado. Por ello, se destaca la relevancia de conservar la biodiversidad y considerar el uso de los microorganismos en las prácticas de restauración ecológica en los ecosistemas semiáridos degradados.

Palabras clave → *Ecosistemas semiáridos, microorganismos, micorrizas, vegetación.*

2. Abstract

In arid and semi-arid environments the plant cover is distributed in patches of vegetation, whose growth and establishment is favored by soil microorganisms. They play a fundamental role in nutrient cycling, water uptake and plant adaptations to stressful factors. Microbial biomass increases its respiration rate by activating energy metabolism for development, growth and reproduction. arbuscular mycorrhizal fungi (HMA) form a symbiotic relationship with most of the plants in these ecosystems, and through the enzymatic activity phosphatase reflects the key process of interaction, which is the acquisition of phosphorus from the soil for translocation to the roots of plants. The objective of this study was to determine the microbial activity associated with the floristic composition of the Natural Protected Area "Parque Universitario Provincia del Monte" (Neuquén). A survey of the study area was carried out, with transects to determine the vegetation cover and select vegetation patches (PV) and their respective inter-patch zone (ZI). The floristic composition of each PV was recorded, and diversity indices were obtained: Shannon-Weaver (diversity) and Simpson (dominance). Soil samples of PV (n=25) and ZI (n=25) were taken to perform physicochemical analyses, count of microorganisms and infective propagules of HMA, evaluate respiration rate and phosphatase activity, both acid and alkaline. The data were statistically analyzed with the Infostat program. The results showed that the soils had a sandy texture in PV and ZI. In PV there was higher content of organic matter, phosphorus, nitrogen, soluble salts, bacteria, actinomycetes, fungi, HMA propagules and higher enzymatic activity. HMA propagules and phosphatase activity correlated with the dominance of poaceas species. It is concluded that the distribution of vegetation presents a close relationship with soil conditions and microbial activity, evidencing the structural and functional importance of PV in the ecosystem studied. For this reason, the importance of conserving biodiversity and considering the use of microorganisms in ecological restoration practices in degraded semi-arid ecosystems is highlighted.

Key words → *Semi-arid ecosystems, microorganisms, mycorrhizae, vegetation.*



INTRODUCCIÓN

- OBJETIVOS
- MARCO TEÓRICO
- MATERIALES Y MÉTODOS
- RESULTADOS
- DISCUSIÓN
- CONCLUSIÓN
- BIBLIOGRAFÍA



3. Introducción

Los ecosistemas áridos y semiáridos ocupan un importante porcentaje de la superficie del planeta y la mayor parte del territorio de la Argentina (UNEP, 1997; Pérez Pardo et al., 2010). Los mismos proveen una serie de servicios ecosistémicos de almacenamiento de carbono orgánico, alta diversidad vegetal, endemismos y varios mecanismos multiescalares que determinan la productividad neta, esenciales para el equilibrio de ecosistema, sostenimiento de la vida y desarrollo de actividades productivas. Sin embargo, el deterioro de estos ambientes afecta seriamente su capacidad de proveer estos servicios (Paruelo & Aguiar, 2003).

Entre los problemas más graves que sufren las zonas áridas y semiáridas se encuentra la desertificación (Holtz, 2003). Esta conlleva a la reducción de la productividad, tanto biológica como económica, de la zona afectada, contribuyendo a la pérdida progresiva de los bienes y servicios ecosistémicos (Maestre et al., 2006).

Desde el punto de vista ecológico, son sistemas con características especiales donde ocurren procesos que aún no son completamente comprendidos. Existe un interés cada vez mayor por estudiarlos y aplicar los resultados en proyectos de restauración ecológica, ya que las problemáticas asociadas a la desertificación están incrementándose mundialmente (UNCCD, 1994; UNEP, 1997).

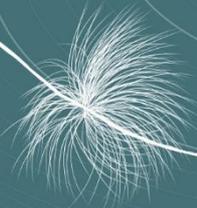
Una de las particularidades de estos ecosistemas es la variabilidad espacial de las características del suelo, que resulta en un mosaico de condiciones en pequeña superficie. (Aguiar & Sala, 1999). Estas condiciones afectan la distribución de las especies vegetales (Bonvissuto, 2008). Caracterizar y cuantificar el patrón de estas variaciones a nivel microbiológico permitiría predecir las condiciones de hábitat frente a posibles disturbios y procesos de degradación.

El Monte Austral es afectado por diferentes tipos de disturbios que ocasionan procesos de degradación con pérdida de biodiversidad (Pérez, 2010). El primer síntoma visible es la pérdida de la cobertura vegetal, sin embargo, ésta se asocia a la modificación de las propiedades físicas, químicas y microbiológicas del suelo. La actividad y composición microbiana del suelo ha sido ampliamente descrita en ecosistemas áridos y semiáridos (Azcón Aguilar et al., 2003; Allen, 2007; Barea et al., 2007; González – Chávez et al., 2008; Abril et al., 2009; Vega Ávila et al., 2010; Barea et al., 2011; Celaya & Castellanos, 2011) pero aún son escasos los estudios en escalas locales de ecosistemas degradados, que demuestren su relación con la composición florística.

Para abordar el tema planteado sobre la particularidad de la actividad microbiana en ecosistemas semiáridos y comprender su relación con la vegetación, se propone su estudio en parches y la zona interparche, describiendo los parámetros físico-químicos del suelo y estructura de la vegetación. Esta investigación resultará de importancia para comprender los procesos de distribución de las comunidades vegetales y las condiciones microbiológicas del suelo que poseen los parches, aspecto clave para la conservación del equilibrio del ecosistema.



- INTRODUCCIÓN
- **OBJETIVOS**
- MARCO TEÓRICO
- MATERIALES Y MÉTODOS
- RESULTADOS
- DISCUSIÓN
- CONCLUSIÓN
- BIBLIOGRAFÍA



4. Objetivos

4.1 Objetivo general

Determinar la actividad microbiana asociada a la composición florística en el Área Natural Protegida “Parque Universitario Provincia del Monte”, de la ciudad de Neuquén.

4.2 Objetivos específicos

- a) Caracterizar la estructura y composición florística de los parches de vegetación.
- b) Caracterizar físico y químicamente el suelo de parches e interparches.
- c) Evaluar los microorganismos del suelo y su actividad en parches e interparches.
- d) Evaluar la relación entre la actividad microbiana y las características de los parches e interparches.



- INTRODUCCIÓN
- OBJETIVOS
- MARCO TEÓRICO
- MATERIALES Y MÉTODOS
- RESULTADOS
- DISCUSIÓN
- CONCLUSIÓN
- BIBLIOGRAFÍA

5. Marco teórico

5.1. Los ecosistemas áridos y semiáridos

Los ecosistemas áridos y semiáridos abarcan aproximadamente un tercio de los biomas del planeta, con una extensión total de 33 millones de km² (Laity, 2009), una quinta parte del área de superficie total de la Tierra. En estas regiones, geográficamente dispersas por todos los continentes, se incluyen las zonas hiperáridas, áridas, semiáridas y subhúmedas secas (Barrow, 1991). Estos ambientes son significativos a nivel mundial ya que almacenan casi un tercio del carbono terrestre total, debido principalmente a la superficie que cubren, así como por el almacenamiento a largo plazo del carbono orgánico y la actividad metabólica de las costras biológicas (Trumper et al., 2008).

La Convención de las Naciones Unidas de Lucha contra la Desertificación (UNCCD) ha definido las zonas áridas, semiáridas y subhúmedas secas como aquellas en las que la relación entre la precipitación anual y la evapotranspiración potencial está comprendida entre 0,05 y 0,65 (UNCCD, 1994).

En la Argentina, los ecosistemas áridos y semiáridos se extienden desde el extremo norte hasta el extremo sur continental, abarcando la mayor parte del territorio nacional. La Diagonal Árida de la Argentina describe un área de influencia a lo largo de la Cordillera de los Andes, desde el noroeste hacia el sureste, abarcando toda la Patagonia. Esta diagonal es producto de la influencia de los centros anticiclónicos, emisores de vientos húmedos y frescos que se desarrollan aproximadamente a los 30º de latitud sur, uno en el Océano Pacífico y otro en el Atlántico. Los vientos provenientes del Pacífico, cargados de humedad impactan al oeste de la Cordillera de los Andes, descargando allí la totalidad de sus aportes. Con lo cual, luego de traspasar el cordón andino el fuerte viento cruza hacia el este, atravesando la Patagonia extra-andina y proyectando en ella su aridez hasta la costa atlántica (Papadakis, 1978).

En la Patagonia Argentina, como resultado de la influencia de los efectos de la aridez, bajas precipitaciones y fuertes vientos, se establece la formación vegetal tipo xerófila, muy baja y separada entre sí. En el Monte Austral Neuquino las comunidades de *Larrea divaricata* y *Atriplex lampa* ocupan aproximadamente 1.080.000 hectáreas y forman parte de las especies dominantes del área (Bonvissuto, 2008). Existe gran heterogeneidad horizontal y vertical en la distribución de la vegetación, debida a la diversidad arquitectural de las especies conforman

estos ecosistemas, generando así también microambientes contrastantes en recursos y microclimas (Bertiller et al., 2004).

Las zonas áridas y semiáridas se caracterizan por poseer baja capacidad de adaptarse a disturbios y revertir las consecuencias para restituir el ecosistema a la estructura, organización y funcionamiento de su trayectoria histórica (Noy-Meir, 1973). Esta característica se explica bajo el concepto de **resiliencia**, la cual es una medida de la capacidad de los ecosistemas para integrar una perturbación en funcionamiento sin cambiar sus atributos, determinando la persistencia de las relaciones dentro del sistema en cuestión (Holling, 1973). Cuando la resistencia de un ecosistema árido se deteriora y, una vez eliminado el estrés, no regresa a los niveles esperados de suministro de servicios ecosistémicos, puede producirse una espiral descendente de degradación, dando como resultado el proceso de desertificación (Maestre et al., 2006).

La baja resiliencia que caracteriza a los ecosistemas áridos se asocia a los factores de estrés a los que se expone naturalmente, principalmente el estrés hídrico, lo cual contribuye al deterioro e incremento de los procesos de desertificación (Castro et al., 2013). Como resultado se observan procesos de pérdida de cobertura vegetal y la disminución de la calidad del suelo (Pérez Pardo et al., 2010).

En estos ambientes hostiles, el crecimiento de las plantas ocurre a un ritmo lento, dado que las condiciones adecuadas pueden ocurrir con poca frecuencia y los niveles de recursos son crónicamente escasos (Busso & Bonvissuto, 2009). En los ecosistemas áridos y semiáridos, tanto la vegetación como los organismos se adaptan a condiciones estresantes características de estos ambientes (Villagra et al., 2011).

5.2. El suelo y la cobertura vegetal de ecosistemas semiáridos

En los ambientes semiáridos, la disponibilidad de agua constituye el factor limitante para la productividad primaria e influye en la composición de especies de las comunidades vegetales. Las tasas de crecimiento de la vegetación, su estacionalidad, el tamaño y la distribución también se encuentran fuertemente influenciadas por dicho factor (Villagra et al., 2013). El ingreso de agua en el ecosistema se da principalmente a partir de precipitaciones que se caracterizan por

ser escasas, infrecuentes y estocásticas; además de ser variables en tiempo y espacio (Noy-Meir, 1973).

Los ecosistemas semiáridos se caracterizan por una gran heterogeneidad espacial, siendo esta una de las claves para entender el funcionamiento de los mismos (Tongway et al., 2004). Las comunidades vegetales de estos ambientes tienen una distribución irregular, respondiendo a un patrón de islas de vegetación y sectores con suelo descubierto. Este patrón también es conocido bajo las denominaciones de parches, montículos, islas de fertilidad, islas de recursos y manchones de vegetación (Aguar & Sala, 1999; Abril et al., 2009).

Varios autores han determinado la influencia de la vegetación sobre el estado físico, químico y biológico de la capa superior del suelo. Las principales características de éste que se ven favorecidas: contenido de materia orgánica, estabilidad de los agregados, densidad aparente, resistencia a la penetración y resistencia al corte. Estas características tienden a modificarse, disminuyendo significativamente los parámetros de interés, desde el eje del agrupamiento de la vegetación hacia la zona con suelo desnudo, denominada interparche. Este comportamiento de la comunidad vegetal en interacción con el suelo ha dado lugar a la formación de islas, con propiedades mejoradas en la capa superficial del suelo debajo de la cubierta (Busso & Bonvissuto, 2009).

Los patrones de variabilidad espacial de las comunidades vegetales en ecosistemas semiáridos han mostrado influencia sobre los procesos de degradación del suelo. La escorrentía superficial y la erosión son insignificantes en los parches de vegetación, con altas tasas de infiltración y frentes de humectación profunda. Esto llevaría a considerar que la distribución irregular de las especies vegetales en forma de islas de vegetación contribuye a la redistribución del agua (Whitford & Duval, 2002).

Estas características ayudan a un mayor grado de germinación y establecimiento de plántulas en estos sectores, pudiendo ser una de las causas de la existencia de los parches de vegetación (Busso & Bonvissuto, 2009).

Los parches contribuyen a aumentar la diversidad biológica del ecosistema. Proporcionan un hábitat de mosaico que facilita altos niveles de rotación de las especies vegetales y albergan animales (roedores, aves, pequeños vertebrados) que proporcionan servicios de dispersión de semillas, entre otros. Los parches de vegetación del Monte Austral presentan alta heterogeneidad, tanto horizontal como vertical, con características estructurales, arreglos espaciales y relaciones entre las especies, propias de la zona (Bonvissuto, 2008).

Las modificaciones de las propiedades físicas del suelo debidas a la presencia de vegetación tienen implicancias en la dinámica del agua. Así, en la zona desnuda, la profundidad de infiltración y la cantidad de agua que puede almacenarse es muy escasa debido a la baja permeabilidad del sustrato. El escurrimiento superficial en esta zona es muy importante. En la zona de los parches, la presencia de vegetación disminuye la velocidad del agua de escorrentía y favorece la infiltración (Cornet et al., 1992).

Las condiciones ambientales y edáficas de los parches de vegetación, como ser el elevado contenido de nutrientes, conservación de la humedad y baja incidencia de la radiación solar contribuyen a la germinación de semillas, el desarrollo de la vegetación y la actividad microbiana del suelo (Tongway & Ludwig, 1990).

El establecimiento de la vegetación en suelos de calidad y con adecuadas condiciones ambientales da como resultado el desarrollo de un abundante sistema radicular. En tanto que la vitalidad radicular ofrece una región rizosférica con elevada reserva de hidratos de carbono y un hábitat altamente favorable para la proliferación de microorganismos (Frioni, 1999).

La rizósfera comprende la región del suelo en cercanía a las raíces de las plantas, donde se favorece el crecimiento de una comunidad microbiológica diversa y dinámica, cuya actividad se vincula con distintos procesos relacionados con la absorción de agua, nutrición mineral, intercambio de cationes y producción de exudados (Pedraza et al., 2010).

5.3. Microorganismos del suelo: su aporte en el crecimiento vegetal

Los organismos que habitan en el suelo juegan un papel fundamental en la regulación del sistema como recurso y hábitat, influyendo en su productividad, diversidad biológica y la estructura de las comunidades vegetales (Van der Heijden et al., 2008).

En el proceso de formación del suelo, los microorganismos participan en la transformación de compuestos orgánicos y minerales, influyendo en el contenido y movilidad de los elementos químicos, su balance y disponibilidad para la asimilación por parte de las plantas (Morell-Planes & Hernández Jiménez, 2008). Así, desarrollan funciones esenciales en el ciclo de nutrientes para el crecimiento de las plantas, formación de humus del suelo, mejora en las propiedades físicas,

mantenimiento del flujo de energía y la biodiversidad de los ecosistemas (Campbell, 1987; Budi et al., 1999; Hoffman et al., 2003).

Los microorganismos del suelo están estrechamente ligados a las comunidades vegetales y determinan en gran medida su dinámica en el ecosistema. Los microorganismos rizosféricos tienen efecto de sinergismo sobre el crecimiento de las plantas, donde la presencia de ellos produce un incremento en la ramificación radicular, vigor y protección de la planta (Gamalero et al., 2004; Artursson et al., 2006; Barea et al., 2011). En la rizósfera, existen distintos tipos de microorganismos y, gran parte de ellos, contribuyen al crecimiento vegetal. Estos microorganismos son conocidos como “promotores del crecimiento vegetal”, con sus siglas PGPR del inglés “Plant Growth Promoting Rizobacteria”. Las rizobacterias poseen varios mecanismos que estimulan el desarrollo de las plantas, estos involucran la producción de sustancias que actúan directamente sobre las células vegetales y provocan un aumento en el desarrollo de las mismas. También tienen influencia en la adquisición de nutrientes, siendo capaces de absorber formas de nitrógeno y fósforo, entre otros elementos no disponibles para las plantas y transformarlos en formas asimilativas para los tejidos y órganos vegetales (Camelo et al., 2011).

Las bacterias capaces de interactuar con las raíces de las plantas son atraídas por sustancias excretadas por la raíz, que ocasionan el movimiento de la bacteria hacia el rizoplasma de la planta y de esta forma dar inicio a una relación de beneficio mutuo (Ahmad et al., 2006).

Los mecanismos por los cuales estos microorganismos ejercen efectos positivos sobre las plantas son numerosos, entre ellos se pueden mencionar: la fijación de nitrógeno, la solubilización de fósforo mediante la producción de enzimas fosfatasas, la capacidad de producir ácidos orgánicos como ácidos oxálico, fumárico y cítrico, entre otros. Además, la promoción del crecimiento de las plantas puede asociarse a la producción de fitohormonas y a la protección contra hongos patógenos (Puente et al., 2010). Entre los géneros bacterianos representativos que presentan estas funciones promotoras del crecimiento vegetal se encuentran: *Azospirillum*, *Pseudomonas*, *Rhizobium*, *Bacillus* y *Erwin*.

La acción promotora del crecimiento vegetal de las PGPR también se asocia a la biosíntesis y la liberación de sideróforos como las auxinas, compuestos ácidos que captan hierro o fosfatos para la planta cuando estos no están disponibles en el suelo (Seshadri et al., 2000). Estas relaciones entre microorganismos inciden en la interacción suelo-planta-microorganismos-ambiente y repercuten, de forma directa, en el crecimiento y en el desarrollo de las especies vegetales (Cano, 2011).

Todas las funciones ejercidas por las bacterias mencionadas anteriormente pueden ser clasificadas como mecanismos directos e indirectos para la promoción del crecimiento vegetal. Los mecanismos directos se relacionan con la producción de fitohormonas, de tipo auxinas y giberelinas, o la regulación de la producción de hormonas por parte de la planta. Así mismo pueden afectar la disponibilidad de nutrientes por la intervención directa en los ciclos biogeoquímicos. Este es el caso de la fijación biológica de nitrógeno y la solubilización de nutrientes tan importantes como el fósforo (Ahmad et al., 2006).

Los mecanismos directos de promoción vegetal encierran varios procesos en los cuales las bacterias alteran el desarrollo vegetal. Dentro de estos mecanismos, se pueden diferenciar claramente dos procesos esenciales: el primero consiste en la producción de sustancias orgánicas, producto del metabolismo secundario de las bacterias, que son capaces de promover respuestas fisiológicas específicas en las células vegetales. El segundo mecanismo se puede encontrar en la intervención directa de los microorganismos en los ciclos biogeoquímicos, en los cuales pueden hacer disponibles compuestos orgánicos e inorgánicos que son aprovechados por las plantas (Ahn et al., 2007).

Respecto a los mecanismos indirectos, las rizobacterias pueden contribuir con la promoción del crecimiento vegetal mediante la inducción de la resistencia sistémica de las plantas frente a fitopatógenos, el control biológico de enfermedades, la producción de antibióticos y de sideróforos (Voinnet, 2005).

Las sustancias promotoras del crecimiento vegetal son de carácter orgánico y activan varias repuestas en la célula vegetal, a nivel bioquímico, fisiológico y morfológico. De acuerdo a varias clasificaciones se encuentran distribuidas en cinco grupos principales: auxinas, giberelinas, etileno, ácido abscísico y citoquinas. Estas sustancias son capaces de contribuir al desarrollo y regulación de muchos parámetros fisiológicos, además incrementan la resistencia de las plantas a diversos factores ambientales, ya que pueden inducir o suprimir la expresión de una amplia gama de genes (Tsavkelova et al., 2006).

5.3.1. Hongos micorrícicos

Entre los microorganismos que habitan en el suelo se destacan por su abundancia e importancia ecosistémica los hongos formadores de micorrizas. Estos hongos son simbioses

obligados de las plantas y están presentes en todo tipo de ecosistemas terrestres, colonizando la mayoría de las plantas vasculares (Martínez-García, 2011).

Esta relación mutualística se establece en las raíces de las plantas y, salvo en algunas circunstancias, es beneficiosa para ambos organismos. En esta interrelación, el micelio del hongo coloniza la corteza radical a modo de endófito y proyecta sus hifas tanto al interior como al exterior de la raíz (Entry et al., 2002).

Las especies de Glomeromycota están presentes en el suelo y distribuidas por todo el mundo, en diversas condiciones climáticas y establecen relaciones simbióticas con las raíces de más del 80 % de las plantas terrestres. La influencia de estos hongos en el crecimiento de las mismas afecta también su interacción con otros microorganismos tanto benéficos como patógenos (Jaramillo, 2011). Los hongos formadores de micorrizas requieren de una planta receptora para completar su ciclo de vida, por lo tanto, su distribución en el suelo se localiza alrededor de las raíces de las plantas (Kirk et al., 2004).

De acuerdo al tejido radicular en el cual se establecerá la interacción entre el hongo micorrícico, la morfología y estructuras de intercambio de material, existen diferentes tipos de hongos formadores de micorrizas: ectomicorrizas, ectendomicorrizas y endomicorrizas (Cuenca, 2015). Así como se grafican en la **ilustración Nº 1**, cada tipo de micorriza posee características particulares, a saber:

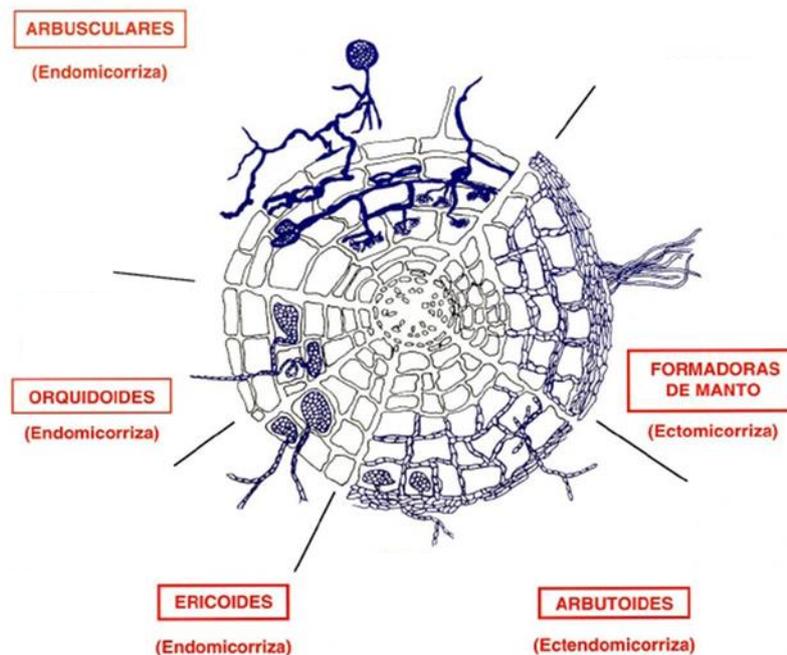


Ilustración 1. Clasificación de los distintos tipos de micorrizas. Fuente: Popoff & Ferraro (2007).

- Las **ectomicorrizas** están conformadas por hongos septados de las divisiones Ascomycota y Basidiomycota. Este tipo de micorriza es abundante en zonas templadas, en especies forestales y leñosas, especialmente característico de coníferas. Se caracterizan por poseer una espesa capa de micelio (manto) sobre la zona cortical de las raíces absorbentes de las plantas, sin penetrar en el interior de las células de la raíz. El manto es una estructura compleja conformada por hifas ramificadas y células corticales de la raíz, denominada Red de Harting.

- Las **ectendomicorrizas** se caracterizan por formar un manto muy reducido, e incluso a veces ausente, con cierta penetración de las hifas del hongo en las células de la planta. Los hongos que las producen colonizan de forma dual las raíces: externamente formando la Red de Harting e internamente penetrando intracelularmente en el córtex. Dentro de este tipo de micorrizas se encuentran dos tipos en particular.
 - ✓ Arbutoides: Este tipo de micorriza desarrollan un manto, hifas externas junto con hifas que penetran a las células vegetales para formar rulos.

 - ✓ Monotropiodes: Este tipo de micorriza también produce un manto en la superficie de la raíz y penetra en las células. Estas micorrizas se establecen en plantas no fotosintéticas, asociándola a hongos vecinos fotosintéticamente activos.

- Las **endomicorrizas** se caracterizan por hongos que colonizan intracelularmente el córtex radical sin sobrepasar la endodermis de la raíz. Dentro de este grupo existen tres tipos característicos.
 - ✓ Ericoides: Las plantas implicadas en esta simbiosis tienen un tipo de raíces laterales muy especializadas, conocidas como “raíces peludas”. Debido a esto, el rol de las micorrizas en estos casos no se basa en aumentar el volumen de suelo explorado por la raíz, sino en la producción de enzimas u otros exudados que hacen disponibles algunos sustratos para la planta.

- ✓ Orquidioides: Está restringido a la familia de las orquídeas, una familia de especies vegetales que carecen de clorofila durante toda o gran parte de su ciclo de vida. En la asociación con los hongos, estos forman complejos enrollados hifales dentro de las células de la planta hospedadora.
- ✓ Arbusculares: El crecimiento de las hifas de los hongos es intracelular e intercelular formando arbusculos que crecen dentro de las células. Las hifas, sin septos, que penetran en las células de las raíces forman estructuras de almacenamiento, denominadas vesículas, y estructuras de intercambio bidireccional de carbono y nutrientes, denominados arbusculos (Martínez & Pugnaire, 2009).

5.3.2. Micorrizas arbusculares

Los hongos micorrícicos arbusculares (HMA) forman parte del grupo de microorganismos que tienen la capacidad de promover el crecimiento vegetal. Los mismos pertenecen al phylum Glomeromycota, del orden de los Glomales, clase Zygomycetes. Estos hongos están distribuidos en tres familias: Glomaceae, Acaulosporaceae y Gigasporaceae, entre los cuales existen seis géneros: *Glomus*, *Sclerocystis*, *Acaulospora*, *Entrophospora*, *Gigaspora* y *Scutellospora*.

Casi el 90 % de las especies de plantas vasculares pueden ser colonizadas por HMA (Harley & Smith, 1983). Además, han sido documentadas asociaciones simbióticas entre hongos y musgos (Bryophytas) formando micorrizas arbusculares (Davey & Currah, 2006).

La especificidad del hospedero es aparentemente muy baja. Bajo condiciones experimentales, un aislamiento con una sola especie de hongo puede formar asociaciones con plantas hospederas taxonómicamente diversas y una sola especie de planta hospedera se asocia con muchos aislamientos fungales (Smith & Read, 1997). Esto llevaría a la visión ampliamente aceptada de que las asociaciones micorrícicas carecen de especificidad. Sin embargo, hay algunas evidencias de que existe un cierto grado de especificidad entre HMA y plantas, particularmente en ecosistemas naturales, ya que, bajo ciertas condiciones edafoclimáticas, algunos hongos pueden beneficiar en mayor grado un determinado hospedero (Rosendahl et al., 1994; Clapp et al., 1995; Smith & Read, 1997).

5.3.3. Proceso de infección

El establecimiento de la simbiosis micorrízica-arbuscular requiere de varios pasos (Ver **ilustración Nº 2**). Las micorrizas arbusculares se originan a partir de hifas que proceden de los propágulos existentes en el suelo: esporas maduras, hifas, fragmentos de raíces micorrizadas, o plantas micorrizadas que crecen en cercanía. En primer lugar, los propágulos de los hongos micorrízicos arbusculares deben activarse en el suelo y recibir el estímulo por parte de la rizósfera para, una vez localizada una raíz, producir el primer punto de infección. Los propágulos de las micorrizas arbusculares se activan debido a diversos factores ecológicos (Cuenca, 2015).

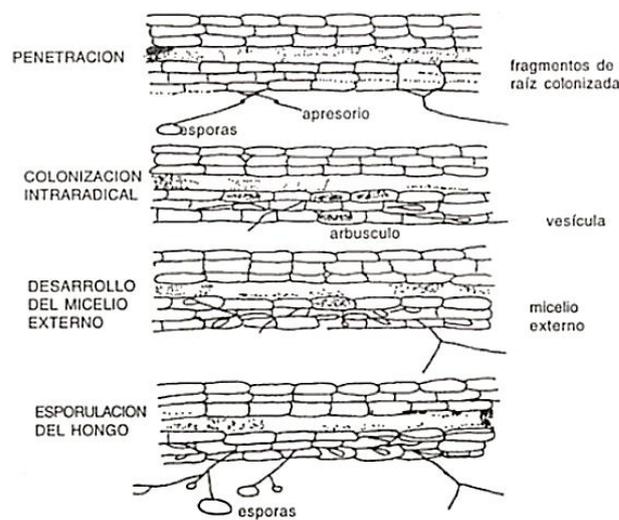


Ilustración 2. Proceso de infección de las micorrizas arbusculares. **Fuente:** Guerrero, 1996.

El inicio de la colonización a partir de esporas comienza con la germinación de las mismas cuando las condiciones de temperatura y humedad son favorables (Bolan & Abbott, 1983). El crecimiento del micelio se incrementa algunas veces debido a que los exudados de la raíz proporcionan sustratos adecuados para el desarrollo de las hifas después de que las reservas de nutrientes se hubieran agotado (Cuenca, 2015).

Cuando una hifa externa tiene contacto con la célula epidérmica o un pelo radical, se produce un apresorio ligeramente engrosado, a partir del cual se desarrollan ramificaciones infectivas cortas. Posteriormente, la hifa penetra en la epidermis, o el pelo radical, mediante una presión ejercida sobre la pared celular de la célula vegetal (Harley & Smith, 1983; Bonfante et al., 2004). En la zona media del córtex las hifas crecen en forma longitudinal en el espacio intercelular. Mientras que, en la zona interna las hifas penetran intracelularmente y por

invaginación se ramificas dicotómicamente, proceso que se repite en reiteradas ocasiones, dando como resultado la formación de la estructura denominada arbusculo (Harley & Smith, 1983; Stoyke & Currah, 1991).

Los arbusculos funcionan como una interfase crucial para el intercambio de nutrientes, minerales y agua entre el hongo y la planta (Molina et al., 2005). Son estructuras dinámicas que se desarrollan y maduran en la célula de la raíz en un período de tiempo corto, luego de lo cual sufren una desintegración total por digestión o lisis (Cuenca, 2015).

La formación de vesículas en el córtex es otro rasgo distintivo de las micorrizas arbusculares, estas son estructuras globosas que desarrollan una pared celular gruesa, cuya función es el almacenamiento de reservas lipídicas. Se pueden encontrar vesículas inter e intracelulares en los tejidos de las raíces, mientras que los arbusculos se encuentran solamente al interior de la célula (Molina et al., 2005; Cuenca, 2015).

Las hifas externas tienen la capacidad de reinfectar el mismo sistema de raíz del cual se origina. Algunas de estas hifas generan “puntos de entrada” que provocan nuevas unidades de colonización, lo cual supone que la infección avanza a lo largo de la raíz a través de unidades de colonización discontinuas. Este proceso de proliferación se puede trasladar a otros sistemas de raíces vecinos, ya sea de la misma especie vegetal o de otra especie cercana (Guerrero & Jones, 1996).

La producción de esporas de estos hongos puede ser en el suelo o en el interior de las raíces de la planta hospedadora (Jaramillo, 2011). Las esporas de los HMA son estructuras multinucleadas, asexuales y con variaciones entre los núcleos (Lanfranco et al., 2002). Se caracterizan por su resistencia y su capacidad de almacenar sustancias (Smith & Read, 1997).

El conjunto del micelio, las hifas y arbusculos, permiten la transferencia de nutrientes entre el suelo y la planta (Harley & Smith, 1983). Las hifas son cenocíticas, es decir no presentan tabiques entre las células que conforman el filamento micelial (Molina et al., 2005; Cuenca, 2015). El conjunto de hifas externo constituye del 80 al 90% del hongo en el suelo (Friese & Allen, 1991).

5.3.4. Funciones de los HMA

Las asociaciones micorrícico-arbusculares presentan variabilidad funcional. Algunas plantas hospedadoras dan mayor beneficio a los hongos que otras, reflejándose en la diferente producción de esporas. La formación de las mismas está estrechamente relacionada con la longitud total de las raíces micorrizadas producidas por cierto hospedador (Giovannetti et al., 1988; Simpson & Daft, 1990).

Los hongos micorrícicos arbusculares forman una parte fundamental de la rizósfera. Se caracterizan por crecer en el interior de la raíz de la planta hospedadora y en su exterior, ambas comunicadas por un micelio que explora gran superficie de suelo. Esta dualidad le confiere cierta ventaja en el edafosistema, debido a que la porción del hongo ubicada dentro del sistema radicular (intraradical) no tiene competencia o antagonismo con otros microorganismos del suelo y tiene asegurado el suministro de nutrientes, principalmente la fuente de carbono, que le ofrece la planta hospedadora. Esto le permite una mayor biomasa cercana a la raíz y mayor influencia en la planta, ventaja que no tienen otros microorganismos que habitan únicamente la rizósfera (Jaramillo, 2011).

La relación entre los HMA y las especies vegetales es una asociación basada en el movimiento bidireccional de nutrientes (Smith & Read, 2010) en la cual el hongo recibe fotosintatos de la planta y transloca nutrientes obtenidos del suelo hacia ella (Al-Karaki et al., 1998). Entre los efectos de la presencia de micorrizas que más se conocen, se encuentra la incorporación de fósforo, traduciéndose en el mejoramiento de su estado nutricional. Smith & Gianinazzi (1990) han podido establecer que las altas concentraciones de fósforo edáfico reducen los porcentajes de infección por HMA, disminuyendo el desarrollo de arbusculos, vesículas, hifas y el número de puntos de inserción de las hifas en las raíces.

Este mismo comportamiento ocurre en el caso de otros nutrientes, donde se observa que la distribución de micorrizas se ve afectada por la fertilidad del suelo. Los niveles altos de aluminio, manganeso, cobre y el hierro parecen tener un efecto negativo sobre la simbiosis. También, los micronutrientes magnesio y zinc inhiben la germinación de las esporas (Hepper & Warner, 1983).

Otro aspecto a resaltar es la función de los residuos de las raíces micorrizadas en la ecología de los HMA en el suelo. Estos sistemas son continuamente incorporados en el suelo y

degradados por los organismos de dicho hábitat, en el cual los residuos de raíces micorrizadas pueden ser un importante reservorio de inóculo de HMA (Sieverding, 1991).

De esta manera, los HMA representan una extensión del sistema radicular de las plantas. Esto aumenta la superficie de absorción, el área de suelo explorada y la longevidad de las raíces absorbentes. Además, la planta mejora la eficiencia en la utilización y retención de nutrientes de baja disponibilidad, lo que reduce la reacción con los coloides del suelo o pérdidas de nutrientes del suelo por lixiviación (Barea, 1997).

El establecimiento de la asociación micorrícica ejerce una modificación en las condiciones edáficas, en cuanto a la relación entre el suelo, la planta y el agua. La presencia de HMA promueve la adaptación de las plantas a condiciones extremas, aumentando la tolerancia a la sequía (Selvaraj & Chellappan, 2006). Influyen además en la captación por parte de la planta de los nutrientes que están distribuidos de manera heterogénea en el ecosistema, y que son necesarios para el crecimiento y desarrollo de las mismas. Esto permite un flujo de compuestos ricos en energía necesarios para la movilización de nutrientes y, al mismo tiempo, proporciona conductos para la translocación de productos movilizados (Karandashov & Bucher, 2005).

5.3.5 Bacterias facilitadoras de la micorrización (MHB)

El establecimiento de la relación simbiótica entre los hongos micorrícicos con las raíces de las plantas se ve afectada de diversas maneras por los otros microorganismos de la rizósfera, especialmente por las bacterias. Las poblaciones microbianas en la rizósfera pueden interferir a través de la competencia, o bien beneficiar el establecimiento de la simbiosis micorrícica de manera sinérgica (Gryndler, 2000). Un típico efecto beneficioso es el ejercido por las bacterias facilitadoras de la micorrización, conocidas por su denominación en inglés “Micorrhiza-Helper-Bacteria”, bajo la sigla MHB. Este término fue propuesto por Garbaye (1994), quien las definió como bacterias asociadas a raíces y hongos micorrícicos que promueven selectivamente el establecimiento de la simbiosis micorrícica como tal.

Algunos microorganismos del suelo son conocidos por producir compuestos que aumentan las tasas de producción de exudados por la raíz. Esto, a su vez, estimula los micelios de los HMA en la rizósfera y facilita la penetración del hongo en la raíz. Las hormonas vegetales, producidas por el estímulo de microorganismos del suelo, afectan el establecimiento de los HMA (Azcón-

Aguilar & Barea, 1997). Los microorganismos de la rizósfera también pueden influir en las etapas de desarrollo presimbiótico, aumentando la tasa de germinación de esporas y el crecimiento micelial (Azcón-Aguilar & Barea, 1997).

Los principales mecanismos a través de los cuales las MHBs pueden favorecer el establecimiento de la simbiosis micorrícica, según lo estudiado por Johansson et al. (2004), pueden resumirse en:

- Efecto en la receptividad de la raíz, ya que las bacterias proliferan en la rizósfera previo al desarrollo del hongo simbiótico. Ejemplo de ello es *Pseudomonas* sp. que mediante la producción de enzimas degradadoras de pared celular promueven el establecimiento de endomicorrizas arbusculares en raíces de trébol.
- Efecto sobre el reconocimiento entre el hongo micorrícico y la raíz, la cual suele tener cierta especificidad.
- Efecto sobre el crecimiento fúngico, ejerciendo una estimulación trófica.
- Efecto en la modificación físico-química de las condiciones del hábitat en la fracción rizosférica.
- Efecto sobre la germinación de los propágulos fúngicos.

En la **ilustración Nº 3** se presentan los diferentes mecanismos y sitios de acción de los microorganismos sobre la raíz vegetal (Johansson et al., 2004).

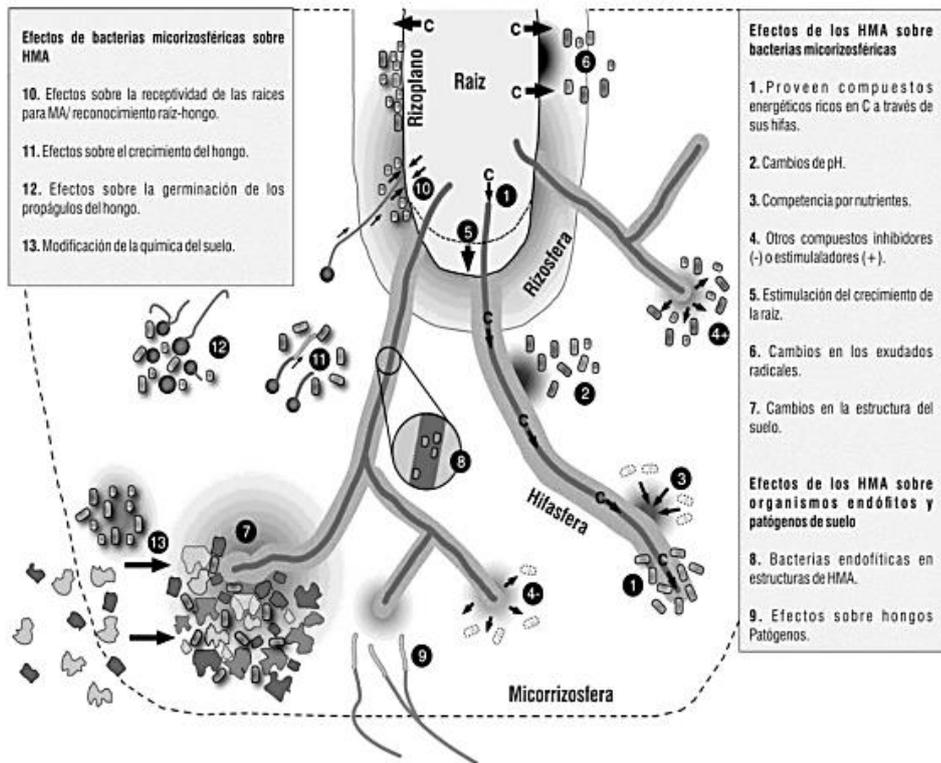


Ilustración 3. Esquema de las posibles interacciones entre los componentes de la micorriza. Fuente: Johansson et al., 2004.

En adición a estos efectos producidos por las bacterias sobre los hongos, las micorrizas a su vez, producen un impacto en la composición de comunidades bacterianas (Artursson et al., 2006). Este impacto puede ser retransmitido a través de la raíz de la planta porque el establecimiento de la micorriza cambia la composición química de los exudados de la raíz y éstas son a menudo una fuente de alimentos a las bacterias asociadas en la micorrizosfera (Azcón-Aguilar & Bago, 1994; Barea, 1997; Gryndler, 2000; Artursson et al., 2006).

5.3.6 Hongos micorrícicos y estabilidad del suelo

La estructura del suelo es la disposición tridimensional de varios componentes formando una matriz compleja. Esta matriz está conformada por subestructuras denominadas **agregados**, consistentes en una conglomeración de partículas primarias (arcillas, micas, arenas, minerales) materia orgánica, organismos vivos y sus exudados. La unión de estos componentes es irregular, estableciéndose poros por los que circulan fluidos líquidos y gaseosos. Las asociaciones órgano-

minerales se consideran las unidades estructurales de los agregados del suelo (Lehmann & Rillig, 2015).

Los agregados son estables cuando las partículas del suelo se mantienen unidas frente a diferentes condiciones de humedad, deshidratación, congelamiento, descongelamiento, crecimiento de la planta y actividad microbiana (Hillel, 1982).

La formación de agregados del suelo está influenciada por la actividad biológica, es por ello que los mismos representan un factor a considerar en la organización a pequeña escala del microbioma del suelo. Es un mecanismo trascendental por el cual se almacena carbono orgánico en el suelo, por ello, los agregados tienen importancia en la funcionalidad del mismo y los procesos del ecosistema (Miller & Jastrow, 1992; Rillig et al., 2017).

Los microagregados pueden soportar fuertes tensiones mecánicas y fisicoquímicas, lo que les permite persistir en los suelos durante varias décadas. Junto con la heterogeneidad fisicoquímica de sus superficies, la estructura tridimensional de los microagregados proporciona una gran variedad de nichos ecológicos que contribuyen a la gran diversidad biológica que se encuentra en los suelos (Totsche et al., 2018).

La formación de los agregados responde a un ciclo comprendido por tres fases: formación del agregado, el período del agregado estable y la eventual desintegración (Lehmann & Rillig, 2015). El suelo se agrega esencialmente por dos procesos: fisicoquímicos y biológicos. En los procesos fisicoquímicos están involucrados la atracción de partículas arcillosas con cationes de la solución del suelo, como el Ca^{2+} y el Fe^{2+} , o con coloides orgánicos, como ácidos húmicos y fúlvicos, y por expansión-contracción de los materiales arcillosos. Los agregados que se forman mediante dichos procesos presentan baja estabilidad en el agua. En cuanto a los procesos biológicos, estos están mediados fundamentalmente por la actividad biológica de los distintos grupos de organismos que viven en el suelo (González-Chávez et al., 2004).

Los microorganismos del suelo producen sustancias poliméricas extracelulares (EPS) para adherirse a las superficies minerales, esto es favorecido por diversos grupos funcionales, específicamente grupos carboxilo, amida y fosforilo (Omoike & Chorover, 2006).

Los modelos existentes sobre la agregación mediada biológicamente en los suelos reconocen una microestructura modificada por todas las especies biológicas que co-existen en el suelo (Doriz et al., 1993). El tamaño del agregado suele depender del tamaño del organismo involucrado en su formación. El efecto principal de la rizósfera en la estructura del suelo puede estar relacionado con la misma como el sitio privilegiado para el crecimiento de una amplia gama

de microorganismos de varios tamaños, cada uno de los cuales organiza el material a su propia escala. En los suelos, la actividad biológica general produce micro y macroagregados estables (Elliot, 1986).

Las bacterias poseen relevancia en la formación y estabilización de los microagregados por la segregación de polisacáridos (Christensen, 2001; Six et al., 2004). Los hongos tienen una participación específica en la formación de agregados, tanto de macroagregados debido a su estructura hifal, que enreda físicamente las partículas, como de microagregados por los polímeros extracelulares. Dorioz et al. (1993) observaron tres efectos principales de los hongos del suelo: orientación de las partículas de arcilla alrededor de las células, secreción de polisacáridos extracelulares que inducen la unión local de partículas de arcilla, y un efecto de empaquetamiento general por hifas. Estos efectos conducen a la formación de una microestructura, en el entorno inmediato de la célula, conformando un nuevo microambiente.

Los procesos mediante los cuales los HMA contribuyen en la agregación de partículas del suelo se basan en dos acciones, una mecánica y otra quelante. En la acción mecánica, las hifas de los hongos actúan como agentes de enlace formando un entramado en el que sujetan, envuelven y aglomeran distintos componentes y partículas, tanto arcillas como arenas, presentes en la región del suelo colonizada (Dorioz & Robert, 1987). El efecto de empaquetamiento generado por las redes de micelios, pelos y eje de la raíz, que crecen en las fisuras y enredan la masa de arcillas, tienden a crear un macroambiente con dimensiones entre 20 y 50 micras.

La participación de los HMA en la formación de agregados por acción quelante, se origina por la secreción de polisacáridos extracelulares. Los polisacáridos penetran e impregnan la fase mineral del entorno, a una distancia que abarca entre 1 y 50 micras (Tisdall, 1991; Dorioz et al., 1993). Los polisacáridos parecen estar ampliamente presentes como una interfaz entre la biota del suelo y los minerales circundantes, la asociación arcilla-polisacárido probablemente constituye el microambiente de los microorganismos del suelo (Theng, 1979).

La formación de agregados por el efecto de polisacáridos aumenta la retención de agua de las arcillas, modificando los patrones de contracción e hinchazón (Chenu & Cosentino, 2011). Esta acción contribuye a estabilizar la estructura de la fracción mineral, y a incrementar la resistencia del suelo frente a los procesos de erosión (Miller & Jastrow, 1992).

Este rol de los hongos tiene un importante potencial para identificar los rasgos que permiten predecir los mecanismos de agregación del suelo y las etapas del proceso: formación, estabilización y desintegración (Rillig et al., 2017).

Como lo señalan Golchin et al. (1996) y Kallenbach et al. (2016), la comunidad microbiana produce una gran diversidad de compuestos a partir de sustratos de bajo peso molecular presentes en la rizósfera.

Los HMA producen una glicoproteína insoluble de elevado peso molecular denominada **glomalina** que se ha encontrado en suelos de diversos ecosistemas y con relativa abundancia, y una lenta velocidad de degradación (Rillig et al., 2001). Está compuesta por un complejo de hierro, aminoácidos y carbohidratos, aunque aún se desconoce su estructura química completa (Nichols, 2003). Esta molécula puede representar hasta un 52 % del carbono total en suelo (Schindler et al., 2007)

La glomalina simboliza un componente importante en la retención de carbono en el suelo por su alta recalcitrancia y capacidad para formar agregados estables (Rillig, 2004). Suelos con alta agregación presentan mayor resistencia a las fuerzas erosivas con mejor intercambio gaseoso y capacidad de almacenamiento de agua y nutrientes, conteniendo simultáneamente amplia heterogeneidad en los microbiomas conformados (Miller & Jastrow, 1992).

En la **ilustración N° 4** se observa un esquema de los agregados del suelo formados y estabilizados a partir de las hifas de los HMA.

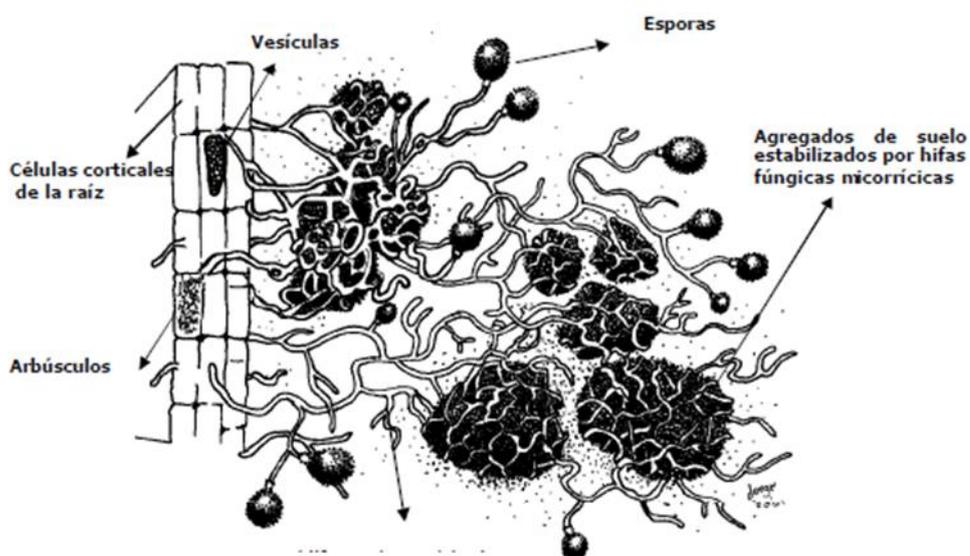


Ilustración 4. Esquema de los agregados del suelo y los componentes de las micorrizas en el suelo. **Fuente:** González-Chávez et al. (2008).

5.4. Hongos micorrícicos en los ecosistemas semiáridos

Las plantas que crecen en ecosistemas áridos o semiáridos se han adaptado, mediante una variedad de formas, a las condiciones ambientales extremas existentes en estos hábitats, principalmente al déficit hídrico (Pyke & Archer, 1991; Villagra et al., 2013). Estos ecosistemas están caracterizados por bajas precipitaciones, con largos períodos de sequía coincidentes con elevadas temperaturas estivales, y altas tasas de evapotranspiración reforzada por el viento. La adaptación a estas condiciones ambientales, se suman a aquellas relacionadas a las características de los suelos como otro factor de estrés, ya que presentan bajos porcentajes de materia orgánica, escasos nutrientes como el nitrógeno y el fósforo, y altos niveles de salinidad (Paruelo et al., 1998; Páez et al., 2004; Abraham et al., 2009).

Además de los sistemas de protección intrínsecos de las plantas contra el déficit hídrico y demás condiciones adversas, se ha demostrado que la mayoría de las especies vegetales en zonas áridas son micorrizadas (Trappe, 1981). La asociación simbiótica con HMA resulta un componente clave de estos ecosistemas, debido a su papel esencial en el mantenimiento de la cobertura vegetal, aumentando su capacidad para superar las condiciones de estrés hídrico, poca disponibilidad de nutrientes y altos niveles de salinidad (Allen, 2007; Barea et al., 2007).

Varios estudios han demostrado que la simbiosis de HMA puede proteger a las plantas hospedadoras contra los efectos perjudiciales del estrés por sequía y los mecanismos implicados (Augé 2001; Ruiz-Lozano, 2003; Augé 2004). Los más importantes son:

- Absorción directa y transferencia de agua a través de las hifas fúngicas a la planta hospedadora (Hardie 1985; Ruiz-Lozano & Azcón 1995; Marulanda et al., 2006).
- Mejor ajuste osmótico de las plantas micorrizadas (Ruiz-Lozano et al., 1995; Kubikova et al., 2001; Augé et al., 2003).
- Mejora del intercambio de gases en las plantas (Ruiz-Lozano et al., 1995; Goicoechea et al., 1997; Green et al., 1999; Augé et al., 2003).
- Cambios en las propiedades de retención de agua del suelo (Augé, 2001).

- Protección contra el daño oxidativo generado por la sequía (Ruiz-Lozano et al., 1995; Porcel & Ruiz-Lozano, 2004).

La baja densidad de propágulos micorrícicos en ecosistemas semiáridos puede limitar el restablecimiento exitoso de plantas nativas (Sylvia, 1990). A su vez, se ha evidenciado que la degradación de la cobertura vegetal ejerce un efecto negativo sobre la diversidad de los HMA (Barea et al., 2007). Sin embargo, estos propágulos no desaparecen por completo ante disturbios en el ecosistema, lo que sugiere la existencia de ecotipos resistentes, que pueden utilizarse como inóculos para nuevas plantas (Cuenca et al., 2007; Barea et al., 2011).

Diversos estudios relacionados con los HMA en ecosistemas áridos y semiáridos han demostrado bajos valores de diversidad de hongos en estos ambientes (Calvente et al., 2004; Ferrol et al., 2004). Las especies del género *Glomus* son las más abundantes en estas regiones (Dodd & Kribun, 1984; Requena et al., 1996; Ferrol et al., 2004; Barea, 2007). El dominio de este género podría deberse al éxito evolutivo de este taxón, determinado por la alta capacidad de esporulación y de colonizar las raíces a partir de fragmentos de hifas (Öehl et al., 2009).

5.5. Actividad microbiana como indicador biológico del suelo

El mantenimiento de la productividad de un ecosistema depende principalmente de la transformación del carbono orgánico y, en consecuencia, de la biomasa microbiana (Coyne, 2000). Los suelos proporcionan un amplio conjunto de servicios vitales del ecosistema (Drobnik et al., 2018). Por lo tanto, el interés en los elementos de la función biológica del suelo de los sistemas naturales ha crecido (Bünemann et al., 2018). Las comunidades microbianas del suelo son responsables de la descomposición de los compuestos orgánicos, del ciclo biogeoquímico de nutrientes, del flujo de energía en el suelo, de generar estabilidad en los agregados y promover el crecimiento vegetal. La biomasa microbiana y la actividad en el suelo se han identificado como las características más sensibles a las variaciones en la calidad del mismo (Schloter et al., 2003).

La calidad del suelo integra los componentes físicos, químicos y biológicos del suelo y sus interacciones (Doran & Parkin 1994; Karlen et al., 2001). En 1994, la Sociedad Americana de Ciencias del suelo (Soil Science Society of America, SSSA) contribuyó al desarrollo del concepto

de **calidad del suelo**, al cual definieron como la capacidad de un tipo específico de suelo para funcionar, dentro de los límites de un ecosistema natural o manejado, para mantener la productividad de las plantas y las animales, conservar o mejorar la calidad del aire y del agua, y apoyar la salud y la vivienda humana (Karlen et al., 1997).

La calidad del suelo puede evaluarse tanto para los agroecosistemas donde el servicio ecosistémico principal es la productividad, como para los ecosistemas naturales donde los objetivos principales son el mantenimiento de la calidad ambiental y la conservación de la biodiversidad (Bünemann et al., 2018).

El debate del concepto de calidad del suelo acarrió la incorporación del concepto **salud del suelo**. A diferencia de la calidad, la salud del suelo capturaría los atributos ecológicos del suelo con implicancias más allá de su capacidad de productividad. Estos atributos son principalmente los asociados a la biota del suelo, como su biodiversidad, la estructura de la red trófica, su actividad y la gama de funciones que desempeña (Gregorich et al., 1997). El concepto de salud del suelo abarca la naturaleza viva y dinámica del suelo, enfocado en la capacidad continua del suelo para sostener el crecimiento de las plantas y mantener sus funciones (Bünemann et al., 2018).

Karlen et al. (2003) sostienen que la evaluación de la calidad y salud del suelo está destinada a proporcionar una mejor comprensión y conciencia de que los recursos del suelo poseen propiedades y procesos biológicos, químicos y físicos que posibilitan la realización de servicios ecosistémicos esenciales. Se están llevando a cabo numerosos estudios para examinar la precisión, sensibilidad y utilidad de varias propiedades y procesos del suelo, que posibiliten la selección y evaluación de indicadores de calidad y salud del suelo en función de múltiples atributos: biológicos, químicos, físicos y sus interacciones (Karlen et al., 1997; Brejda et al., 2000).

De todos los parámetros que pueden contribuir en brindar información sobre la funcionalidad del suelo, aquellos relativos a la actividad microbiana son los que tienen mayor sensibilidad frente a procesos de la contaminación, degradación o desertificación (Dick & Tabatabai, 1993). La biomasa, respiración y actividad enzimática microbiana son parámetros de la actividad de los microorganismos que responden de manera rápida ante cambios en la calidad del suelo (Ros et al., 2003; Hernández & García, 2003).

En los últimos años, algunos investigadores han considerado las propiedades microbianas del suelo, como la estructura de las comunidades, la biomasa microbiana y las actividades

enzimáticas del suelo como el *índice biológico de la salud del suelo* (Dilly & Munch, 1998; Van Bruggen & Semenov, 2000; Bossio et al., 2006; Harris, 2010). Las propiedades microbianas del suelo tienen una fuerte correlación con la salud del suelo (Schloter et al., 2003).

5.5.1. Respiración microbiana

El carbono de la biomasa microbiana en la mayoría de los suelos representa aproximadamente entre el 1 y 4 % del carbono orgánico total del suelo (Anderson & Domsh, 1978). La biomasa microbiana se considera el principal agente para la descomposición del carbono orgánico del suelo, la transformación de nutrientes, la estabilidad estructural y como indicador de contaminación del suelo (Wright & Islam, 2005; Brookes et al., 2008).

El carbono orgánico de los residuos vegetales es la fuente principal de energía para el crecimiento celular y el metabolismo microbiano en el suelo. Cuando el carbono orgánico sostiene el crecimiento de los microorganismos, la población de estos aumenta. La mineralización del carbono y la descomposición de residuos son características fundamentales del ciclo de nutrientes. Este proceso consiente la conversión de un compuesto orgánico de carbono, con liberación de dióxido de carbono (CO_2), y otros nutrientes como el amonio (NH_4^+), el fosfato (PO_4^{3-}) y el sulfato (SO_4^{2-}). La señal más evidente de la mineralización del carbono en el suelo es la respiración (Paul, 2007).

La respiración es el proceso de obtención de energía mediante la oxidación de sustratos orgánicos con consumo de oxígeno (O_2), liberación de CO_2 y agua (H_2O). La respiración suministra energía para el crecimiento y mantenimiento de la actividad metabólica (Jacinthe & Lal, 2005; Paul, 2007). La liberación de CO_2 es una medida de la actividad biológica total del suelo (Shinner et al., 1995). La degradación de la materia orgánica es un proceso inherente a todos los microorganismos heterótrofos y su tasa de respiración indica el nivel de actividad microbiana del suelo (Alef, 1995).

La respiración es uno de los parámetros más frecuentes y antiguos para cuantificar la actividad microbiana (Kieft & Rosacker, 1991). Esta medida responde a los cambios ambientales (Demkina & Ananeva, 1998). La determinación del desprendimiento de CO_2 también es útil para conocer el efecto de determinadas variables sobre la oxidación de la materia orgánica in situ (Caravaca & Roldán, 2003).

La medida del desprendimiento de CO₂ se emplea para estimar la biomasa microbiana del suelo que realmente es activa (García -& Rivero, 2008). La **tasa de respiración** es un indicador confiable de la tasa de crecimiento (Jacinthe & Lal, 2005). La respiración basal es el mejor indicador de la actividad metabólica global de las comunidades microbianas del suelo (Alef, 1995).

5.5.2. Enzimas asociadas al desarrollo microbiano

La diversidad de microorganismos que se encuentran en el suelo cumple funciones determinantes en la transformación de los componentes orgánicos e inorgánicos que se incorporan al mismo. Esto permite comprender su importancia en la nutrición de las plantas al efectuar procesos de transformación de elementos que pueden ser asimilados por sus raíces (Frioni, 2000).

La actividad microbiana del suelo da cuenta de las reacciones bioquímicas que suceden dentro de este heterogéneo y complejo sistema. Esta actividad está estrechamente relacionada con las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo, así también refleja cambios ocasionados a causa de las prácticas de manejo. Es por ello que la actividad enzimática permite monitorear el funcionamiento del suelo, entender los procesos que suceden dentro de esta matriz, las relaciones entre sus propiedades, los usos y prácticas de manejo (Rincón & Muñoz, 2005).

Las enzimas intervienen en la mayoría de los procesos del suelo y las funciones que realizan son de gran importancia. A saber, son responsables de la formación de moléculas orgánicas y tienen una participación vital en el ciclo nitrógeno, fósforo y carbono. Estas cumplen un papel fundamental en la degradación de los residuos vegetales y participan en procesos como la mineralización, inmovilización de nutrientes y fijación biológica de nitrógeno, entre otros (Dick & Tabatabai, 1993; Coyne, 2000; Caldwell, 2005; Carpa, 2009).

Las enzimas son proteínas cuyo papel es catalizar las reacciones químicas en los sistemas vivos, actúan sobre sustratos específicos, transformándolos en productos necesarios para los ciclos biológicos. Los organismos y las plantas liberan enzimas al suelo por secreción y por lisis celular después de su muerte. Un bajo porcentaje de estas proteínas quedan inmovilizadas y

estabilizadas en interacción con los diferentes componentes de la fase sólida del suelo, como las arcillas, moléculas orgánicas y complejos organominerales (Joinville et al., 2004).

En el suelo, la mayor producción de enzimas extracelulares se atribuye a los microorganismos por la proporción de su biomasa, su alta actividad metabólica y corto ciclo de vida (Dick & Tabatabai, 1993). En el suelo se ha detectado la actividad de hidrolasas, transferasas, oxidorreductasas y liasas que están directamente relacionadas con los ciclos biogeoquímicos de varios nutrientes (Coyne, 2000).

5.5.2.1. Actividad fosfatasa

El fósforo es uno de los macronutrientes que los organismos necesitan para desempeñar funciones vitales. Éste es un elemento estructural de los ácidos nucleicos, fosfolípidos, diversas enzimas y coenzimas. Además, está involucrado en el metabolismo energético, activación de metabolitos intermedios, transducción de señales y regulación de enzimas (Karandashov & Bucher, 2005).

La mineralización de fósforo orgánico a fósforo inorgánico soluble es una transformación llevada a cabo por un grupo de enzimas hidrolasas: las **fosfatasas** (Richardson, 2001). Estas enzimas participan en el ciclo del fósforo catalizando la hidrólisis de ésteres y anhídridos del ácido ortofosfórico a formas de fósforo asimilable para las plantas (Eivazi & Tabatabai, 1977; Nahas, 2002). Las enzimas más estudiadas han sido las fosfomonoestereasas que se clasifican en ácidas y alcalinas de acuerdo al pH en el que su actividad resulta óptima (Dick, 1984; Angers et al., 1993).

Las enzimas fosfatasas son producidas por microorganismos del suelo y por las raíces de las plantas. Las bacterias y los hongos micorrícicos del suelo participan de una manera fundamental en procesos que aumentan la disponibilidad de fósforo para las plantas (Makoi & Ndakidemi, 2008).

En ambientes donde los niveles de fósforo resultan limitantes, las plantas han desarrollado estrategias para adquirir y aumentar la eficiencia en el uso del fósforo presente en el suelo. Dichas estrategias incluyen modificaciones en la estructura y morfología de la raíz, cambios bioquímicos a nivel de los exudados radicales y mecanismos moleculares con transportadores

de fósforo, conformados por proteínas especializadas (Plassard & Dell, 2010). La simbiosis con HMA es otra de las estrategias desarrolladas, que la mayoría de las plantas utiliza para adquirir fósforo del entorno. Las hifas extrarradicales de los hongos simbióticos desempeñan un papel fundamental, al explorar el suelo, absorber el fósforo y traslocarlo hacia las raíces. La absorción de fósforo por parte de los HMA está mediada por la secreción de enzimas fosfatasas extracelulares (Koide & Kabir, 2000).

De acuerdo a un estudio realizado por Gianinazzi-Pearson & Gianinazzi (1978), a medida que se desarrolla la infección micorrícica, la actividad fosfatasa específica de micorriza aumenta. La actividad máxima coincide con el comienzo de la estimulación del crecimiento de las plantas, y esto sería debido a la formación de la infección micorrícica. La actividad fosfatasa máxima ocurre mientras la infección micorrícica es joven, con un desarrollo 100 % arbuscular, con arbusculos activos y bien desarrollados. Estos son considerados el sitio principal de transferencia de fósforo desde el hongo a la célula vegetal (Cox & Tinker, 1976).

Continuando con el proceso de infección, la actividad fosfatasa comienza a disminuir ligeramente y la infección alcanza su máximo desarrollo. La actividad fosfatasa cae bruscamente cuando la infección por micorrizas comienza a envejecer considerablemente. Este envejecimiento se refleja por la alta proporción de vesículas y arbusculos senescentes (Gianinazzi-Pearson & Gianinazzi, 1978).

La estrecha correlación existente entre la actividad fosfatasa, las etapas morfológicas y fisiológicas de la infección y la respuesta de crecimiento de las plantas, sugieren que estas enzimas son indicadores de la actividad micorrícica y la potencialidad del suelo para mineralizar el fósforo orgánico contribuyendo en el ciclo de nutrientes del ecosistema (Gianinazzi-Pearson & Gianinazzi, 1978; Maire et al., 1999).

5.6. Desertificación y restauración ecológica

En zonas áridas y semiáridas, la **desertificación** es provocada principalmente por la variabilidad climática y por las actividades humanas (Whisenant, 1999). La desertificación constituye un problema que provoca consecuencias económicas, sociales y ambientales (Abraham, 2002).

Según la Dirección Nacional de Conservación del Suelo y Lucha contra la Desertificación, en Argentina las zonas afectadas por la desertificación abarcan el 75% del territorio. Dentro de las principales causas de la problemática se encuentran las prácticas agrícolas inapropiadas, junto con el inadecuado uso de los recursos y la pérdida de la biodiversidad, entre otras (Pérez, 2010). En la actualidad, más de 60 millones de hectáreas están sujetas a procesos erosivos de intensidad moderada a grave, y cada año se agregan 650 mil hectáreas con distintos grados de erosión (Pérez Pardo et al., 2010).

En la Patagonia, la actividad ganadera ejerce una fuerte presión en el ambiente a causa del sobrepastoreo, siendo uno de los principales disturbios que impacta sobre la cobertura vegetal. Esta actividad intensiva produce variaciones en la estructura, función y propiedades del suelo, disminuyendo la cobertura vegetal, disponibilidad del banco de semillas y de nutrientes, induciendo cambios en la vegetación hacia estados alternativos estables (Paruelo et al., 1993).

Según Del Valle et al. (1998), la desertificación alcanza un 92% de la superficie de la provincia del Neuquén. En este contexto, Pérez (2010) afirma que las mismas se están degradando como consecuencia del pastoreo excesivo, la actividad hidrocarburífera, la deforestación y la fragmentación de hábitats.

Esta problemática afecta el equilibrio de los ecosistemas y de los procesos físicos, químicos y biológicos que los mantienen en vigor, desencadenando una serie de fenómenos destructivos de todos los elementos que promueven el equilibrio (López Bermúdez, 2006). Dentro de estas consecuencias se encuentran principalmente la pérdida de materia orgánica del suelo, desestructuración y compactación por el impacto de las gotas de lluvia sobre el suelo desnudo, perturbación en la regulación del ciclo hidrológico, la vulnerabilidad de los suelos a la erosión hídrica y eólica, la salinización, el empobrecimiento de la fertilidad de los suelos y la pérdida de la biodiversidad (López Bermúdez, 2006).

A la vez, la desertificación puede contribuir al calentamiento mundial al incrementar las emisiones de CO₂, por disminución de la cobertura vegetal, afectando de forma indirecta en la absorción (o reflejo) de la energía solar por parte del suelo. En definitiva, la desertificación puede favorecer, significativamente, al cambio climático y a la pérdida de biodiversidad (López Bermúdez, 2006).

En los ecosistemas desertificados, la disminución de la cobertura vegetal se asocia a la falta de estructuración del suelo y pérdida de hábitat para la comunidad microbiana. La pérdida de vegetación representa un impacto negativo en el hábitat predilecto para los microorganismos

del suelo, que en la zona rizósferica se nutren de los exudados ricos en carbohidratos o que dependen para establecer su ubicación y nutrición por su carácter endosimbionte (Barea, 1997). En los ambientes desertificados, la actividad microbiana asociada a las plantas, se vería afectada en su composición, magnitud y funcionalidad por el impacto negativo de la pérdida de la cobertura (Allen, 2007).

La lucha contra la desertificación busca garantizar la productividad a largo plazo de las tierras secas y promover mejoras en la calidad de vida de sus habitantes (Abraham, 2006). Para ello, una de las alternativas es la restauración ecológica, la cual tiene como objetivo ayudar al restablecimiento de un ecosistema que se ha degradado, dañado o destruido (SER, 2004).

Las medidas para combatir la desertificación incluyen acciones de restauración ecológica, siendo la recuperación de la cubierta vegetal una de las prioridades de los programas de lucha contra la desertificación (Cortina et al., 2011; Martínez Carretero & Dalmaso, 2005). La conservación y el mantenimiento de los microorganismos del suelo es otro de los parámetros a recuperar cuando éste se encuentra sometido a procesos de degradación (Powlson et al., 1987).

Una forma de proteger la biodiversidad es la creación de áreas naturales protegidas. Estas representan una herramienta fundamental para la conservación de la biodiversidad y el patrimonio cultural asociado. Las áreas naturales protegidas han sido creadas y administradas históricamente por organismos gubernamentales que, de acuerdo a la vocación de conservación del territorio natural, pueden realizar protección absoluta o permitir actividades que van desde la recreación hasta el uso extractivo de recursos naturales (Encabo et al., 2014).

El Parque Universitario Provincia del Monte fue creado bajo la Ordenanza N° 0714/04 del Consejo Superior de la Universidad Nacional del Comahue, enmarcado como un Área Protegida Municipal, estando por ello regulado por el Sistema Municipal de Áreas Protegidas de la ciudad de Neuquén (Ordenanza Municipal N° 11.874/10). Los objetivos de su gestión se orientan a la conservación del paisaje de borde de meseta y taludes de barda, su biodiversidad y recursos geológicos. Además de ello, constituye un espacio de conservación del ecosistema regional del Monte destinado a la investigación y a visitas públicas organizadas (Menichelli, 2009).

Al encontrarse dentro de un conglomerado urbano, el Parque Universitario se vuelve vulnerable a innumerables amenazas propias de la expansión urbana. Una de ellas es la densificación, en la cual la frontera urbana avanza sobre el entorno natural, haciendo que estos espacios sufran una fuerte presión ejercida por sus usos (Encabo et al., 2014).

5.7. Antecedentes de investigación

Existen investigaciones que han abordado el estudio de la estructura de la vegetación y la distribución florística en la Patagonia y, en particular en la región fitogeográfica del Monte. Busso & Bonvissuto (2009) y Bonvissuto & Busso (2013), de acuerdo a los estudios publicados, determinaron que los parches de vegetación del Monte Austral Neuquino se caracterizan por presentar una comunidad co-dominada por *Larrea divaricata* (jarilla) y *Atriplex lampa* (zampa). A nivel de dimensiones los parches de vegetación presentan un diámetro de 315 ± 25 cm (mayor) y 207 ± 16 cm (menor), cuyo montículo de suelo se eleva 23 ± 2 cm respecto al suelo desnudo que lo rodea, alcanzando 113 ± 12 cm de altura los individuos más altos. La especie más alta identificada por dichos autores ha sido *Larrea divaricata*. Respecto a la heterogeneidad espacial en este ecosistema, establecieron una distancia entre parches de vegetación de 170 ± 18 cm, con un $58 \pm 2\%$ de cobertura vegetal y una superficie cubierta por parche de $5,93$ m².

Así también se encontraron estudios previos de las características físicas y químicas del suelo de los parches de vegetación del Monte Austral. Diversos autores (Rostagno et al., 1991; Gaitán et al., 2007) han mencionado que los parches de vegetación, en comparación con sectores interparche, presentan menores valores de: densidad aparente del suelo, pH, amplitud térmica y velocidad del viento. En tanto que presentan mayores valores respecto a: contenido hídrico del suelo, materia orgánica, concentraciones de nutrientes (nitrógeno, fósforo y potasio), relación carbono-nitrógeno (C/N) del suelo y velocidad de infiltración del agua. Los parches de vegetación representan áreas de suelo con niveles de fertilidad y capacidad de retención de agua más elevada. La concentración de carbono orgánico en los primeros 10 cm del suelo de los montículos es de $16,0$ g/kg, mientras que el interparche alcanza los $5,5$ g/kg, lo cual refuerza su actuación como islas de fertilidad.

Según Aguiar & Sala (1999) las zonas de los parches de vegetación de la Patagonia muestran un patrón de materia orgánica y nutrientes minerales más alto en comparación con la matriz de baja cobertura. Esto comprueba que las islas de fertilidad, o parches, son consecuencia de procesos de acumulación impulsados por procesos bióticos y abióticos.

Se ha documentado en varios desiertos del mundo, que islas de fertilidad formadas bajo el dosel de árboles y arbustos poseen mayor contenido de nitrógeno, compuesto nutritivo limitante para el crecimiento de las plantas (Oliva et al., 1993; Schlesinger et al., 1997; Vitousek et al., 1997; Stubbs & Pyke, 2005; Ewing et al., 2007).

Por otro lado, se han publicado trabajos de investigación referidos a los microorganismos en zonas áridas y semiáridas de otros países. Tal es el caso de Celaya & Castellanos (2011) quienes destacaron la importancia de los microorganismos en la mineración del nitrógeno del suelo en estos ecosistemas. Autores como Abril et al., (2009) y Vega Ávila et al. (2010) estudiaron los efectos de la heterogeneidad espacial y temporal en el desierto del Monte Central de la Argentina sobre los principales parámetros funcionales del suelo, incluyendo la abundancia de los microorganismos. A partir de sus investigaciones determinaron que no existen diferencias significativas en la abundancia de microorganismos entre parches de vegetación y zonas de interparche. Sin embargo, cuando se ha perseguido el objetivo de evaluar la actividad de los microorganismos entre ambos sectores algunos autores han encontrado diferencias significativas (Azcón-Aguilar et al., 2003).

Se han reportado investigaciones de los microorganismos y su relación con la vegetación de suelos áridos desertificados del Mediterráneo. Al respecto, Azcón-Aguilar et al. (2003) han identificado que la presencia de las micorrizas favorece la presencia y contribuye al desarrollo de diferentes especies vegetales. Mediante sus investigaciones observaron una mayor cantidad de propágulos de HMA en la rizósfera de las especies arbustivas establecidas en los parches respecto a los sectores de suelo desnudo.

Existen investigaciones que han evaluado el aporte de los microorganismos al suelo a nivel experimental. Albaladejo (1995) identificó que a partir de la inoculación de HMA se observó un aumento de la adaptación de las plantas a las condiciones ambientales de los ecosistemas semiáridos. Michelsen & Rosendahl (1989) sugirieron que los HMA son de gran importancia en regiones semiáridas debido a su efecto en la inducción de tolerancia a la sequía y utilización de los nutrimentos. Por otra parte, Requena et al. (2001) sugirieron que la introducción de especies de HMA asociados a plantas y con un manejo de simbiosis microbianas es una herramienta exitosa para la recuperación de ecosistemas áridos.

Sin embargo, no se han encontrado estudios en los ecosistemas del Monte Austral que aborden la relación entre los microorganismos del suelo y la heterogeneidad espacial. De la misma forma, no se han identificado estudios de la actividad microbiana asociada a la composición florística de la región. El conocimiento de los microorganismos del suelo y su actividad metabólica y enzimática todavía es escaso. Considerando que los microorganismos representan un factor clave para el establecimiento, crecimiento y desarrollo de la vegetación, y contribuyen en determinados aspectos del funcionamiento edáfico, los objetivos perseguidos

en esta investigación resultarán clave para comenzar a comprender las relaciones entre los microorganismos y la vegetación que se establecen en el Monte Austral.

Debido a la ubicuidad de los microorganismos del suelo y la importancia de los servicios ecosistémicos que ofrecen, esta investigación podrá contribuir en la comprensión de las consecuencias de la degradación por pérdida de la cobertura vegetal. Como así también, el conocimiento alcanzado podrá ser un aporte inicial para establecer medidas efectivas para la restauración ecológica de ecosistemas áridos y semiáridos.



■ INTRODUCCIÓN

■ OBJETIVOS

■ MARCO TEÓRICO

■ MATERIALES Y MÉTODOS

■ RESULTADOS

■ DISCUSIÓN

■ CONCLUSIÓN

■ BIBLIOGRAFÍA



6. Materiales y métodos

a. Área de estudio

El Monte es un desierto subtropical de clima templado cálido y semidesértico ubicado en el oeste de Argentina. Este bioma se extiende desde los 24 ° 35' S en la provincia de Salta hasta los 44 ° 20' S en la provincia de Chubut. Limita al oeste con los Andes, en el sur por el semidesierto patagónico, y al este con los bosques subtropicales del Chaco Seco y el Espinal (Morello, 1958; Cabrera, 1976; Abraham et al., 2009). La región fitogeográfica del Monte es comúnmente dividida en dos sectores diferenciados: el Monte Septentrional (entre los paralelos 23° 00' S y 32° 50' S), conocido como Monte de Sierras y Bolsones, y el Monte Meridional (entre los 31° 30' S y 44° 20' S), conocido como el Monte de Llanuras y Mesetas (Morello, 1958).

A pesar de su gran extensión, la fisonomía y la composición florística de la región son bastante homogéneas. Las planicies están dominadas por arbustos *Zygophyllaceae*: *Larrea* spp. Cav. y *Bulnesia* spp. C. Gay, mientras que las riberas y los lavados están ocupados principalmente por árboles y arbustos de leguminosas: *Prosopis* spp. L., *Parkinsonia* spp. Tul y *Geoffroea* spp. Jacq. (Videla et al., 2009).

El clima es semiárido a árido, con tasas altas de evaporación reforzadas por el viento. La precipitación media anual varía entre los 100 a 450 mm, altamente influenciada por las características del relieve circundante. Por otro lado, la temperatura media anual varía entre los 10 y 18° C, observando valores más bajos en la zona norte del área, donde las isothermas son dependientes de la topografía. Las precipitaciones se producen principalmente durante la estación de verano en la mayor parte del Monte, hasta el 70% del total en el norte (Abraham et al., 2009).

Los suelos una profundidad muy variable, con texturas desde arenosas hasta arcillosas, pH y fertilidad variable. Estos están conformados principalmente por el orden de los Entisoles y Aridisoles, y en menor proporción por Molisoles (Fernández Gálvez, 2010).

Se realizó el relevamiento del Área Natural Protegida “Parque Universitario Provincia del Monte” el cual se encuentra en el ejido urbano de la ciudad de Neuquén, ocupando 72 hectáreas de las 90 hectáreas aproximadamente que abarca el predio de la UNCo (ver **ilustración Nº 5**).

El Parque limita al norte y noreste con el barrio Rincón Club de Campo, al este con el barrio Bocahue, al sur con las edificaciones de la UNCo y al oeste con la calle de ingreso al barrio Rincón de Emilio. En la *ilustración N° 5*, se presentan las coordenadas de sus límites.

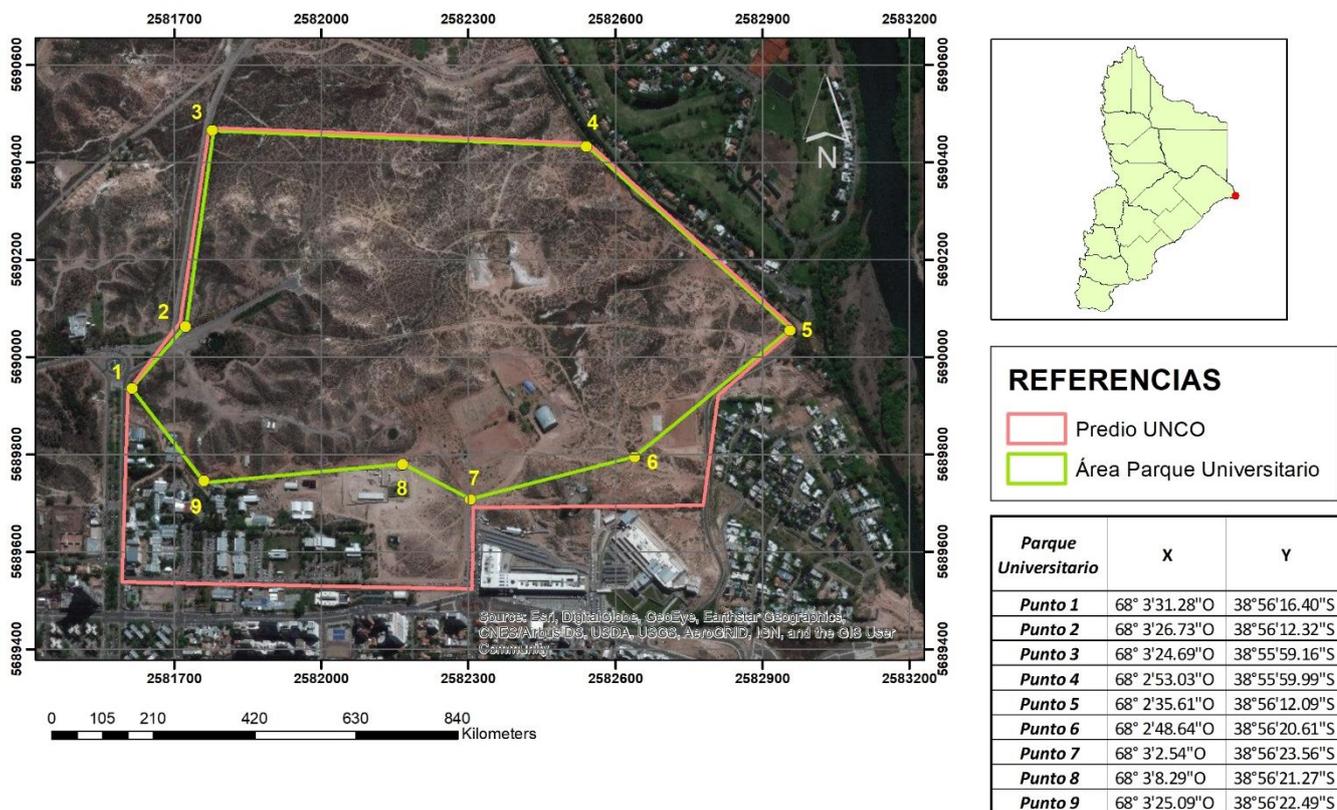


Ilustración 5. Polígonos que delimitan el área del predio de la Universidad Nacional del Comahue (rosa) y el Parque Universitario Provincia del Monte (verde). En la tabla se muestran las coordenadas de los puntos correspondientes a los límites del Parque Universitario. Fuente: Menichelli, 2009.

La región se caracteriza por la incidencia de fuertes vientos que determinan una alta evapotranspiración. Las precipitaciones son escasas, generalmente en celdas aisladas, con mayor incidencia estival acompañadas de elevadas temperaturas.

El estudio se realizó entre mayo 2018 y abril 2019. En dicho período, las precipitaciones oscilaron entre 51,1 mm en Julio (estación invernal) y 0,1 mm en abril 2018 (estación otoño). En los meses de enero y marzo 2019 no se registraron precipitaciones (Estación meteorológica del Laboratorio de Rehabilitación y Restauración de Ecosistemas Áridos y Semiáridos). La temperatura máxima registrada fue de 40° en el mes de enero 2019 y la mínima de -4° en julio

2018, con un registro atípico en enero 2019 en el que se presentó una mínima de -6° (Meteored, 2019)¹.

b. Relevamiento de campo

i. Determinación de la cobertura vegetal

La cobertura vegetal del área estudiada se determinó mediante 6 transectas de intercepción de 30 m cada una (Matteucci & Colma, 1982). Este método consistió en la medición de la porción de línea interceptada por cada especie, como se esquematiza en la **ilustración Nº 6**. El porcentaje de cobertura final se calculó sumando las longitudes interceptadas por cada especie, dividida por la longitud total de la transecta realizada. Se registraron las coordenadas geográficas con el Sistema de Posicionamiento Global (GPS), las cuales se presentan en la **tabla Nº 1**. En la **ilustración Nº 7** se presenta la ubicación de cada transecta en el área de estudio.

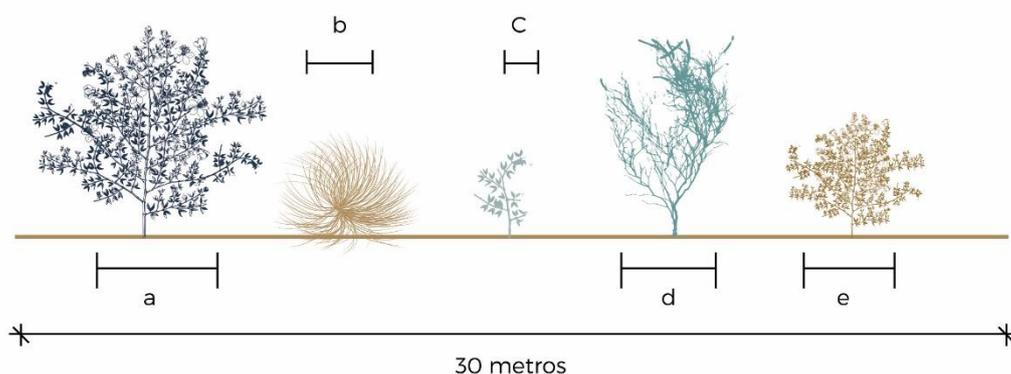


Ilustración 6. Esquema de una transecta de intercepción de 30 m.

¹ <https://www.meteored.com.ar>

Tabla N° 1. Coordenadas geográficas de las transectas para el muestreo de la cobertura del suelo.

Referencia del punto	Coordenada del punto
Transecta 1 (cobertura)	38°56'7.40"S 68° 3'14.39"O
Transecta 2 (cobertura)	38°56'6.76"S 68° 3'18.83"O
Transecta 3 (cobertura)	38°56'11.37"S 68° 3'10.43"O
Transecta 4 (cobertura)	38°56'7.34"S 68° 3'10.25"O
Transecta 5 (cobertura)	38°56'5.69"S 68° 3'8.92"O
Transecta 6 (cobertura)	38°56'2.84"S 68° 3'14.82"O

Fuente: Google Earth, 2019.



Ilustración 7. Ubicación de las transectas de intercepción para el muestreo de la cobertura de vegetación, señaladas mediante un globo rojo cada una y acompañadas con su correspondiente línea recta (30 m). Fuente: Google Earth, 2019.

ii. Selección de puntos de muestreo de suelo y análisis de la vegetación

Se realizaron 5 transectas de Canfield de 50 m cada una, ubicadas aleatoriamente (Candfield, 1941). Se registraron las coordenadas geográficas con el Sistema de Posicionamiento Global (GPS) cuyos datos se presentan en la **Tabla N° 2** y se muestra su ubicación en la

ilustración Nº 8. En cada transecta, se seleccionaron al azar 5 unidades muestrales de parche con su respectiva zona de interparche (distanciado a 80 cm).

Tabla Nº 2. Coordenadas geográficas de las transectas para el muestreo de suelo.

Referencia del punto	Coordenada del punto
Transecta 1	38°56'7.88"S 68° 3'14.44"O
Transecta 2	38°56'2.29"S 68° 3'12.10"O
Transecta 3	38°56'6.92"S 68° 3'8.82"O
Transecta 4	38°56'3.70"S 68° 3'4.90"O
Transecta 5	38°56'3.54"S 68° 3'1.85"O

Fuente: Google Earth, 2019.

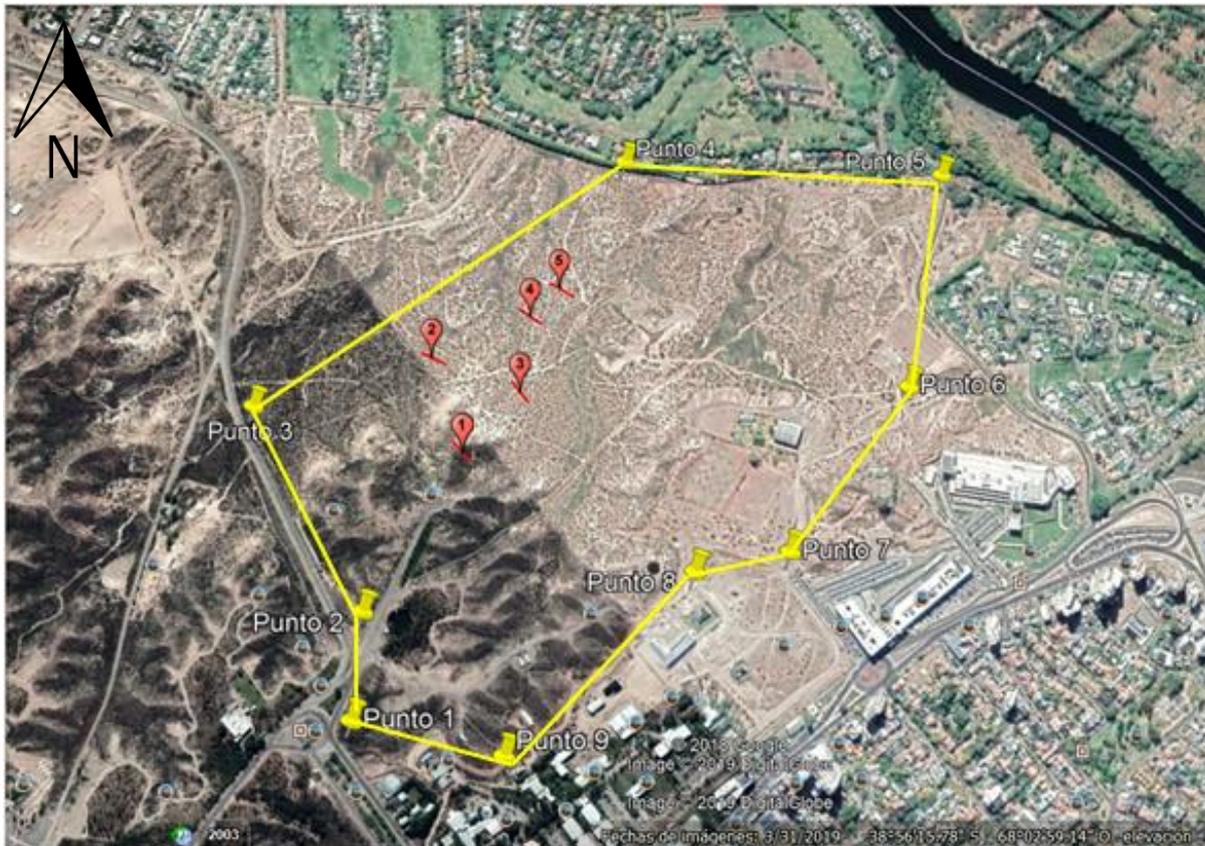


Ilustración 8. Ubicación geográfica de las transectas de Canfield para la selección de las unidades muestrales, señaladas mediante un globo rojo cada una y acompañadas con su correspondiente línea recta (50 m). **Fuente:** Google Earth, 2019

c. Muestreo de suelo de parches e interparches

Como se esquematiza en la **ilustración Nº 9**, a partir de cada una de las 5 transectas de 50 m se seleccionaron 5 parches de vegetación en cada una, resultando en un total de 25 unidades muestrales. Por cada una de ellas se seleccionó su respectivo interparque (ver **ilustración Nº 10**). Las muestras de suelo se tomaron entre los 0 y los 20 cm de profundidad.

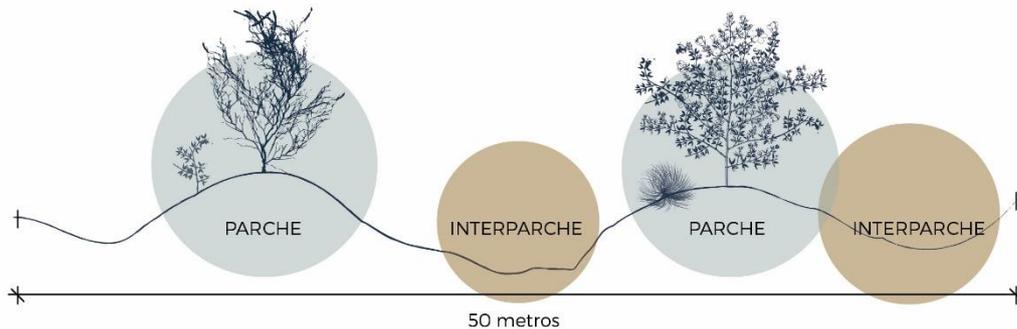


Ilustración 9. Transectas de 50 m de Canfield para la interceptación de los parches de vegetación y zona interparque.

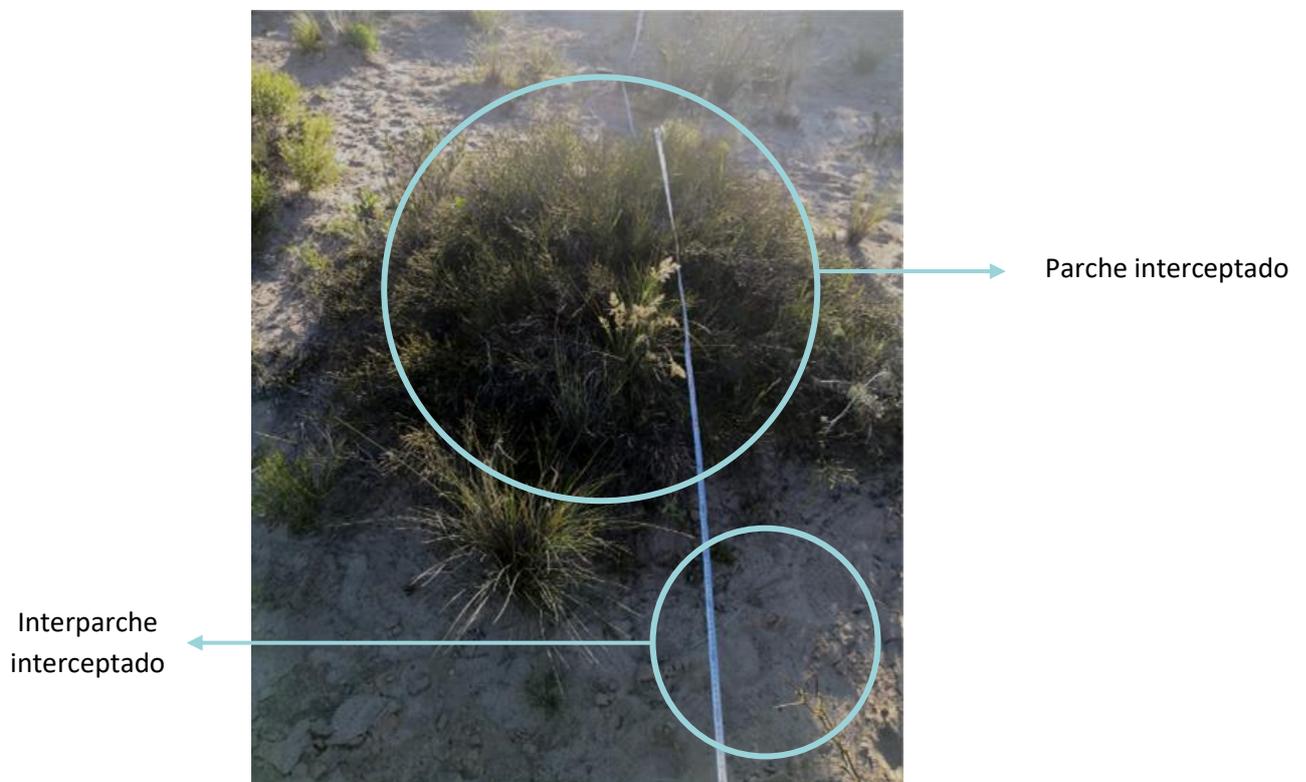


Ilustración 10. Esquema de parches e interparches interceptados a partir de las transectas realizadas en el área marcadas a partir de los círculos amarillos.

d. Análisis de variables relacionadas a la vegetación

Se determinó la abundancia y frecuencia mediante el conteo de las especies vegetales en cada unidad muestral (Moreno, 2001). Se evaluó la diversidad del área de estudio a través del **índice de Shannon-Weaver (H')**. Este índice expresa la uniformidad de los valores de importancia a través de todas las especies de la muestra (Peet, 1975; Magurran, 1988). Adquiere valores entre cero, en comunidades poco diversas y es igual al logaritmo de la riqueza específica en comunidades de máxima equitatividad (Magurran, 1988). Este índice se calculó a partir de la siguiente ecuación:

$$H' = - \sum_{i=1}^s pi * \log_{10} pi$$

Donde:

- ✓ **S** es el número de especies.
- ✓ **Pi** es la proporción de la especie i en la muestra

Se evaluó la dominancia en cada parche de vegetación a través del **índice de Simpson (D)**. Este índice representa la probabilidad de que dos individuos, dentro de un hábitat, seleccionados al azar, pertenezcan a la misma especie. El índice de Simpson varía inversamente con la heterogeneidad, cuanto más se acerca el valor de D a la unidad existe una mayor posibilidad de dominancia de una especie; y cuanto más se acerque el valor a cero mayor es la biodiversidad de un hábitat (Simpson, 1949; Soler et al., 2012). Este índice se calcula con la siguiente ecuación:

$$D = \frac{\sum_{i=1}^s ni * (ni - 1)}{N(N - 1)}$$

Donde:

- ✓ **S** es el número de especies.
- ✓ **N** es el total de organismos presentes (o unidades cuadradas).
- ✓ **n** es el número de ejemplares por especie

Entre cada parche se calculó el **coeficiente de similitud de Jaccard**, con el objetivo de evaluar la similitud entre los mismos. Este índice contempla la cantidad de especies comunes entre los sitios entre el número de especies totales (Magurran, 1988). Este índice se calcula con la siguiente ecuación:

$$Jaccard = \frac{c}{(a + b + c)}$$

Donde:

- ✓ **a** número de especies presentes en el sitio "A".
- ✓ **b** número de especies presentes en el sitio "B".
- ✓ **c** número de especies compartidas entre los sitios A y B.

El intervalo de valores para el índice de Jaccard va de 0, cuando no hay especies compartidas entre ambas zonas, hasta 1, cuando dos zonas tienen la misma composición de especies (Matteucci & Colma, 1982; Magurran, 1988).

Se evaluó la estructura de los parches de vegetación midiendo: el diámetro mayor y menor del parche de vegetación, la altura el individuo más alto del parche y se identificó la correspondiente especie vegetal a la que correspondió tal individuo.

Los parches de vegetación de los ecosistemas áridos y semiáridos de la Patagonia representan una matriz establecida forma irregular (Aguar & Sala, 1999). Se definió como diámetro mayor la distancia entre los bordes del parche más distantes, y diámetro menor a los menos distantes entre sí.

e. Análisis físico-químicos del suelo

Se analizaron parámetros físico-químicos a 6 muestras de suelo (3 de parches y 3 de interparches) seleccionadas al azar entre las diferentes transectas realizadas. El motivo de la selección de este número de muestras, respecto al total de las recolectadas, se debió a los altos

costos implicados en solicitar este servicio a terceros. Las muestras fueron enviadas a analizar al Laboratorio de Suelos Agrícola y Forestal de la Provincia de Neuquén (LASAF).

Se determinaron los siguientes parámetros:

- Textura al tacto.
- pH en pasta: mediante análisis potenciométrico.
- Conductividad eléctrica: mediante conductometría.
- Materia orgánica y carbono orgánico: mediante el método de Walkley y Black.
- Fosforo extractable: mediante el método de Olsen.
- Bases de intercambio mediante extracción con acetato de amonio a pH 7 y posterior lectura por fotometría de llama.
- Sales solubles
 - ✓ Sodio (Na^+): mediante fotometría de llama
 - ✓ Calcio y magnesio (Ca^+ y Mg^{++}): mediante valoración complexométrica.
- La relación de absorción de sodio (RAS): se determinó a partir de un cálculo algebraico de la relación entre los iones de sodio y la relación entre calcio y magnesio.

f. Análisis microbiológicos del suelo: recuento de microorganismos y actividad microbiana del suelo

Los análisis microbiológicos de las muestras de suelo de parches e interparches se realizaron en el Laboratorio de Investigación y Servicios en Microbiología Ambiental (LISMA) de la Facultad de Ciencias del Ambiente y la Salud.

Dichos análisis incluyeron:

- I. **Recuento de microorganismos mesófilos heterótrofos aerobios totales:** por medio de la Técnica Recuento en placa por extensión en superficie (APHA, 1992). El medio de cultivo utilizado fue agar nutritivo (Britania).

- II. **Evaluación de propágulos infectivos de hongos micorrícicos arbusculares (HMA):** mediante el método del Número más Probable (Sieverding, 1991). Se diluyó suelo de cada muestra en una proporción 1:10 con suelo previamente esterilizado

proveniente de la misma muestra, en una serie de seis diluciones, por triplicado, sembrando una planta hospedadora (*Medicago sativa*) por dilución y réplica, cultivándose durante 6 semanas (ver **ilustración Nº 11**). La presencia (+) o ausencia (-) de micorrizas en cada planta se realizó por observación al microscopio óptico de raíces teñidas con la técnica de azul de tripano (Phillips & Hayman, 1970), como se esquematiza en la **ilustración Nº 12**.

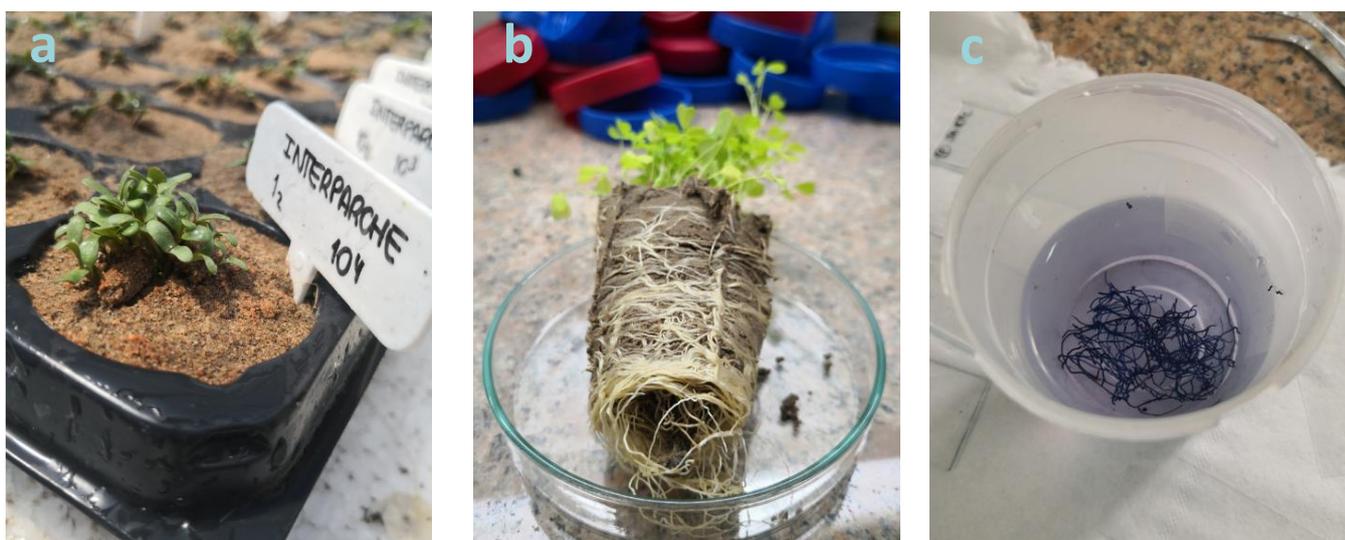


Ilustración 11. Técnica para la evaluación de propágulos infectivos: (a) Planta trampa (*Medicago sativa*) luego de 6 semanas de crecimiento, (b) separación del plantín para la extracción de raíces, (c) tratamiento de tinción de las raíces seleccionadas.

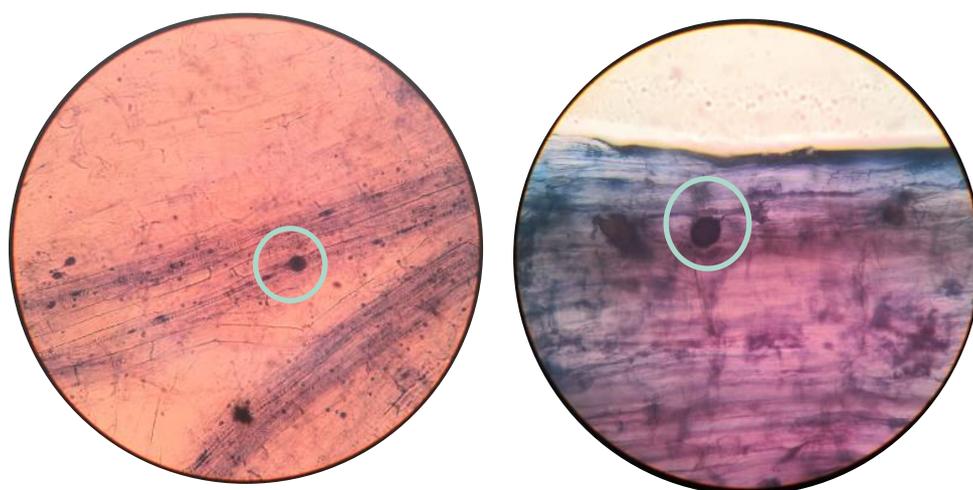


Ilustración 12. Observación microscópica de raíces con presencia de infección micorrícica. Con el círculo celeste se señala la presencia de vesículas.

III. **Determinación de la respiración microbiana:** mediante la técnica de carbono microbiano con una incubación del suelo por 6 días con el agregado de glucosa 40% m/v (Alef, 1995) y respiración basal con una incubación de suelo durante 6 días sin el agregado de glucosa (Anderson & Domsch, 1978). En la **ilustración Nº 13** se detallan las diferentes etapas de la técnica.

Para este análisis se realizaron pruebas de puesta en marcha para comparar el rendimiento entre las técnicas de respiración basal y carbono microbiano, ambas destinadas a medir el CO₂ emitido por los microorganismos en el proceso de respiración. Este análisis se aplicó en 18 muestras de suelo de parche (n=9) e interparche (n=9) para definir la técnica a desarrollar con el total de las muestras.



Ilustración 13. Proceso de medición del carbono microbiano. (a) Incubación de las muestras de suelo, (b) Na (OH) luego de la incubación con indicador de pH fenolftaleína previo a su titulación, (c) Punto de neutralización de la solución con HCl.

IV. **Evaluación de la actividad enzimática:** mediante la cuantificación de la enzima fosfatasa ácida y alcalina (Tabatabai & Bremmer, 1969. Modificado por Paolini, 2011). Previo a la ejecución de la técnica, se realizó una curva de calibración (ver **ilustración Nº 14**) para determinar luego la cantidad de enzimas fosfatasas presentes en las muestras de suelo analizadas, a través de la concentración de p-nitrofenol. En la **ilustración Nº 15** se detallan las diferentes etapas de la técnica.

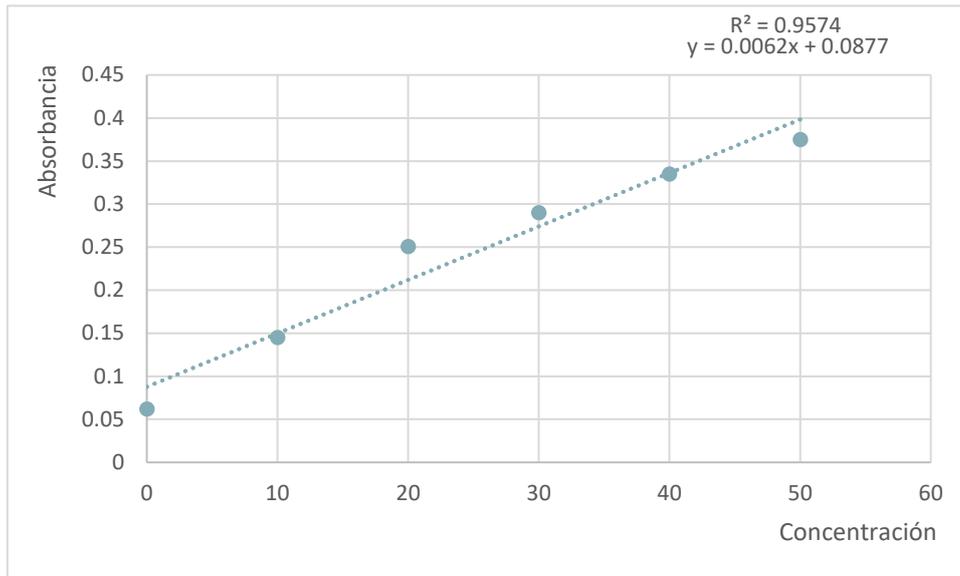


Ilustración 14. Curva de calibración para determinar la absorbancia de p-nitrofenol en la cuantificación de enzima fosfatasa.



Ilustración 15. Técnica para la determinación de enzimas fosfatasa. (a) Acondicionamiento de la muestra de suelo, (b) Resultado de la reacción del p-nitrofenilfosfato con las enzimas fosfatasa contenidas en la muestra posterior al proceso de centrifugación, en las que mayor intensidad de color denota mayor concentración de p-nitrofenol, (c) Espectrofotómetro para medir la absorbancia resultante de la concentración de p-nitrofenol.

g. Análisis estadístico para la interpretación de los resultados obtenidos

Para dar respuesta a los objetivos planteados se recurrió a los siguientes análisis estadísticos. En todos los casos se utilizó el software InfoStat 2018 versión estudiantil.

- Inferencias en las muestras

Para aquellos datos cuya naturaleza resultó continua se realizaron pruebas paramétricas para determinar diferencias entre valores medios de las variables entre parches e interparches mediante pruebas t (nivel de significancia de $\alpha = 0,05$). En estos casos previamente se puso a prueba la distribución normal (prueba de normalidad de Shapiro Wilk's). En el caso de que la variable no evidenció una distribución normal, se procedió a transformarla para alcanzar este supuesto.

- Modelos lineales generalizados (MLG)

Los **MLG** permiten trabajar con variables de tipo continuas, discretas y categóricas, pertenecientes a la familia exponencial (funciones de densidad normal, gama, normal inversa, distribuciones de probabilidad Poisson, Binomial, Multinomial, entre otras). Esta técnica se utilizó para comparar las abundancias de microorganismos entre parches e interparches. La variable abundancia es discreta, de tipo Poisson. En este caso, la varianza no se verificaba $var(y_i) = \mu_i$ ya que la varianza era mayor a la esperada. Este fenómeno, es denominado sobredispersión (superdispersión). Dado esto, se propuso otra distribución para la variable aleatoria de respuesta: binomial negativa.

- Prueba de Friedman

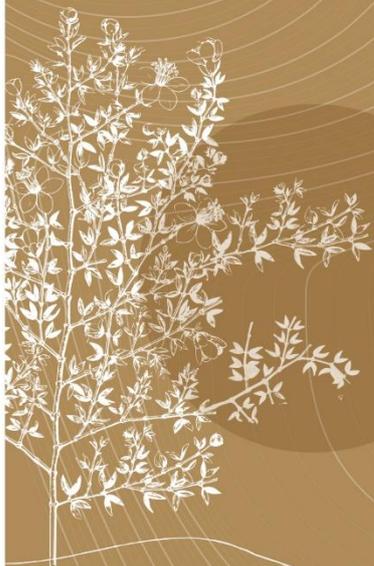
La prueba de Friedman puede considerarse una generalización de la prueba de los signos para dos muestras. De modo análogo al Análisis de la Varianza (ANOVA) de un factor intrasujetos, la prueba de Friedman se ajusta a diseños de recogida de datos en que la variable es medida en un mismo grupo de unidades muestrales. Si la prueba de Friedman pone de manifiesto la existencia de diferencias estadísticamente significativas, un análisis adicional de comparación por pares basado en la prueba de los signos para dos muestras permite conocer entre qué pares concretos de variables existen diferencias estadísticamente significativas. Esta prueba se utilizó para evaluar las diferencias entre el recuento de bacterias y actinomicetes dentro de una misma unidad muestral.

- Análisis de componentes principales (ACP)

El método de componentes principales tiene por objeto transformar un conjunto de variables, a las que se denomina originales, en un nuevo conjunto de variables denominadas componentes principales. Estas últimas se caracterizan por estar correlacionadas entre sí. Como medida de la cantidad de información incorporada en una componente se utiliza su varianza. Es decir, cuanto mayor sea su varianza, mayor es la cantidad de información que lleva incorporada dicha componente. Esta técnica multivariada permitió caracterizar las zonas de estudio en función de variables microbiológicas y características de la distribución vegetal.



- INTRODUCCIÓN
- OBJETIVOS
- MARCO TEÓRICO
- MATERIALES Y MÉTODOS
- **RESULTADOS**
- DISCUSIÓN
- CONCLUSIÓN
- BIBLIOGRAFÍA



7. Resultados

A continuación, se detallan los resultados obtenidos en referencia a los objetivos planteados en esta investigación.

a. Cobertura vegetal.

A partir de las transectas de 30 m, se determinó que la cobertura vegetal en el área de estudio presenta un valor promedio de 52,3 %. En la **ilustración Nº 16** se muestran las características de los sectores con vegetación (parches de vegetación) y los sectores con suelo desnudo (zona interparche) que intercepta la cinta a lo largo de un trayecto en línea recta.

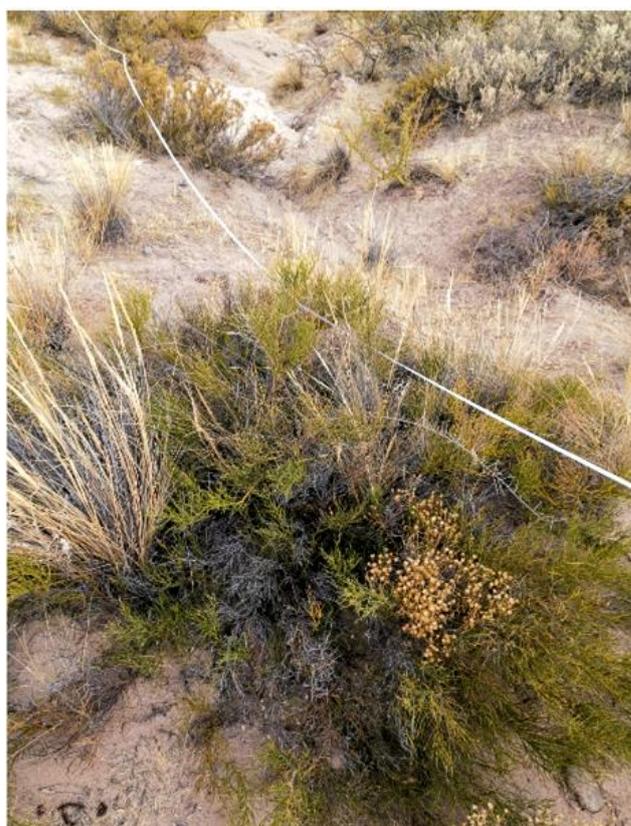


Ilustración 16. Transectas de intercepción para la medición de la cobertura vegetal del área de estudio.

b. Estructura de la vegetación y composición florística.

A partir de las transectas de 50 m, se evaluaron las variables de la vegetación y se seleccionaron los parches e interparches para la toma de muestras de suelo. En cuanto a las dimensiones de los parches (n=25), los mismos presentaron un área de superficie de 4,94 m² (± 2,23), con un diámetro mayor de 2,412 m (±1,97) y diámetro menor de 1,97 m (±1,94).

Respecto a la determinación de la composición florística de los parches de vegetación, se contabilizaron 12 especies de plantas vasculares, pertenecientes a 12 géneros correspondientes a 9 familias. A continuación, se presenta en la **tabla Nº 3** el listado de especies identificadas en los parches obtenidas a partir de las 5 transectas.

Tabla Nº 3. Listado de especies identificadas en el área de estudio.

Familia	Especie
Fabaceae	<i>Senna aphylla</i>
	<i>Prosopis flexuosa</i>
Asteraceae	<i>Cyclolepis genistoides</i>
	<i>Senecio filaginoides</i>
	<i>Gutierrezia solbrigii</i>
Compositae	<i>Chuquiraga erinacea</i>
Zygophyllaceae	<i>Larrea spp.</i>
Poaceae	<i>Pappostipa speciosa</i>
Chenopodiaceae	<i>Atriplex lampa</i>
Cactáceas	<i>Maihueniopsis darwinii</i>
Leguminosae	<i>Parkinsonia praecox</i>
Solanaceae	<i>Lycium chilense</i>

En las **tablas Nº 4, 5, 6, 7 y 8** se muestra la composición florística de cada uno de los parches seleccionados en las 5 transectas de 50 m. En las columnas se indican los parches muestreados y la composición florística de cada uno, marcando con una "x" la especie vegetal hallada en cada parche. Con "X" se identifica la especie a la que correspondía el individuo más alto de cada parche, y el número indica los cm de altura del mismo.

Tabla N° 4. Composición florística correspondiente a la transecta N° 1.

TRANSECTA N° 1

	P1	P2	P3	P4	P5
<i>Atriplex lampa</i>					x
<i>Chuquiraga erinacea</i>					
<i>Cyclolepis genistoides</i>					
<i>Gutierrezia solbrigii</i>		x			
<i>Larrea</i> spp.	X 148	X 138	X 160	X 96	X 80
<i>Lycium chilense</i>					
<i>Maihueniopsis darwinii</i>			x	x	
<i>Pappostipa speciosa</i>	x			x	x
<i>Parkinsonia praecox</i>					
<i>Prosopis flexuosa</i>					
<i>Senecio filaginoides</i>		x			
<i>Senna aphylla</i>	x	x	x	x	x

Nota: "x" indica la especie identificada. "X" indica la especie a la que pertenece el individuo más alto y su correspondiente altura (en cm).

Tabla N° 5. Composición florística correspondiente a la transecta N° 2.

TRANSECTA N° 2

	P6	P7	P8	P9	P10
<i>Atriplex lampa</i>	X 90	x			
<i>Chuquiraga erinacea</i>					
<i>Cyclolepis genistoides</i>		x			
<i>Gutierrezia solbrigii</i>					
<i>Larrea</i> spp.		x	X 96	X 140	X 113
<i>Lycium chilense</i>	x	x		x	
<i>Maihueniopsis darwinii</i>			x	x	x
<i>Pappostipa speciosa</i>	x		x	x	x
<i>Parkinsonia praecox</i>		X 142		x	
<i>Prosopis flexuosa</i>					
<i>Senecio filaginoides</i>					
<i>Senna aphylla</i>	x		x	x	x

Nota: "x" indica la especie identificada. "X" indica la especie a la que pertenece el individuo más alto y su correspondiente altura (en cm).

Tabla N° 6. Composición florística correspondiente a la transecta N° 3.

TRANSECTA N° 3

	P11	P12	P13	P14	P15
<i>Atriplex lampa</i>			x		
<i>Chuquiraga erinacea</i>					
<i>Cyclolepis genistoides</i>					
<i>Gutierrezia solbrigii</i>					
<i>Larrea</i> spp.	X 95	X 103	X 113	X 154	X 158
<i>Lycium chilense</i>					
<i>Maihueniopsis darwinii</i>	x			x	
<i>Pappostipa speciosa</i>	x	x	x	x	x
<i>Parkinsonia praecox</i>					
<i>Prosopis flexuosa</i>					
<i>Senecio filaginoides</i>					
<i>Senna aphylla</i>	x	x	x	x	x

Nota: “x” indica la especie identificada. “X” indica la especie a la que pertenece el individuo más alto y su correspondiente altura (en cm).

Tabla N° 7. Composición florística correspondiente a la transecta N° 4.

TRANSECTA N° 4

	P16	P17	P18	P19	P20
<i>Atriplex lampa</i>	x			x	
<i>Chuquiraga erinacea</i>					x
<i>Cyclolepis genistoides</i>					
<i>Gutierrezia solbrigii</i>					
<i>Larrea</i> spp.	X 175	x	X 122	X 98	X 177
<i>Lycium chilense</i>		x			
<i>Maihueniopsis darwinii</i>	x				
<i>Pappostipa speciosa</i>	x		x	x	x
<i>Parkinsonia praecox</i>		X 133			
<i>Prosopis flexuosa</i>					
<i>Senecio filaginoides</i>				x	
<i>Senna aphylla</i>	x	x	x		

Nota: “x” indica la especie identificada. “X” indica la especie a la que pertenece el individuo más alto y su correspondiente altura (en cm).

Tabla N° 8. Composición florística correspondiente a la transecta N° 5.

TRANSECTA N° 5

	P21	P22	P23	P24	P25
<i>Atriplex lampa</i>					x
<i>Chuquiraga erinacea</i>					
<i>Cyclolepis genistoides</i>	x				
<i>Gutierrezia solbrigii</i>					
<i>Larrea</i> spp.	X 65	X 134	x	X 122	X 135
<i>Lycium chilense</i>					
<i>Maihueniopsis darwinii</i>					
<i>Pappostipa speciosa</i>		x		x	
<i>Parkinsonia praecox</i>			X 163		
<i>Prosopis flexuosa</i>					x
<i>Senecio filaginoides</i>	x	x	x	x	
<i>Senna aphylla</i>	x	x		x	x

Nota: "x" indica la especie identificada. "X" indica la especie a la que pertenece el individuo más alto y su correspondiente altura (en cm).

Se observó que las especies vegetales más abundantes correspondían a la familia Poaceae (27,10%), seguida por *Larrea* sp. (18,36%), *Senna aphylla* (16,32%), especies cactáceas (9,53%) y *Atriplex* spp. (8,16%). La especie vegetal de mayor altura hallada en los parches relevados fue *Parkinsonia praecox* (anteriormente denominada *Cercidium praecox*), con una altura de 146 cm. En el 84% de los parches los individuos más altos correspondieron al género *Larrea* sp., con una altura de 124 cm (± 31). Mientras que, en un bajo porcentaje de parches, los individuos de la especie *Atriplex lampa* fueron los de mayor altura con 90 cm, en estos casos los parches se caracterizaron por la dominancia de especies de gramíneas.

Mediante el coeficiente de similitud de Jaccard se evaluó la cantidad de especies en común entre los parches, arrojando que los parches N° 4, 8, 10, 11 y 14 (correspondientes a las transectas N° 1, 2 y 3) conformaron un grupo homogéneo en cuanto a la diversidad de especies y composición vegetal (coeficiente de Jaccard = 1). Al igual que los parches 22 y 24 (de la transecta N° 5), y los parches 1, 15 y 18 (transectas N° 1, 3 y 4) presentaron coincidencia en su composición vegetal (coeficiente de Jaccard = 1). La composición florística de éstos se encontró caracterizada por individuos de los géneros *Senna* (Fabaceae), *Larrea* (Zygophyllaceae) y

especies la familia Poaceae. En tanto, se observó que entre los parches N° 5 / 20, N° 13 / 23, N° 5 / 23, N° 6 / 23, no coincidieron en su composición florística (coeficiente de Jaccard = 0).

Por su parte, la diversidad de los parches evaluada mediante el índice de Shannon, tomó valores en el rango de 1,10 a 1,79. Como se puede observar en la **ilustración N° 17**, el mayor porcentaje de los parches (84 %) obtuvo un bajo índice de Shannon, ubicado entre 1 y 1,4. Esto estaría indicando baja equidad respecto al número de individuos de las especies que componen el parche. Esto refleja que en el 84 % de los parches hubo especies vegetales con mayor número de individuos que otras presentes en los mismos parches, resultando en su consideración como especies dominantes. En el 56 % de los parches la especie dominante estuvo constituida por gramíneas, de la familia Poaceae.

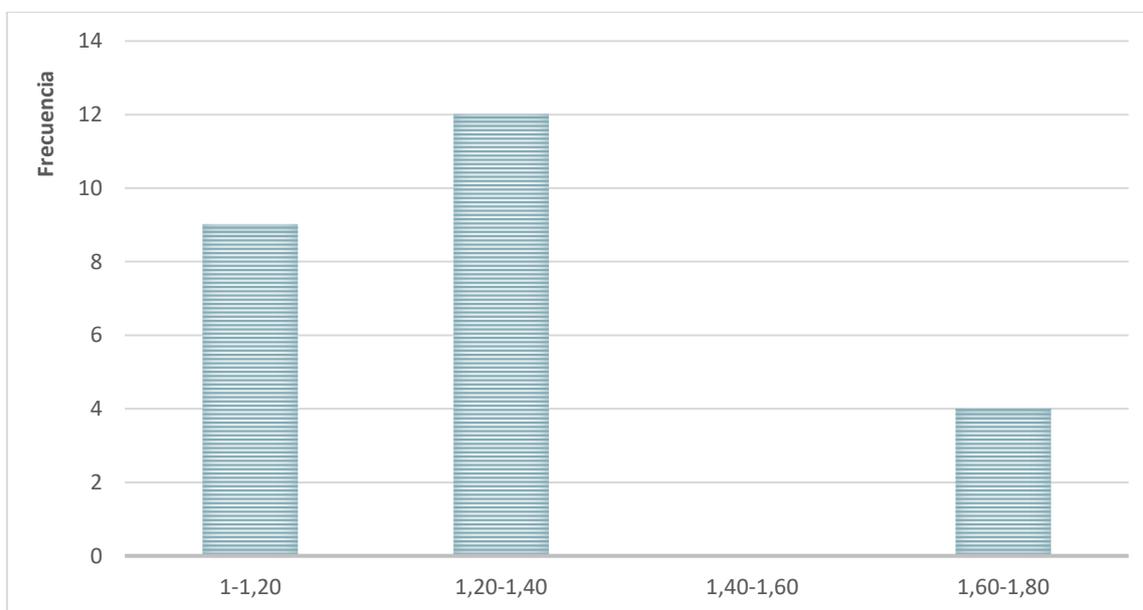


Ilustración 17. Rango de distribución de los parches de vegetación de acuerdo al índice de diversidad de Shannon-Weaver.

c. Parámetros físico-químicos del suelo.

A partir del análisis de los parámetros físico-químicos del suelo se evidenciaron los siguientes resultados.

El suelo presentó textura arenosa/areno franco, tanto en las muestras parche como en las de interparche.

Ambos sectores se encontraron en el rango no salino: (conductividad eléctrica de 1,2 dS/m y RAS 0,62 para suelo de parche, en tanto 0,53 dS/m y 0,53 para interparche, respectivamente). El pH fue débilmente ácido en parches (6,89) y débilmente alcalino en interparches (7,3). Los suelos presentaron contenido extremadamente bajo de materia orgánica, con mayor proporción en parches (0,69% para parches y 0,4% para interparche). Similar comportamiento se observó en la concentración de carbono orgánico (0,4% para parches y 0,21% para interparches) (ver **ilustración N° 18**).

La concentración de fósforo extraíble en fue baja en los parches (8,69 ppm) mientras que en interparche fue extremadamente baja (4,2 ppm). Un comportamiento similar se observó en el contenido de nitrógeno, extremadamente bajo para parche 0,0345% e interparche 0,02%. En el contenido de potasio fue bajo ambos sectores, siendo más elevado en parche (247,2 ppm) que en interparche (157,16 ppm).

Respecto a las sales solubles, se observaron mayores concentraciones en parches que en interparches. La concentración de sodio fue de 1,51 ppm y 0,82 ppm respectivamente. En tanto para el calcio y magnesio las concentraciones fueron de 11,68 ppm en el parche y 4,81 ppm en interparche (ver **ilustración N° 19**).

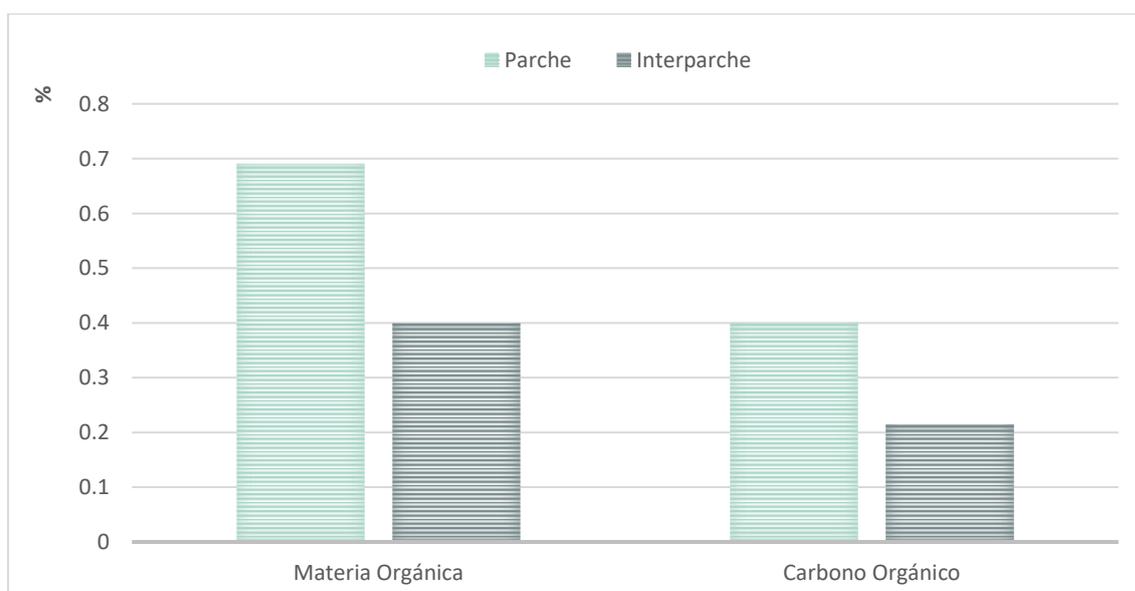


Ilustración 18. Porcentaje de materia orgánica y carbono orgánico de las muestras de parche e interparche.

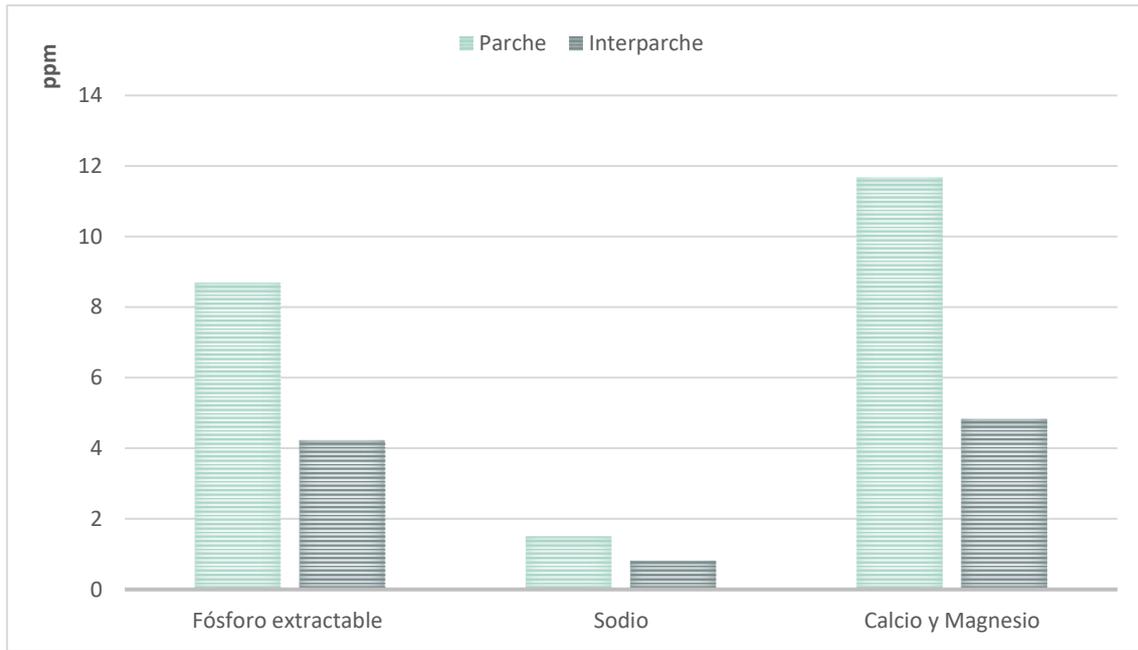


Ilustración 19. Comparación de concentraciones de fósforo, sodio, calcio y magnesio (ppm) de la zona de parches e interparches.

d. Parámetros microbiológicos y actividad microbiana del suelo

A partir de los análisis microbiológicos realizados a las muestras de parche e interparche, se obtuvieron los siguientes resultados:

I. Microorganismos heterótrofos mesófilos aerobios totales

Respecto al análisis de microorganismos heterótrofos aerobios mesófilos totales el recuento arrojó un valor de $5,53 \times 10^4$ microorganismos/gr de suelo en parches y $3,18 \times 10^4$ microorganismos/gr de suelo en interparche (ver **ilustración Nº 20**). Se hallaron diferencias significativas entre ambos sectores, con un p-value= 0,0229.

De acuerdo a las características morfológicas y la tipología de las colonias desarrolladas en el medio de cultivo se discriminó en tres grupos: bacterias, actinomicetes y hongos filamentosos (ver *ilustración N° 21*).

En la *ilustración N° 22* se presenta la proporción de microorganismos pertenecientes a cada grupo, tanto en suelo de parche como de interparche. El porcentaje de hongos filamentosos fue similar en ambos sectores (1,9 % en parche y 2,6 % en interparche).

En cuanto a bacterias y actinomicetes se observó mayor cantidad de colonias de ambos grupos en parche que en interparche (ver *ilustración N° 23*). Sin embargo, las proporciones de cada uno se mostraron diferentes en cada sector. En suelo de parche se halló un 70,5 % de bacterias y 27,6 % de actinomicetes, con diferencias significativas (p -value $<0,0001$). Mientras que en interparche las proporciones tuvieron valores cercanos: 53,8 % de bacterias y 43,6 % de actinomicetes, manteniendo diferencias significativas (p -value $<0,0001$).

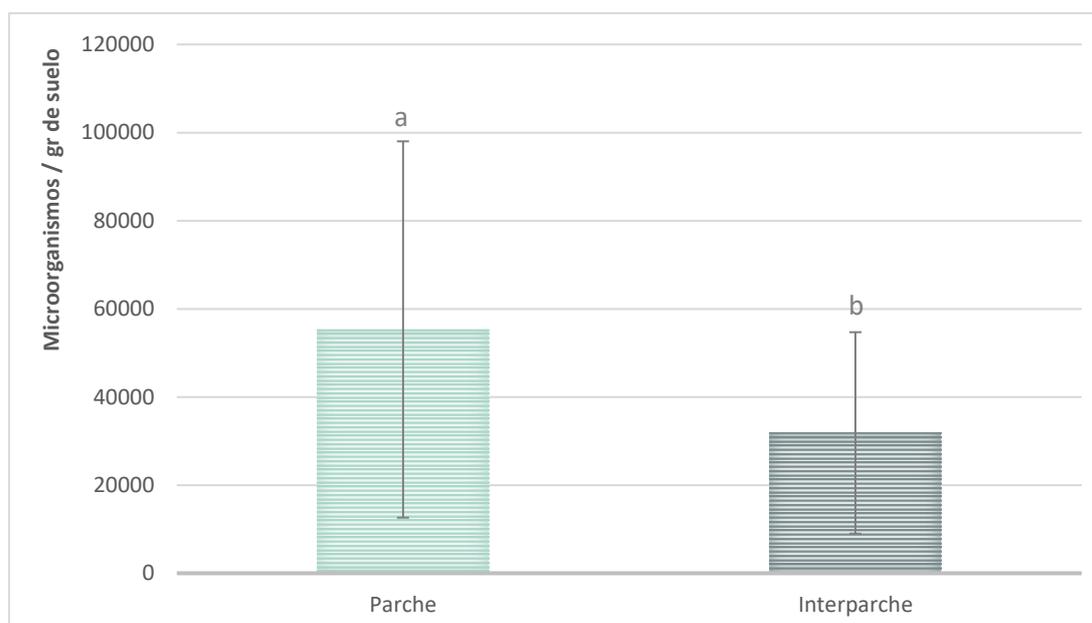


Ilustración 20. Recuento de microorganismos heterótrofos aerobios mesófilos totales en muestras de suelo de parche e interparche ($n= 50$). Letras diferentes en cada barra indican diferencias significativas ($p<0,05$).

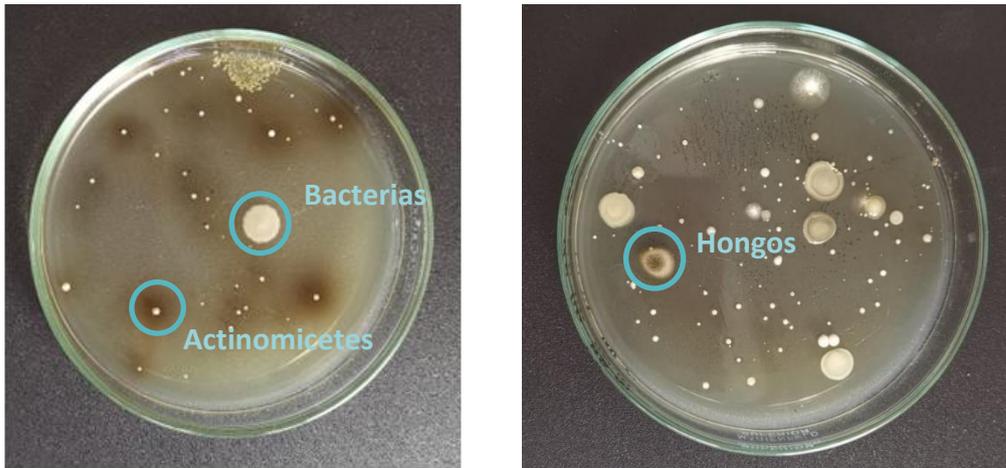
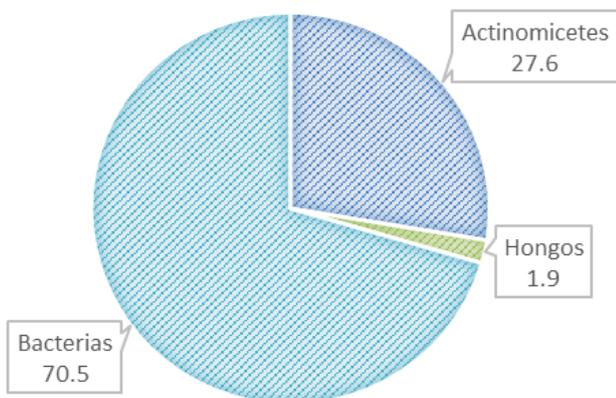


Ilustración 21. Clasificación de los grupos encontrados en las placas de incubación de acuerdo a las características morfológicas y la tipología de las colonias desarrolladas en el medio de cultivo.

PARCHE



INTERPARCHE

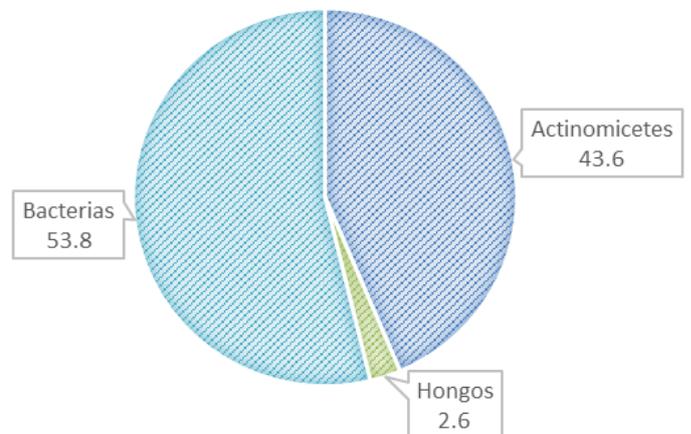


Ilustración 22. Proporción de microorganismos heterótrofos aerobios mesófilos totales en muestras de suelo de parche e interparche (n= 50).

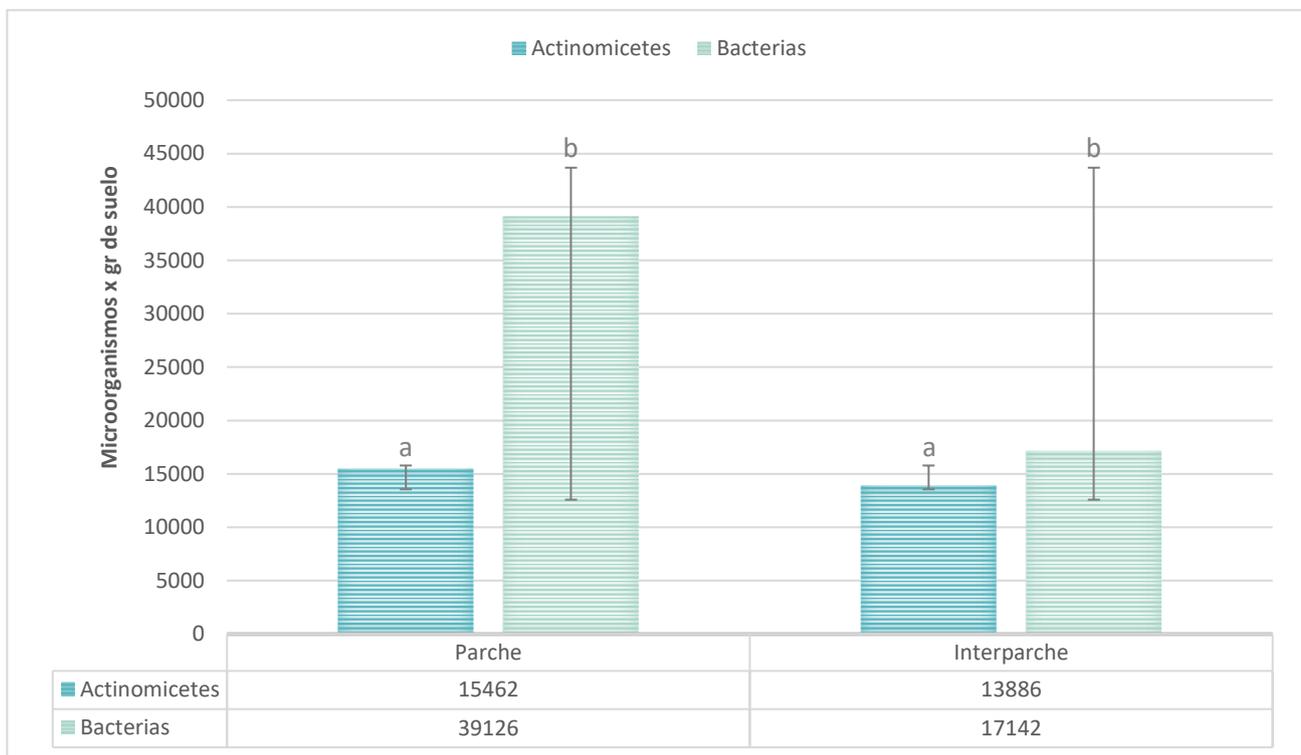


Ilustración 23. Recuento de bacterias y actinomicetes en muestras de suelo de parche e interparche. Letras diferentes en cada barra indican diferencias significativas ($p < 0,05$), por prueba t de Student.

II. Propágulos infectivos de hongos micorrícicos arbusculares

Los resultados de la evaluación del potencial micorrícico de las muestras de suelo parche e interparche se presentan en la **ilustración Nº 24**. En los parches de vegetación los propágulos infectivos de HMA alcanzaron un valor promedio de 828,125 NMP/gr de suelo, mientras que en interparches el promedio fue menor, siendo de 184,81 NMP/gr de suelo. El recuento de propágulos infectivos de HMA entre ambos sectores presentó diferencias significativas ($p\text{-value}=0,045$).

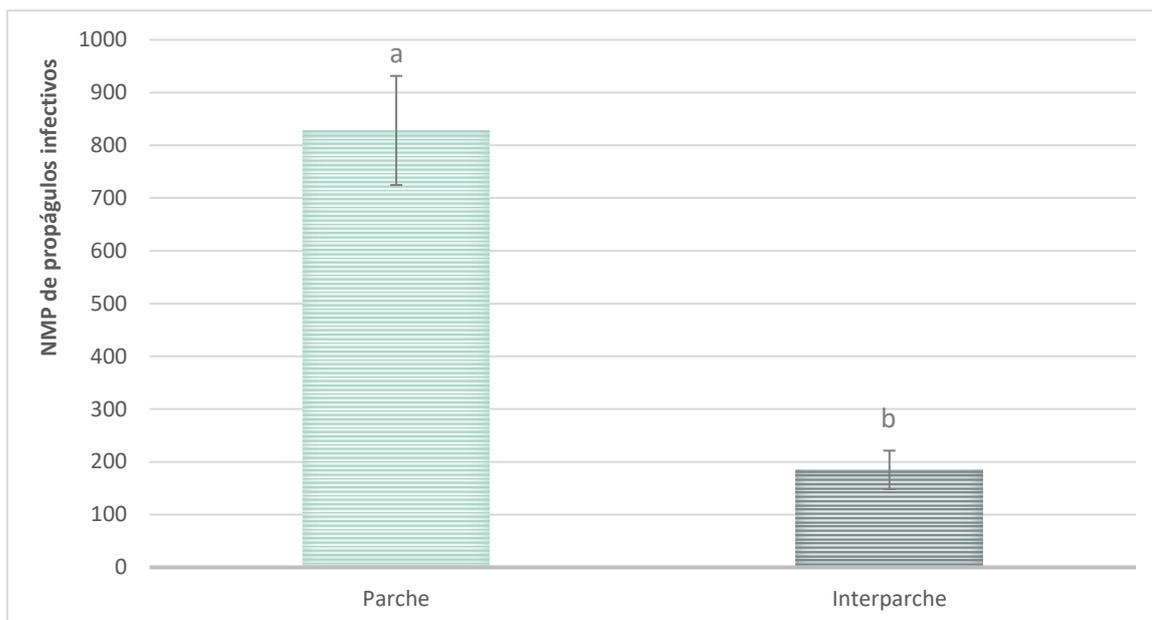


Ilustración 24. NMP de propágulos infectivos de hongos micorrícicos en muestras de suelo de parche e interparche. Letras diferentes en cada barra indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

III. Respiración microbiana

a. Respiración basal vs. Carbono microbiano

A partir de los análisis realizados para comparar las técnicas a emplear para la determinación de la respiración microbiana, se obtuvo lo siguiente:

Los resultados obtenidos en la determinación de carbono microbiano para parche e interparche fueron en promedio de $8,4 \times 10^{-5}$ y $2,91 \times 10^{-5}$ mg de CO_2 / gr de suelo seco x hora, respectivamente. En tanto, en la medición de respiración basal, los valores fueron $1,25 \times 10^{-4}$ y $1,38 \times 10^{-2}$ mg de CO_2 / gr de suelo seco x hora en parche e interparche, respectivamente. Los valores obtenidos en la técnica de carbono microbiano fueron menores que en respiración basal, y durante el desarrollo de la técnica surgieron inconvenientes con los niveles de titulación requeridos para neutralizar el hidróxido de sodio (NaOH) con ácido clorhídrico (HCl). Por tal motivo, se seleccionó la medición de la respiración basal para la determinación de la tasa de respiración en la totalidad de las muestras.

b. Respiración basal

Los resultados del análisis de la tasa de respiración microbiana en suelo de parche e interparche mediante la determinación de respiración basal (144 horas, sin glucosa al 50% de la capacidad de campo) se presentan en la **ilustración Nº 25**. Se observó que en suelo de parche la tasa promedio fue de $3,9 \times 10^{-4}$ mg CO₂/ gr suelo seco x hora y en suelo de interparche el promedio fue de $3,0 \times 10^{-4}$ mg CO₂/ gr suelo seco x hora, existiendo diferencias significativas entre ambos sectores (p -value = 0,03).

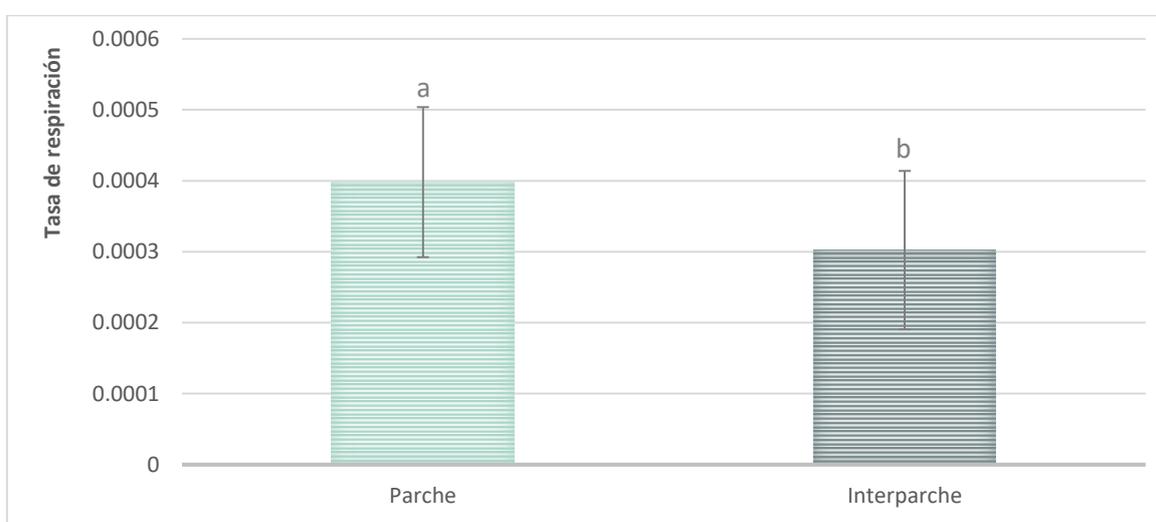


Ilustración 25. Tasas de respiración microbiana (respiración basal) en muestras de suelo de parche e interparche (n= 50). Letras diferentes en cada barra indican diferencias significativas ($p < 0,05$), por prueba t de Student.

IV. Actividad enzimática

a. Actividad fosfatasa ácida

Los resultados de cuantificación de la actividad de la enzima fosfatasa ácida de las muestras de suelo parche e interparche se presentan en la **ilustración Nº 26**. En suelo de parche la determinación de enzima fosfatasa ácida alcanzó un valor promedio de 0,0890 μ moles nPN/gramo de suelo x hora, mientras que en los suelos de interparche el promedio fue de 0,0886

μ moles nPN/gramo de suelo x hora, existiendo diferencias significativas (p -value=0,0001) entre ambos sectores.

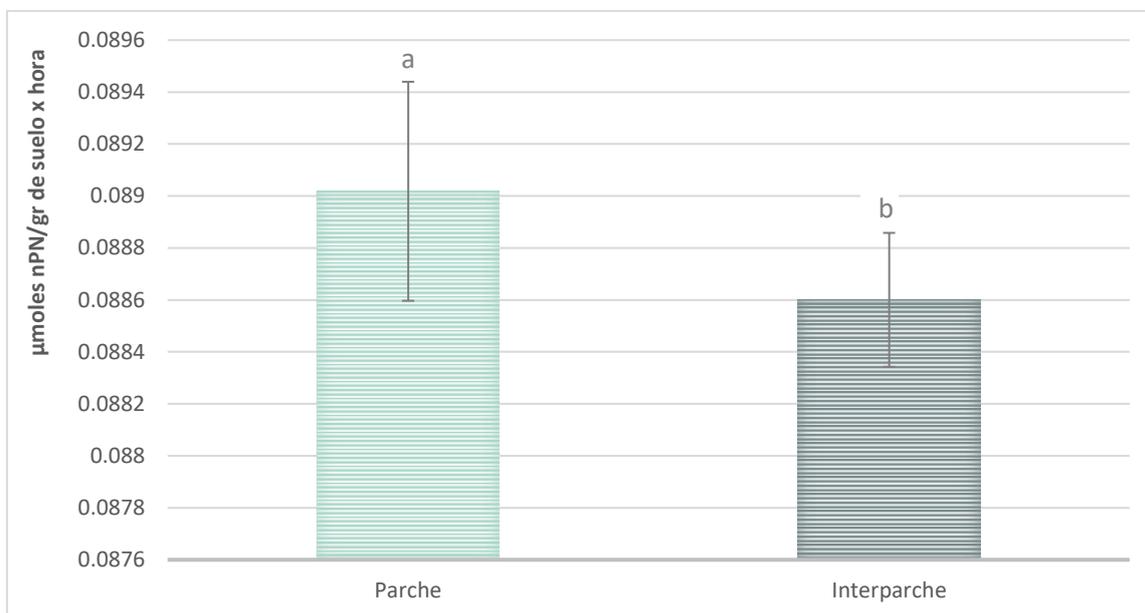


Ilustración 26. Enzima fosfatasa ácida (μ moles nPN/gramo de suelo x hora) en muestras de suelo de parche e interparche ($n= 50$). Letras diferentes en cada barra indican diferencias significativas ($p<0,05$), por prueba t de Student.

b. Actividad fosfatasa alcalina

Respecto a los resultados de la cuantificación de la actividad fosfatasa alcalina de las muestras de parche e interparche, los mismos se presentan en la **ilustración Nº 27**. Se observó que en las muestras de parche la concentración de esta enzima alcanzó un valor promedio de 0,3192 μ moles nPN/gramo de suelo x hora, mientras que en las muestras de suelo de interparche el promedio fue de 0,089 μ moles nPN/gramo de suelo x hora, existiendo diferencias significativas entre ambos sectores (p -value <0.0001).

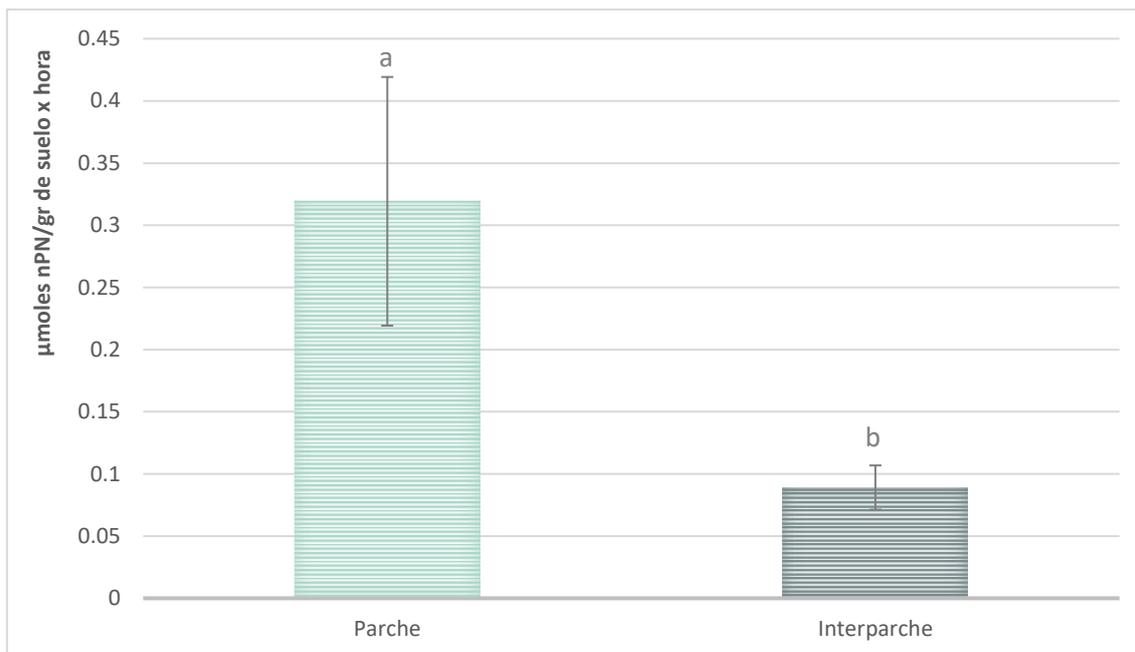


Ilustración 27. Tasas de respiración microbiana (carbono microbiano) en muestras de suelo de parche e interparche (n= 50). Letras diferentes en cada barra indican diferencias significativas ($p < 0,05$), por prueba t de Student.

e. Análisis de componentes principales

Con el fin de evaluar la relación entre la actividad microbiana, las características del suelo y la composición florística, se realizaron análisis de componentes principales.

A continuación, en la **ilustración Nº 28** se presenta la correlación de las muestras de parche e interparche (individuos) con las variables fisicoquímicas y microbiológicas (casos). Como se puede observar en el margen derecho se hallaron agrupadas las variables “Recuento de hongos” y “pH” con las muestras correspondientes a “muestras de interparche”. Esto indicaría que en la zona interparche, con condiciones de pH diferenciadas (mayor alcalinidad), las técnicas de recuento de microorganismos viables evidencian un mayor recuento de hongos, entre los cuales se encuentran mohos y levaduras. Mientras que a la izquierda se observa una agrupación de las “muestras de parche” con las demás variables: “recuento de bacterias”, “recuento de actinomicetes”, “actividad fosfatasa alcalina”, “respiración microbiana”, “materia orgánica”, “carbono”, “iones Ca^+ y Mg^{++} ”, “RAS”, “sodio”, “conductividad eléctrica”, “potasio” y “fósforo”. Esto evidencia la relación que existe entre las condiciones nutritivas de los parches (mayor

porcentaje de materia orgánica, carbono, fósforo, potasio, iones calcio y magnesio) que favorecen el desarrollo y crecimiento de bacterias y actinomicetes. Acompañando esta situación de mayor recuento de estos microorganismos, con condiciones favorables para su desarrollo, se evidencia una mayor respiración microbiana. Así también se evidencia que la actividad fosfatasa alcalina se asocia a los parches de vegetación.

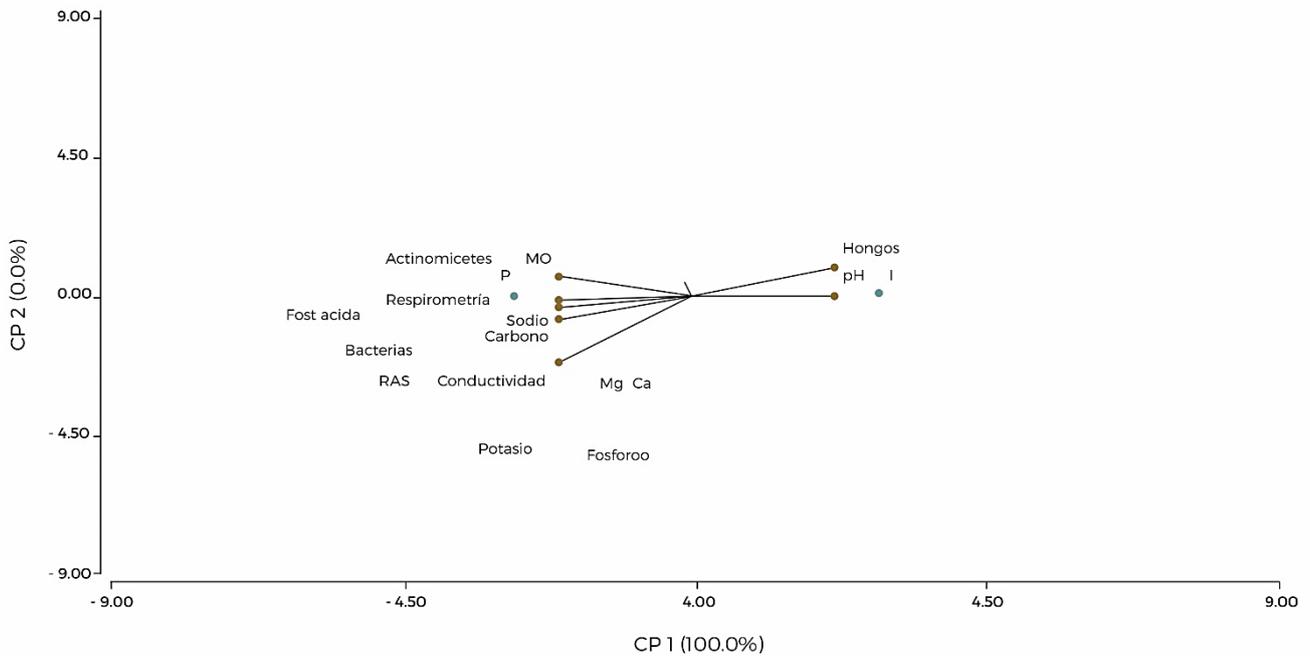


Ilustración 28. Análisis de componentes principales entre las muestras de parche e interparche con las variables fisicoquímicas y microbiológicas. Variabilidad explicada por el componente principal Nº 1 = 100%.

En la **ilustración Nº 29** se presentan los resultados correspondientes al análisis de componentes principales de los parches de vegetación (individuos), el índice de Shannon, el índice de Simpson y las variables relacionadas a los HMA: recuento de propágulos infectivos y actividad de la enzima fosfatasa alcalina.

En el mismo no se observa agrupamiento entre las variables analizadas. Recuento de propágulos de HMA y actividad fosfatasa se encuentran alejadas de los índices de Simpson y Shannon, indicando que no habría asociación.

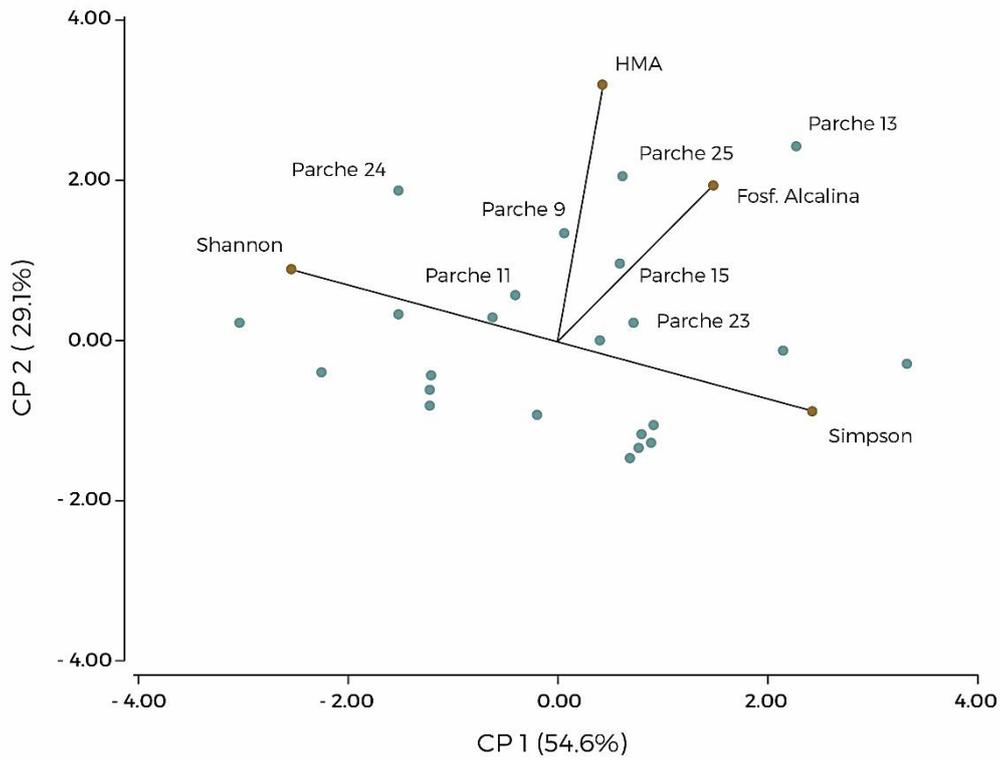


Ilustración 29. Análisis de componentes principales de los parches de vegetación, el índice de Shannon, el índice de Simpson y las variables relacionadas a los HMA: recuento de propágulos infectivos y actividad de la enzima fosfatasa alcalina. Variabilidad explicada por el componente principal N° 1 = 54,6% y variabilidad explicada por el componente principal N° 2 = 29,1%.



- INTRODUCCIÓN
- OBJETIVOS
- MARCO TEÓRICO
- MATERIALES Y MÉTODOS
- RESULTADOS
- **DISCUSIÓN**
- CONCLUSIÓN
- BIBLIOGRAFÍA



8. Discusión

Este trabajo ha planteado como objetivo el estudio de la actividad microbiana asociada a la distribución florística de ecosistemas semiáridos en el “Parque Universitario Provincia del Monte”, ubicado en la ciudad de Neuquén. A continuación, se discutirán los resultados obtenidos de acuerdo a los fundamentos expuestos en el marco teórico de esta investigación.

En base a los resultados obtenidos, y a partir de su interpretación respecto a la caracterización de la estructura de la vegetación y la composición florística, se pudo establecer que el área de estudio “Parque Universitario Provincia del Monte” presenta un patrón de distribución en parches de vegetación rodeados por suelo desnudo. La cobertura vegetal en el área alcanzó un porcentaje levemente menor al reportado por Busso & Bonvissuto (2009) para el Monte Austral, quienes indican que el mismo presenta un 58% de cobertura vegetal. De acuerdo a lo establecido por Aguiar & Sala (1999) la cobertura vegetal en ecosistemas áridos generalmente es inferior al 60%, particularmente debido a la limitación del agua.

La composición de la vegetación de los parches en el área de estudio evidenció una dominancia de especies de la familia Poaceae en el 52 % de los parches, co-dominados por *Larrea* sp. y *Senna aphylla*. Las especies pertenecientes a la subfamilia Pooideae, son dominantes en la Patagonia Argentina, en el cual las tribus Poeae y Stipeae presentan el mayor número de especies (Biganzoli & Zuloaga, 2015). Moreno & Bertiller (2012) indicaron que *Poa ligularis* y *Pappostipa speciosa* son dos especies gramíneas perennes dominantes en la comunidad vegetal de la Patagonia Árida. Busso & Bonvissuto (2009), identificaron un 71,2 % de dominancia de especies gramíneas en los parches de vegetación del Monte Austral, co-dominados con especies del género *Larrea*.

Zeberio et al. (2018) mencionó un criterio de clasificación del estrato arbustivo de acuerdo a su altura en “**estrato arbustivo alto**” a aquellos individuos que superan 1 m de altura y la que se encuentre por debajo será “**estrato arbustivo bajo**”. En cuanto a los aspectos estructurales, y en función de la altura registrada de la especie más alta en cada parche, el 72 % de los mismos presentó estrato arbustivo alto (> 1 m). *Larrea* fue el género que presentó mayor altura en el 84 % de tales parches. En los parches con estrato arbustivo bajo, *Larrea* también representó el género de mayor altura. Zeberio et al. (2018) han indicado que este género es uno de los que posee mayor índice de importancia ecológica tanto en estratos arbustivos altos como bajos.

La importancia del “estrato arbustivo alto” radica en el aumento de la supervivencia de las plántulas al mejorar el microambiente (Aguiar et al., 1992). En los parches de vegetación, las plantas leñosas dominantes sirven como protección contra el pastoreo de especies gramíneas y contra la depredación de animales pequeños (Jaksic & Fuentes, 1980).

El tamaño de los parches de vegetación estudiados presentó un diámetro promedio comprendido entre 2 y 3 m. Aguiar & Sala (1999) mencionaron que los parches de vegetación de la Patagonia toman forma irregular, de aproximadamente 1 a 2 m de diámetro, con un patrón de distribución en mosaicos denominado tipo “*leopardo*”. Cada parche tiene su propia dinámica, y esto determina la intensidad de las interacciones ecológicas, como también las tasas de los procesos que en él ocurren, como la dispersión primaria y secundaria. En esta distribución de parches, el viento y la acción animal son los principales agentes de distribución de semillas. Las condiciones ambientales contrastantes entre los parches de vegetación y la matriz de baja cubierta, selecciona diferentes características para especies y ecotipos (Golluscio & Sala, 1993).

La caracterización fisicoquímica del suelo del presente estudio, evidenció bajas concentraciones de nutrientes tanto en parche como en interparche. La baja concentración de materia orgánica, nitrógeno, fósforo, potasio, calcio y magnesio coincide con lo citado por otros autores, quienes expresan que los ecosistemas áridos y semiáridos están limitados por el agua y se caracterizan por suelos con bajos recursos nutricionales (Rostagno et al., 1991). La textura del suelo resultó entre arenosa y areno franco, cuyas características posibilitan el desarrollo de un horizonte de fraguado duro (Braunak & Walker, 1985).

Al comparar los parches de vegetación y los sectores interparche se identificó que los primeros presentaron concentraciones más elevadas de nutrientes, sales y cationes de calcio y magnesio. Esto estaría asociado a la presencia de la vegetación, ya que los exudados radiculares de la rizósfera y los residuos vegetales son transformados lentamente, por procesos de mineralización, en compuestos químicos inorgánicos que quedan disponibles posteriormente en forma de nutrientes (Coyne, 2000). Estos resultados coinciden con lo mencionado por Johnson, et al. (1991), Schlesinger et al. (1997) y Aguiar & Sala (1999), quienes expresaron que los parches de vegetación presentan un mayor contenido de nutrientes en comparación con los sectores de suelo desnudo, constituyendo así las denominadas islas de fertilidad.

En los parches de vegetación han prevalecido las características asociadas a procesos de formación del suelo, ya que su fertilidad es una consecuencia del proceso de desarrollo del mismo. Mientras que en los sectores interparche, se han identificado aspectos asociados a la predominancia de factores erosivos. El proceso de iniciación y establecimiento del sistema de

montículos de vegetación es un ejemplo de sucesión autogénica en ambientes áridos (Noy-Meir, 1973; Rostagno et al., 1991).

Respecto a la caracterización microbiológica, se identificó la existencia de una marcada diferenciación entre los sectores parches e interparche. En el recuento de microorganismos heterótrofos mesófilos aerobios totales, en los que se incluyeron bacterias, hongos y actinomicetes, se encontraron diferencias significativas entre ambos sectores. Esto estaría relacionado con las condiciones ambientales y nutricionales favorables de los parches, tales como mayor humedad, contenido de fósforo, nitrógeno y carbono orgánico. Gallardo & Schlesinger (1992), afirmaron que la existencia de una mayor biomasa microbiana en los parches de vegetación en comparación al suelo sin cobertura vegetal, estaría relacionada con la abundancia de nitrógeno orgánico presente en el suelo.

De acuerdo a lo mencionado por Holt (1997), la biomasa microbiana proporciona una alerta temprana de los cambios en el contenido de materia orgánica. Su presencia afecta la disponibilidad de nutrientes en los suelos (Smith & Paul, 1990), lo que explicaría las mejores condiciones nutricionales en los parches de vegetación.

En los resultados obtenidos se pudo observar que en la zona de interparche la proporción de actinomicetes, respecto a lo identificado en los parches, fue mayor. Esto se relacionaría con la capacidad que tienen los actinomicetes de resistir a condiciones extremas, específicamente el pH, el cual en la zona de interparche tendió a la alcalinidad. Reyes-Quintanar et al. (2008) afirmaron que la alcalinidad del suelo no afecta la población de actinomicetes, pudiendo sobrevivir hasta un pH de 10. Otros autores, como Thompson & Troeh (1998), concuerdan en que, pese a que los actinomicetes son menos numerosos que las bacterias en el suelo, su presencia se encuentra favorecida por la abundancia de calcio, que proporciona una condición neutra o ligeramente alcalina. Según Wild (1992) la falta de humedad no afecta a los actinomicetes, dado que, aunque la necesiten para su crecimiento, sus esporas pueden soportar prolongadas sequías durante más tiempo que otros microorganismos.

Los propágulos infectivos de HMA fueron más numerosos en los parches de vegetación. Esto puede asociarse directamente con su estrecha relación con las raíces de las plantas hospedadoras con las cuales establecen la simbiosis. Algunos autores sugieren que las comunidades de HMA se distribuyen de acuerdo a distintos factores edáficos tales como la temperatura del suelo (Koske, 1987), el suministro de nutrientes inorgánicos y el contenido de materia orgánica (Mosse, 1973; Hayman, 1975; Ross, 1980), el pH (Wang et al., 1985) y la

humedad (Khan, 1974). A saber, estos factores se vieron más favorecidos en los sectores con presencia de vegetación.

La presencia de HMA en el suelo podría considerarse como un indicador de calidad del mismo, ya que la comunidad de estos hongos se ve reducida ante un disturbio, como es la ausencia de vegetación. Autores como Moorman & Reeves (1979) y Allen & Allen (1980) afirmaron que los disturbios en el ecosistema causan una reducción en la presencia de propágulos de los HMA.

La perturbación y la erosión de suelo, al que se exponen con mayor intensidad los sectores interparche, resulta en la pérdida o reducción de los propágulos micorrícicos presentes en el suelo. De acuerdo a Brundrett (1991) y Jasper et al. (1991), el bajo recuento de propágulos HMA impacta en una reducción del potencial de inóculo para formar micorrizas, simbiosis clave para el mantenimiento de la cobertura vegetal en ecosistemas áridos.

En cuanto a la respiración microbiana, se observaron diferencias significativas entre los sectores parche e interparche, presentando mayores tasas de respiración en los parches de vegetación. Esto puede relacionarse a que las condiciones edáficas en la cercanía a las raíces, como retención de la humedad y menores variaciones de temperatura, promueven el establecimiento y desarrollo de los microorganismos. De acuerdo a lo expresado por Ayala et al. (2018), la cubierta vegetal con presencia de costra biológicas muestra mayores tasas de respiración, debido principalmente a que la humedad presente en el suelo y la regulación de la temperatura, logran activar los procesos metabólicos, la sucesión y crecimiento de las comunidades microbianas del suelo liberando CO₂ a la atmósfera.

Los compuestos específicos secretados por las raíces de las plantas en los parches de vegetación, evidenciados por los valores más elevados de materia orgánica, aumentan la disponibilidad de nutrientes. De esta forma se ve favorecida la oxidación de sustrato orgánicos y consecuentemente el aumento de la tasa metabólica de los microorganismos (Paul, 2007).

Singh et al. (2010) indicó que el estrés inducido por perturbaciones climáticas y limitación de recursos, disminuyen las tasas de respiración del suelo, indicando una actividad biológica suprimida. Esto se vio reflejado en los sectores interparche, cuyo suelo está sometido a la pérdida de nutrientes por erosión y condiciones menos favorables para el desarrollo microbiano.

En cuanto a la actividad enzimática del suelo, se encontraron mayores valores de actividad fosfatasa, tanto ácida como alcalina, en los suelos de los parches de vegetación en comparación con las zonas de interparche. Esto puede deberse a la estrecha relación que existe entre los

hongos micorrícicos, las raíces de las plantas y la producción de dicha enzima por estos microorganismos. Diversos estudios afirman que existe una correlación entre la actividad fosfatasa y el funcionamiento activo de la relación simbiótica (Gianinazzi-Pearson & Gianinazzi, 1978). Autores como Deng & Tabatabai (1996), señalaron que una mayor proliferación de biomasa fúngica estimula el exudado de las raíces, y estas, a su vez, la actividad de la enzima, particularmente de las del grupo fosfatasa.

La actividad fosfatasa hallada estaría asociada a las bajas concentraciones de fósforo de los suelos analizados, las cuales fueron aún menores en los sectores interparche. Soragni et al. (2001) identificaron que la producción de esta enzima se activa en respuesta a la carencia de fósforo. La escasez de fósforo es una característica de los ecosistemas áridos, el cual a su vez muchas veces queda inmovilizado y no está disponible para la absorción de las plantas (Holdfor, 1997).

Olander & Vitousek (2000) señalaron que la actividad fosfatasa ácida está relacionada con la variación del contenido de materia orgánica en el suelo y la población microbiana inducida por las plantas, parámetros que presentaron mayores valores en los parches de vegetación. Según Tarafdar & Marschner (1994) y Aguilera et al. (1997) existe una relación entre el pH del suelo y la enzima fosfatasa. Estos sugieren que la actividad varía con la condición de acidez o alcalinidad del suelo, ya que los hongos, que son los microorganismos que exudan en gran parte la enzima, modifican su población y actividad de acuerdo al pH del suelo. A medida que el pH tiende a la alcalinidad, la actividad de los hongos disminuye, y de la misma forma la cantidad de enzima exudada. Esto coincide con los resultados de esta investigación, dado que se cuantificaron menores niveles de fosfatasa, tanto ácida como alcalina, en los suelos de interparche, donde se denota una mayor condición de alcalinidad.

Como se ve reflejado en el análisis de componentes principales, la abundancia de microorganismos (actinomicetes, hongos y bacterias) está relacionada con los parámetros fisicoquímicos del suelo. Esto coincide con lo investigado por Bashan et al. (2015), quienes evidenciaron que la densidad de la mayoría de los grupos de microorganismos se incrementa en relación a disponibilidad de nutrientes, algunos por procesos de descomposición, otros por solubilización o procesos biológicos que ocurren en el suelo.

Por otro lado, se pudo observar que la zona de interparche se asoció con el pH y con la presencia de hongos. Esto también se evidenció en los resultados de recuento de microorganismo, donde las proporciones de este grupo fue similar en ambas zonas, para un pH

ligeramente alcalino. Según Pacasa-Quisbert et al. (2017), en sus investigaciones encontraron una correlación positiva y significativa entre el pH de los suelos y el recuento de hongos.

Finalmente, se pudo observar que los propágulos de HMA no se manifestaron asociadas con el índice de Simpson y Shannon, ni con la actividad fosfatasa tanto ácida como alcalina. Las variables actividad fosfatasa y propágulos de HMA se encontraron asociadas a los parches cuya dominancia estaba determinada por especies de la familia Poaceae. Esto podría estar indicando, que la presencia y distribución de estos hongos en los ecosistemas desertificados presentan algún tipo de relación con las especies vegetales presentes en el área de estudio.

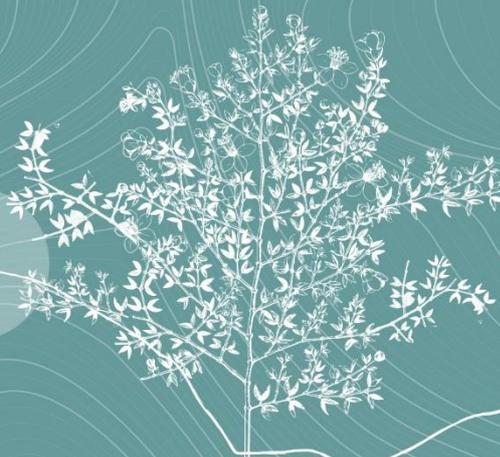
Requena et al. (1996) mencionaron que existe también una dependencia entre el tipo de propágulos de HMA y la estacionalidad. Sin embargo, en el presente estudio no se tuvo en cuenta la variable estacionalidad. Villagra et al. (2011) expresó que las especies gramíneas pertenecientes a la región fitogeográfica del Monte, en la época seca, entran en estado de latencia principalmente para regular la pérdida de agua. Reafirmando este comportamiento, Cenzano et al. (2013) expresaron que el estrés por sequía afecta los rasgos morfológicos y funcionales (vegetativos y reproductivos) de estas gramíneas. Se podría considerar que, de acuerdo a los resultados obtenidos en este estudio, la actividad fosfatasa y los propágulos infectivos serían más elevados en épocas de estrés hídrico ya que los hongos simbióticos estarían colaborando con la planta para mantener la actividad fotosintética a través del aumento de los pigmentos fotosintéticos.

Pese a que en la mayoría de los parches de vegetación la dominancia estuvo dada por especies de la familia Poaceae, en aquellos en los cuales predominaron especies de *Larrea* spp., también se encontró una asociación con el recuento de propágulos de HMA. El estudio realizado por Hernández-Zamudio et al. (2018) establece altos niveles de colonización de propágulos de HMA en especies de *Larrea tridentata* durante todo el año en un ecosistema árido, confirmando la importancia de la micorrización en la adaptación de estas especies a las condiciones adversas del ecosistema.

Cabría considerar la importancia en el ecosistema que tienen las dos especies dominantes en los parches de vegetación estudiados, *Larrea* sp. y *Pappostipa speciosa*. Según Bertiller et al. (2004), estas especies podrían ser utilizadas como una estrategia en la restauración de los ecosistemas áridos, ya que servirían como un mecanismo de facilitación ecológica. En este caso, las **especies facilitadoras** actúan como “plantas nodrizas” mejorando las condiciones microclimáticas, aumentando la disponibilidad de agua y nutrientes, y ofreciendo protección contra la herbivoría (Padilla & Pugnaire, 2006; Bonvissuto & Busso, 2013). Estas condiciones

podrían beneficiar la sobrevivencia y el crecimiento de otras especies bajo sus copas, como las del género *Larrea*, co-dominantes en la zona de estudio, que podrían cumplir con las características de las especies mencionadas anteriormente. A su vez es de vital importancia en la evolución y madurez del parche de vegetación el aporte brindado por las especies gramíneas para aumentar la sobrevivencia y crecimiento de nuevas especies.

- INTRODUCCIÓN
- OBJETIVOS
- MARCO TEÓRICO
- MATERIALES Y MÉTODOS
- RESULTADOS
- DISCUSIÓN
- CONCLUSIÓN
- BIBLIOGRAFÍA



9. Conclusión

Respondiendo a los objetivos planteados en el presente estudio tendientes a determinar la actividad microbiana asociada a la composición florística del ecosistema semiárido Área Natural Protegida “Parque Universitario Provincia del Monte”, se ha abordado a las conclusiones que se exponen a continuación:

Se ha determinado que el área natural protegida estudiada, ubicada en la ciudad de Neuquén, presenta un porcentaje de cobertura vegetal que se encuentra dentro de los parámetros representativos de la provincia fitogeográfica del Monte. La vegetación presentó una distribución en parches rodeados de zona de interparche, con una composición florística caracterizada por la dominancia de gramíneas y co-dominancia de especies del género *Larrea* y *Senna*. Las especies vegetales de los parches son componentes estructurales y funcionales de los ecosistemas semiáridos.

Respecto a las características del suelo, las mismas se encuentran dentro de los parámetros propios de ecosistemas semiáridos. El suelo de ambos sectores se vió caracterizado por poseer una textura arenosa, pH cercano a la neutralidad, someros y con bajo contenido de materia orgánica y nutrientes. Se presentaron condiciones favorables bajo los parches de vegetación en comparación con la zona de interparche, en los que se identificó mayores concentraciones de materia orgánica, fósforo, carbono, nitrógeno y sales solubles. La asociación entre la presencia de vegetación y los parámetros físico-químicos suelo indican que al disminuir la cobertura vegetal se afectaría la fertilidad del suelo, lo que podría condicionar el establecimiento de otras plantas, la retención de humedad y la circulación de nutrientes.

Del mismo modo, el recuento de microorganismos, tanto de bacterias como de actinomicetes, fue mayor en el suelo de los parches de vegetación. Esto estaría confirmando que la cobertura vegetal provee mejores condiciones para el desarrollo y supervivencia de los microorganismos que habitan en el suelo.

Los parámetros de actividad microbiana evaluados, en los que se incluyen carbono microbiano, propágulos infectivos de HMA y actividad de la enzima fosfatasa, presentaron mayores niveles en los parches. Estos resultados serían indicadores de la calidad y salud del suelo de los parches de vegetación del área estudiada. De esta forma, la actividad microbiana evaluada sería un reflejo de la funcionalidad del ecosistema.

Ante las limitantes concentraciones de fósforo en estos suelos, la presencia de propágulos infectivos de HMA actuaría como un factor ecológico crítico para el desarrollo y establecimiento de la vegetación frente a las condiciones adversas de los ecosistemas semiáridos. La presencia de propágulos en zonas de interparches sugeriría la existencia de ecotipos resistentes a los factores de perturbación. Los microorganismos podrían actuar como un factor contribuyente en la persistencia de las relaciones ecológicas dentro del sistema. De esta forma, le otorgarían al mismo la capacidad de amortiguar un cambio en los atributos de la vegetación.

El presente estudio permitió asociar aspectos microbiológicos con la composición florística de los parches de vegetación, a partir del cual se pudo establecer que aquellos dominados por especies gramíneas, presentaron mayores valores de actividad fosfatasa y recuento de propágulos infectivos de HMA.

Cabe mencionar que se encontraron limitaciones en la interpretación de la correlación entre las variables referidas a la actividad micorrícica y las especies dominantes de los parches de vegetación dado que no se tuvo en cuenta la estación climática del muestreo. Para darle continuidad a la presente investigación, se sugieren nuevas líneas de estudio que aporten datos sobre la interacción existente entre la micorrización de las especies dominantes y la estacionalidad.

Se considera que las características microbiológicas identificadas a partir de este estudio serían apropiadas para predecir las condiciones del hábitat resultantes de los procesos de degradación.

Esta investigación ha permitido evidenciar la importancia de preservar la cobertura vegetal para mantener la funcionalidad del ecosistema, reflejada por los indicadores microbiológicos de la calidad y salud del suelo. Los microorganismos ofrecen servicios ecosistémicos que contribuyen en la conservación de la biodiversidad y el ciclo de los nutrientes, siendo claves para el desarrollo de actividades productivas. Esto, además, estaría reforzando la relevancia de la utilidad de los microorganismos del suelo como una herramienta en las prácticas de restauración ecológica de estos ecosistemas semiáridos.



- INTRODUCCIÓN
 - OBJETIVOS
 - MARCO TEÓRICO
 - MATERIALES Y MÉTODOS
 - RESULTADOS
 - DISCUSIÓN
 - CONCLUSIÓN
- BIBLIOGRAFÍA**



10. Bibliografía

- Abraham, E. M. (2002). Lucha contra la desertificación en las tierras secas de Argentina. El caso de Mendoza. En A. Fernández Cirelli & E. M. Abraham (Eds.), *El agua en Iberoamérica. De la escasez a la desertificación* (pp. 27-44). Buenos Aires, Argentina: CYTED.
- Abraham, E. M. (2006). Desertificaciones: Bases conceptuales y metodológicas para planificación y gestión. Aportes a la toma de decisión. *Zonas Áridas*, 7(1), 18-67.
- Abraham, E. M. (2008). Tierras secas, desertificación y recursos hídricos. *Revista Ecosistemas*, 17(1), 1-4.
- Abraham, E., Del Valle, H. F., Roig, F., Torres, L., Ares, J. O., Coronato, F. & Godagnone, R. (2009). Overview of the geography of the Monte Desert biome (Argentina). *Journal of Arid Environments*, 73(2), 144-153.
- Abril, A., Villagra, P. & Noe, L. (2009). Spatiotemporal heterogeneity of soil fertility in the Central Monte desert (Argentina). *Journal of Arid Environment*, 73(10), 901-906.
- Aguiar, M. R. & Sala, O. E. (1999). Patch structure dynamics and implications for the functioning of arid ecosystem. *Tree*, 14(7), 273-277.
- Aguiar, M. R., Soriano, A. & Sala, O. E. (1992) Competition and facilitation in the recruitment of seedlings in Patagonian Steppe. *Functional Ecology*, 6(1), 66–70
- Aguilera, L. E., Gutiérrez, J. R. & Meserve, P. L. (1999). Variation in soil micro-organisms and nutrients underneath and outside the canopy of *Adesmia bedwellii* (Papilionaceae) shrubs in arid coastal Chile following drought and above average rainfall. *Journal of Arid Environments*, 42(1), 61-70.
- Aguilera, S., Borie, G., Peirano, P. & Galindo, G. (1997). Organic matter in volcanic soils in Chile: Chemical and Biochemical characterization. *Communications in Soil Science Plant Analysis*, 28(11-12), 899-912.
- Ahmad, F., Ahmad, I. & Khan, M. S. (2006). Screening of free-living rhizospheric bacteria for their multiple plant growth promoting activities. *Microbiological Research*, 136(2), 173-181.
- Ahn, I. P., Lee, S. W. & Suh, S. C. (2007). Rhizobacteria-induced priming in *Arabidopsis* is dependent on ethylene, jasmonic acid, and NPR1. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 20(7), 759-768.

- Albaladejo, J. (1995). Soil rehabilitation and desertification control: case study in Murcia. En R. Fantechi, D. Peter, P. Balabanis & J.L. Rubio (Eds.), *Desertification in a European context: physical and socio-economic aspects* (pp. 213-224). Luxemburgo: European Commission.
- Alef, K. (1995). Respiración del suelo. En K. Alef & P. Nannipieri (Eds.), *Methods in applied soil microbiology and biochemistry* (pp. 214-219). San Diego, USA: Academic Press Londres.
- Al-Karaki, G. N., Al-Raddad, A. & Clark, R. B. (1998). Water stress and mycorrhizal isolate effects and growth and nutrient acquisition on wheat. *Journal of Plant nutrition*, 21(5), 891-902.
- Allen, M. F. (2007). Mycorrhizal fungi: highways for water and nutrients in arid soils. *Vadose Zone Journal*, 6(2), 291-297.
- Allen, B. & Allen, M. (1980). Natural re-establishment of vesicular-arbuscular mycorrhizae following stripmine reclamation in Wyoming. *Journal of Applied Ecology*, 17(1), 139-147.
- Anderson, J. P. E. & Domsch, K. H. (1978). A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 10(3), 215-221.
- Angers, D. A., Bissonnette, N., Légère, A. & Samson, N. (1993). Microbial and biochemical changes induced by rotation and tillage in a soil under barley production. *Canadian Journal of Soil Science*, 73(1), 39-50.
- American Public Health Association (APHA). (1992). *Métodos normalizados para el análisis de aguas potables y residuales*. Madrid, España: Diaz de Santos, SA,
- Aronson, J., Floret, C., Le Floc'h, E., Ovalle, C. & Pontanier, R. (1993). Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems in arid and semi-arid lands. I. A view from the south. *Restoration ecology*, 1(1), 8-17.
- Artursson, V., Finlay, R. D., & Jansson, J. K. (2006). Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and bacteria and their potential for stimulating plant growth. *Environmental Microbiology*, 8(1), 1-10.
- Augé, R. M. (2001). Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza*, 11(1), 3-42.
- Augé, R. M. (2004). Arbuscular mycorrhizae and soil/plant water relations. *Canadian Journal of Soil Science*, 84(4), 373-381.

- Augé, R. M., Moore, J. L., Cho, K., Sylvia, D. M., Al-Agely, A. K. & Saxton A. M. (2003) Relating foliar dehydration tolerance of mycorrhizal *Phaseolus vulgaris* to soil and root colonization by hyphae. *Journal of Plant Physiology*, 160(10), 1147-1156.
- Ayala Niño, F., Maya Delgado, Y. & Troyo Diéguez, E. (2018). Almacenamiento y flujo de carbono en suelos áridos como servicio ambiental: Un ejemplo en el noroeste de México. *Terra latinoamericana*, 36(2), 93-104.
- Azcón-Aguilar, C. & Bago, B. (1994). Physiological characteristics of the host plant promoting an undisturbed functioning of the mycorrhizal symbiosis. En S. Gianinnazzi & H. Schüepp (Eds.), *Impact of arbuscular mycorrhizas on sustainable agriculture and natural ecosystems* (pp. 47-60). Basel, Switzerland: Birkhäuser.
- Azcón-Aguilar, C. & Barea, J. M. (1997). Arbuscular mycorrhizas and biological control of soil-borne plant pathogens—an overview of the mechanisms involved. *Mycorrhiza*, 6(6), 457-464.
- Azcón-Aguilar, C., Palenzuela, J., Roldán, A., Bautista, S., Vallejo, R. & Barea, J. M. (2003). Analysis of the mycorrhizal potential in the rhizosphere of representative plant species from desertification-threatened Mediterranean shrublands. *Applied Soil Ecology*, 22(1), 29–37.
- Barea, J. M. (1997). Mycorrhiza/bacteria interactions on plant growth promotion. En A. Ogoshi, L. Kabayashi, Y. Homma, F. Kodama, N. Kondon & S. Akino (Eds.), *Plant growth-promoting rhizobacteria, present status and future prospects* (pp. 150-158). París, Francia: OECD.
- Barea, J. M., Palenzuela, J., Cornejo, P., Sanchez-Castro, I., Navarro-Fernández, C., López-García, A., Estrada, B., Azcón, R., Ferrol, N. & Azcón-Aguilar, C. (2011). Ecological and functional roles of mycorrhizas in semi-arid ecosystem of Southeast Spain. *Journal of Arid Environments*, 75(12), 1292-1301.
- Barea, J. M., Palenzuela, J., Cornejo, P., Sánchez-Castro, I., Navarro, C., Quiñones, P. B., Azcón, R., Ferrol, N. & Azcón-Aguilar, C. (2007). Significado, diversidad e impacto de los hongos de las micorrizas arbusculares en ambientes mediterráneos. En J. M. Barea, M. Moleón, R. Travesí, E. Ballesteros, J. M. Luzón & J. M. Tierno (Eds.), *Biodiversidad y Conservación de Fauna y Flora de Ambientes Mediterráneos* (pp. 155-185). Granada, España: Sociedad Granetense de Historia Natural.
- Barrow, C. J. (1991). *Land degradation: development and breakdown of terrestrial environments*. New York, USA: Cambridge University Press.

- Bashan, Y., Puente, E., Salazar, B., De-Bashan, L., Bacilio, M., Hernández, J., Leyva, L., Romero, B., Villalpando, R. & Bethlenfalvay, G. (2015). Reforestación de tierras erosionadas en el desierto: el papel de las bacterias promotoras de crecimiento en plantas y la materia orgánica. *Suelos Ecuatoriales*, 35 (1), 70-77.
- Bertiller, M. B., Bisigato, A. J., Carrera, A. L. & Del Valle, H. F. (2004). Estructura de la vegetación y funcionamiento de los ecosistemas del Monte Chubutense. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 39(3-4), 139-158.
- Biganzoli, F. & Zuloaga, F. O. (2015). Análisis de diversidad de la familia Poaceae en la región austral de América del Sur. *Rodriguésia*, 66(2), 337-351.
- Bolan, N. S. & Abbott, L. K. (1983). Seasonal variation in infectivity of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in relation to plant response to applied phosphorus. *Soil Research*, 21(2), 207-210.
- Bonfante-Fasolo, P., Genre, A. & Bianciotto, V. (2004). The colonization strategies of arbuscular mycorrhizal fungi: an overview of their cellular interactions with plants and bacteria. En J. T. Frias Hernandez, V. Olalde Portugal & R. Ferrera Cerrato (Eds.), *Avance en el conocimiento de la biología de las micorrizas* (pp. 19-28). Guanajuato, México: Universidad de Guanajuato.
- Bonvissuto, G. L. (2008). Curiosidades de la vegetación, las isletas de vegetación en el Monte Austral Neuquino. *Presencia*, 52, 46-47.
- Bonvissuto, G. L. & Busso, C. A. (2013). Establecimiento de plántulas en microambientes del Monte Austral Neuquino. En D. R. Pérez, A. E. Rovere & M. E. Rodríguez Araujo (Eds.), *Rehabilitación en la Diagonal Árida de la Argentina* (pp. 96-111). Buenos Aires, Argentina: Vázquez Mazzini.
- Bossio, D. A., Fleck, J. A., Scow, K. M. & Fujii, R. (2006). Alteration of soil microbial communities and water quality in restored wetlands. *Soil Biology and Biochemistry*, 38(6), 1223-1233.
- Brejda, J. J., Moorman, T. B., Karlen, D. L., & Dao, T. H. (2000). Identification of regional soil quality factors and indicators I. Central and Southern High Plains. *Soil Science Society of America Journal*, 64(6), 2115-2124.
- Brookes, P., Cayuela, M., Contin, M., De Nobili, M., Kemmitt, S. & Mondini C. (2008). The mineralisation of fresh and humified soil organic matter by the soil microbial biomass. *Waste Management*, 28(4), 716-722.

- Brundrett, M. C. (1991). Mycorrhizas in natural ecosystems. En A. Macfayden, M. Begon, & A. H. Fitter (Eds.), *Advances in ecological research*, Vol. 21 (pp. 171–313). London, UK: Academic Press.
- Budi, S. W., Tuinen, D., Martinelli G. & Gianinazzi, S. (1999) Isolation from the *Sorghum bicolor* mycorrhizosphere of a bacterium compatible with arbuscular mycorrhiza development and antagonistic toward soilborne fungal pathogens. *Applied and Environmental Microbiology*, *65*(11), 5148-5150.
- Bünemann, E. K., Bongiorno, G., Bai, Z., Creamer, R. E., De Deyn, G., de Goede, R. & Pulleman, M. (2018). Soil quality - A critical review. *Soil Biology and Biochemistry*, *120*, 105-125.
- Busso, C. A. & Bonvissuto, G. L. (2009). Structure of vegetation patches in northwestern Patagonia, Argentina. *Biodiversity and conservation*, *18*(11), 3017-3041.
- Cabrera, A. L. (1976). Regiones fitogeográficas argentinas. Enciclopedias Argentinas de Agricultura y Jardinería, Tomo II, Fs. 1. Buenos Aires, Argentina: ACME.
- Caldwell, B. A. (2005). Enzyme activities as a component of soil biodiversity: A review. *Pedobiología*, *49*(6), 637-644.
- Calvente, R., Cano, C., Ferrol, N., Azcón-Aguilar, C. & Barea, J. M. (2004). Analysing natural diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in olive tree (*Olea europea* L.) plantations and assessment of the effectiveness of native fungal isolates as inoculants for commercial cultivars of olive plantlets. *Applied Soil Ecology*, *26*(1), 11-19.
- Camelo, M., Vera, S. P. & Bonilla, R. R. (2011). Mecanismos de acción de las rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal. *Revista Corpoica - Ciencia y Tecnología Agropecuaria*, *12*(2), 159-166.
- Campbell, R. (1987). *Ecología microbiana*. Distrito Federal, México: Editorial Limusa.
- Canfield, R. (1941). Application of the line interception method in sampling range vegetation. *Journal of Forestry*, *39*, 388-394.
- Cano, M. A. (2011). A review of interaction of beneficial microorganisms in plants: mycorrhizae, *Trichoderma* spp. and *Pseudomonas* spp. *Revista UDCA, Actualidad & Divulgación Científica*, *14*(2), 15-31.
- Caravaca, F. & Roldan, A. (2003). Effect of *Eisenia foetida* earthworms on mineralization kinetics, microbial biomass, enzyme activities, respiration and labile C fractions of three soils treated with a composted organic residue. *Biology and Fertility of Soils*, *38*(1), 45-51.

- Carpa, R. (2009). Enzymological research on soils from different environments. *Annals of RSCB*, 16(1), 44-48.
- Castro, M. L., Zuleta, G. A., Pérez, A. A., Ciancio, M. E., Tchilinguirian, P. & Escartín, C. A. (2013). Rehabilitación de estepas arbustivas del Monte Austral en explanadas petroleras. Evaluación de la técnica de escarificado I: Vegetación. En D. R. Pérez, A. E. Rovere & M. E. Rodríguez Araujo (Eds.), *Rehabilitación en la Diagonal Árida de la Argentina* (pp. 225-245). Buenos Aires, Argentina: Vázquez Mazzini.
- Celaya-Michel, H. & Castellanos-Villegas, A. E. (2011). Mineralización de nitrógeno en el suelo de zonas áridas y semiáridas. *Terra Latinoamericana*, 29(3), 343-356.
- Cenzano, A. M., Varela, M. C., Bertiller, M. B., & Luna, M. V. (2013). Effect of drought on morphological and functional traits of *Poa ligularis* and *Pappostipa speciosa*, native perennial grasses with wide distribution in Patagonian rangelands, Argentina. *Australian Journal of Botany*, 61(5), 383-393.
- Chebez, J. C. (2005). *Guía de las Reservas Naturales de la Argentina*, Vol. 3. Buenos Aires, Argentina: Albatros.
- Chenu, C., & Cosentino, D. (2011). Microbial regulation of soil structural dynamics. En K. Ritz & I. Young (Eds.), *The architecture and biology of soils: life in inner space* (pp. 37-70). CABI, USA: Oxford University Press.
- Christensen, B. T. (2001). Physical fractionation of soil and structural and functional complexity in organic matter turnover. *European Journal of Soil Science*, 52(3), 345-35.
- Clapp, J. P., Young, J. P. W., Merryweather, J. W., & Fitter, A. H. (1995). Diversity of fungal symbionts in arbuscular mycorrhizas from a natural community. *The New Phytologist*, 130(2), 259-265.
- Convención de las Naciones Unidas de Lucha contra la Desertificación (UNCCD). (1994). United Nations convention to combat desertification in countries experiencing serious drought and/or desertification, particularly in Africa. A/AC.241/27, Paris. Francia. <https://treaties.un.org>
- Cornet, A. F., Montana, C., Delhoume, J. P. & Lopez-Portillo, J. (1992). Water flows and the dynamics of desert vegetation stripes. En A. J. Hansen & F. di Carri (Eds.), *Landscape boundaries* (pp. 327-345). New York, USA: Springer

- Cortina, J., Amat, B., Derak, M., Da Silva, M. J. R., Disante, K. B., Fuentes, D., & Trubat, R. (2011). On the restoration of degraded drylands. *Sécheresse*, 22(2), 69-74.
- Cox, G., & Tinker, P. B. (1976). Translocation and transfer of nutrients in vesicular-arbuscular mycorrhizas. I. The arbuscule and phosphorus transfer: A quantitative ultrastructural study. *The New Phytologist*, 77(2), 371-378.
- Coyne, M. (2000). *Microbiología del suelo: un enfoque exploratorio*. Madrid, España: Paraninfo
- Cuenca, G. (2015). *Las micorrizas arbusculares: aspectos teóricos y aplicados*. Caracas, Venezuela: Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas.
- Cuenca, G., Cáceres, A., Oirdobro, G., Hasmy, Z. & Urdaneta, C. (2007). Las micorrizas arbusculares como alternativa para una agricultura sustentable en áreas tropicales. *Interciencia*, 32(1), 23-29.
- Davey, M. L., & Currah, R. S. (2006). Interactions between mosses (Bryophyta) and fungi. *Botany*, 84(10), 1509-1519.
- Del Valle, H. F., Elissalde, N. O., Gagliardini, D. A. & Milovich, J. (1998). Status of desertification in the Patagonian region: Assessment and mapping from satellite imagery. *Arid Land Research and Management*, 12(2), 95-121.
- Demkina, T. & Ananeva, N. (1998). The influence of long-term fertilizer application on the respiration activity and resilience of soil microbial communities. *European Journal of Soil Science*, 31(11), 1382-1263.
- Deng, S. P. & Tabatabai, M. A. (1996). Effect of tillage and residue management on enzyme activities in soils. II Glycosidases. *Biology and Fertility of Soils*, 22(3), 208-213.
- Dick, W. A. (1984). Influence of long term and crop rotation combinations on soil enzymes activities. *Soil Science Society of American Journal*, 48(3), 569-574.
- Dick, W. A. & Tabatabai, M. A. (1993). Significance and potential uses of soil enzymes. En F. B. Metting (Ed.), *Soil microbial ecology, application in agricultural and environmental management* (pp. 95-127). New York, USA: Marcel Dekker.
- Dilly, O. & Munch, J. C. (1998). Ratios between estimates of microbial biomass content and microbial activity in soils. *Biology and Fertility of Soils*, 27(4), 374-379.
- Dodd, J. C. & Kribun, J. (1984). Observations on endogonaceous spores in the Negev desert. *Transactions of the British Mycological Society*, 82(3), 536-540.
- Doran, J. W. & Parkin, T. B. (1994). Defining and assessing soil quality. En J. W. Doran, D.C. Coleman, D. F. Bezdicsek & B. A. Stewart (Eds.), *Defining Soil Quality for a Sustainable*

Environment (pp. 3-21). Madison, USA: Soil Science Society of America and American Society of Agronomy.

- Dorioz, J. M. & Robert, M. (1987). Aspects microscopiques des relations entre les microorganismes ou végétaux et les argiles: conséquence sur les microorganisations et la microstructuration des sols. En N. Fedoroff, L. M. Bresson & M. A. Courty (Eds.), *Soil Micromorphology* (pp. 353-362). Plaisir, Francia: AFES.
- Dorioz, J. M., Robert, M. & Chenu, C. (1993). The role of roots, fungi and bacteria on clay particle organization. An experimental approach. En L. Brussaard & M. J. Kooistra (Eds.), *Soil Structure/Soil Biota Interrelationships* (pp. 179-194). Amsterdams, The Neetherlands: Elsevier.
- Drobnik, T., Greiner, L., Keller, A. & Grêt-Regamey, A. (2018). Soil quality indicators—From soil functions to ecosystem services. *Ecological Indicators*, *94*(1), 151-169.
- Eivazi, F. & Tabatabai, M. A. (1977). Phosphatases in soils. *Soil Biology and Biochemistry*, *9*(3), 167-172.
- Elliot, E. T. (1986). Aggregate structure and carbon, nitrogen and phosphorus in native and cultivated soils. *Soil Science Society of American Journal*, *5*(3), 633-637.
- Encabo, M., Sanchez, S., Mastrocola, Y., Vazquez, M. & Barreto, D. (2014). Área natural protegida Parque Universitario Provincia del Monte como espacio recreativo, Campus Universidad Nacional del Comahue, Neuquén, Argentina. VI Congreso Latinoamericano de Investigación Turística, Universidad Nacional del Comahue: Neuquén.
- Entry, J. A., Rygielwicz, P. T., Watrud, L. S. & Donnelly, P. K. (2002). Influence of adverse soil conditions on the formation and function of arbuscular mycorrhizas. *Advances in Environmental Research*, *7*(1), 123-138.
- Ewing, S. A., Southard, R. J., Macalady, J. L., Hartshorn A. S. & Johnson, M. J. (2007). Soil microbial fingerprints, carbon, and nitrogen in a Mojave Desert Creosote-Bush Ecosystem. *Soil Science Society of America Journal*, *71*(2), 469-475.
- Fernández Gálvez, J. (2010). El recurso suelo-agua en medios áridos y semiáridos. En J. L. González Rebollar & A. Chueca Sanco (Eds.), *C4 y CAM. Características Generales y Uso En Programas de Desarrollo de Tierras Áridas y Semiáridas. Homenaje Del Doctor Julio López Gorgé* (pp. 143-149). Madrid, España: Consejo Superior de Investigaciones Científicas.
- Ferrol, N., Calvente, R., Cano, C., Barea, J. M. & Azcón-Aguilar, C. (2004). Analysing arbuscular mycorrhizal fungal diversity in shrub-associated resource islands from a desertification-threatened semiarid Mediterranean ecosystem. *Applied Soil Ecology*, *25*(2), 123-133.

- Friese, C. F., & Allen, M. F. (1991). The spread of VA mycorrhizal fungal hyphae in the soil: inoculum types and external hyphal architecture. *Mycologia*, 83(4), 409-418.
- Froni, L. (1999). *Procesos Microbianos*. Río Cuarto, Argentina: Fundación Universidad Nacional de Río Cuarto.
- Gaitán, J. J., Bran, D. & Murray, F. (2007). Efecto de la severidad de quemado sobre la concentración de carbono orgánico en montículos e intermontículos en el Monte Austral. *Ciencias del Suelo*, 25(2), 195-199.
- Gallardo, A. & Schlesinger, W. H. (1990). Estimating microbial biomass nitrogen using the fumigation – extraction methods in a warm – temperate forest soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 22(7), 927-932.
- Gamalero, E., Trotta, A., Massa, N., Copetta, A., Martinotti, M. G. & Berta, G. (2004). Impact of two fluorescent pseudomonads and an arbuscular mycorrhizal fungus on tomato plant growth, root architecture and P acquisition. *Mycorrhiza*, 14(3), 185-192.
- Garbaye, J. (1994). Helper bacteria: a new dimension to the mycorrhizal symbiosis. *The New Phytologist*, 128(2), 197-210.
- García, A. & Rivero, C. (2008). Evaluación del carbono microbiano y la respiración basal en respuesta a la aplicación de lodo papelerero en los suelos de la Cuenca del Lago de Valencia, Venezuela. *Revista Facultad de Agronomía*, 34, 119-133.
- Gianinazzi-Pearson, V., & Gianinazzi, S. (1978). Enzymatic studies on the metabolism of vesicular-arbuscular mycorrhiza II. Soluble alkaline phosphatase specific to mycorrhizal infection in onion roots. *Physiological Plant Pathology*, 12(1), 45-53.
- Gil, F. M. (2003). La restauración de la cubierta vegetal en zonas semiáridas en función del patrón espacial de los factores bióticos y abióticos. *Revista Ecosistemas*, 12(1), 1-4.
- Giovannetti, M., Schubert, A., Cravero, M. C. & Salutini, L. (1988). Spore production by the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus monosporum* as related to host species, root colonization and plant growth enhancement. *Biology and Fertility of Soils*, 6(2), 120-124.
- Goicoechea, N., Antolin, M. C. & Sánchez, M. (1997). Gas exchange is related to the hormone balance in mycorrhizal or nitrogen-fixing alfalfa subjected to drought. *Physiologia Plantarum*, 100(4), 989-997.

- Golchin, A., Clarke, P. & Oades, J. M. (1996). The heterogeneous nature of microbial products as shown by solid-state ^{13}C CP/MAS NMR spectroscopy. *Biogeochemistry*, 34(2), 71-97.
- Golluscio, R. A. & Sala, O. E. (1993). Plant functional types and ecological strategies in Patagonian forbs. *Journal of Vegetation Science*, 4 (6), 839–846
- González-Chávez, M. C., Alarcón, A. & Ferrera-Cerrato, R. (2008). Biodiversidad funcional de los hongos micorrícicos arbusculares en zonas áridas y semiáridas. En N. Montaña Arias, S. L. Camargo Ricalde, R. García Sánchez & A. Monroy Ata (Eds.) *Micorrizas arbusculares en ecosistemas áridos y semiáridos* (pp.37-62). Distrito Federal, México: Mundi Prensa.
- González-Chavez, M. C., Carrillo-González, R., Wright, S. F. & Nichols, K. A. (2004). The role of glomalin, a protein produced by arbuscular mycorrhizal fungi, in sequestering potentially toxic elements. *Environmental Pollution*, 130(3), 317-323.
- Green, H., Larsen, J., Olsson, P., Jensen, D. & Jakobsen, I. (1999). Suppression of the biocontrol agent *Trichoderma harzianum* by mycelium of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* in root-free soil. *Applied and Environmental Microbiology*, 65(4), 1428-1434.
- Gregorich, E. G., Carter, M. R., Doran, J. W., Pankhurst, C. E., & Dwyer, L. M. (1997). Biological attributes of soil quality. *Developments in Soil Science*, 25, 81-113.
- Gryndler, M. (2000). Interactions of arbuscular mycorrhizal fungi with other soil organisms. En Y. Kapulnik & D. D. Douds (Eds.), *Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and Function* (pp. 239-262). Netherlands: Kluwer Academic Publishers
- Guerrero, M. A. & Jones, R. D. (1996). Photoinhibition of marine nitrifying bacteria. II. Dark recovery after monochromatic or polychromatic irradiation. *Marine Ecology Progress Series*, 141, 193-198.
- Hardie, K. (1985). The effect of removal of extraradical hyphae on water uptake by vesicular-arbuscular mycorrhizal plants. *The New Phytologist*, 101, 677-684.
- Harley, J. L., & Smith, S. E. (1983). *Mycorrhizal symbiosis*. London, UK: Academic Press Inc.
- Harris, J. (2010). Soil Microbial Communities and Restoration Ecology: Facilitators or Followers? *Science*, 325(5940), 573-574.
- Hayman, D. S. (1975). The occurrence of mycorrhizas in field crops as affected by soil fertility. En F. E. Sanders, B. Mosse & P. B. Tinker (Eds.), *Endomycorrhizas* (pp. 495-509). New York; USA: Academic Press.

- Hepper, C. M. & Warner, A. (1983). Role of organic matter in growth of a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus in soil. *Transactions of the British Mycological Society*, 81(1), 155-156.
- Hernández, T. & García, C. (2003). Estimación de respiración microbiana del suelo. En C. García, S. F. Gil, T. Hernández & C. Trasar, C. (Eds). *Técnicas de Análisis de Parámetros Bioquímicos en Suelos. Actividades Enzimáticas y Biomasa Microbiana* (pp. 311-346). Madrid, España: Mundi-Prensa.
- Hernández-Zamudio, G., Sáenz-Mata, J., Moreno-Reséndez, A., Castañeda-Gaytán, G., Ogaz, A., Carballar-Hernández, S. & Hernández-Cuevas, L. (2018). Dinámica de la diversidad temporal de los hongos micorrícicos arbusculares de *Larrea tridentata* (Sesse & Mocino ex DC) Coville en un ecosistema semiárido. *Revista Argentina de Microbiología*, 50(3), 301-310.
- Hillel, D. (1982). *Fundamentals of soil physics*. New York, USA: Academic.
- Hoffman, J., Bezchlebová, J., Dusek, L., Dolezal, L., Holoubek, I., Andel, P. Ansorgová, A. & Maly, S. (2003). Novel approach to monitoring of the soil biological quality. *Environment International*, 28(8), 169-174.
- Holling, C. S. (1973). Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4(1), 1-23.
- Holt, J. A. (1997). Grazing pressure and soil carbón, microbial biomass and enzyme activities in semi-arid northeastern Australia. *Applied Soil Ecology* 5: 143-149.
- Holtz, U. (2003). La Convención de las Naciones Unidas de Lucha contra la Desertificación y su dimensión política. [http://www.unccd.int/parliament/data/bginfo/PDUNCCD\(spa\).pdf](http://www.unccd.int/parliament/data/bginfo/PDUNCCD(spa).pdf).
- Jacinthe, P. A. & Lal, R. (2005). Labile carbon and methane uptake as affected by tillage intensity in a Mollisol. *Soil and Tillage Research*, 80(1-2), 35-45.
- Jaksic, F. M. & Fuentes, E. R. (1980). Why are native herbs in the Chilean Matorral more abundant beneath bushes: Microclimate or grazing?. *Journal of Ecology*, 68(2), 665-669.
- Jaramillo, I. R. (2011). La micorriza arbuscular (HMA) centro de la rizosfera: comunidad microbiologica dinamica del suelo. *ContactoS*, 81, 17-23.
- Jasper, D. A., Abbot, L. K. & Robson, A. D. (1991). The effect of soil disturbance on vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in soils from different vegetation types. *New Phytology*, 118(3), 471-476.
- Johansson, J. F., Paul, L. R. & Finlay, R. D. (2004). Microbial interactions in the mycorrhizosphere and their significance for sustainable agriculture. *FEMS Microbiology Ecology*, 48(1), 1 - 13.

- Johnson, N., Pflieger, F., Crookston, R., Simmons S., & Copeland, P. (1991). Vesicular-arbuscular mycorrhizas respond to corn and soybean cropping history. *New Phytologist*, *117*(4), 657-663.
- Joinville, S., Revault, M., Quiquampoix, H. & Baron, M.H. (2004). Structural effects of drying and rehydration for enzymes in soils: kinetics-FTIR analysis of alpha-chymotrypsin adsorbed on montmorillonite. *Journal of Colloid and Interface Science*, *273*(2), 414-425.
- Kallenbach, C. M., Frey, S. D. & Grandy, A. S. (2016). Direct evidence for microbial-derived soil organic matter formation and its ecophysiological controls. *Nature Communications*, *7*(13630).
- Karandashov, V. & Bucher, M. (2005). Symbiotic phosphate transport in arbuscular mycorrhizas. *Trends in Plant Science*, *10*(1), 22-29.
- Karlen, D. L., Andrews, S. S. & Doran, J. W. (2001). Soil quality: current concepts and applications. *Advances in Agronomy*, *74*, 1-40.
- Karlen, D. L., Ditzler, C. A. & Andrews, S. S. (2003). Soil quality: why and how?. *Geoderma*, *114*(3-4), 145-156.
- Karlen, D. L., Mausbach, M. J., Doran, J. W., Cline, R. G., Harris, R. F. & Schuman, G. E. (1997). Soil quality: a concept, definition, and framework for evaluation (a guest editorial). *Soil Science Society of America Journal*, *61*(1), 4-10.
- Khan, A. G. (1974). The occurrence of mycorrhizas in halophytes, hydrophytes, and xerophytes and of Endogone spores in adjacent soils. *Microbiology*, *81*(1), 7-14.
- Kieft, T. & Rosacker, L. (1991). Application of respiration and adenylate based soil microbiological assay to deep subsurface terrestrial sediments. *Soil Biology and Biochemistry*, *23*(6), 563-568.
- Kirk, J. L., Beaudette, L. A., Hart, M., Moutoglis, P., Klironomos, J. N., Lee, H. & Trevors, J. T. (2004). Methods of studying soil microbial diversity. *Journal of Microbiological Methods* *58*, 169-188.
- Koide, R. T. & Kabir, Z. (2000). Extraradical hyphae of the mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* can hydrolyse organic phosphate. *New Phytology*, *148*, 511-517.
- Koske, R. E. (1987). Distribution of VA mycorrhizal fungi along a latitudinal temperature gradient. *Mycologia*, *79*(1), 55-68.
- Kubikova, E., Moore, J. L., Ownley, B. H., Mullen, M. D. & Augé, R. M. (2001). Mycorrhizal impact on osmotic adjustment in *Ocimum basilicum* during a lethal drying episode. *Journal of Plant Physiology*, *158*(9), 1227-1230.

- Laity, J. J. (2009). *Deserts and desert environments*. Chichester, UK: WileyBlackwell.
- Lanfranco, L., Bolchi, A., Ros, E. C., Ottonello, S. & Bonfante, P. (2002). Differential expression of a metallothionein gene during the presymbiotic versus the symbiotic phase of an arbuscular mycorrhizal fungus. *Plant Physiology*, *130*, 58–67.
- Lehmann, A. & Rillig, M. C. (2015). Arbuscular mycorrhizal contribution to copper, manganese and iron nutrient concentrations in crops - A meta-analysis. *Soil Biology and Biochemistry*, *81*, 147-158.
- López Bermúdez, F. (2006). Desertificación, un riesgo ambiental global de graves consecuencias. *Cuaternario y Geomorfología*, *20*(3), 61-71.
- Maestre, F. T., Reynolds, J. F., Huber-Sannwald, E., Herrick, J. & Smith, M. S. (2006). Understanding global desertification: biophysical and socioeconomic dimensions of hydrology. En P. D’Odorico & A. Porporato (Eds.), *Dryland ecohydrology* (pp. 315-332), Dordrecht, The Netherlands: Springer
- Magurran, A. E. (1988). *Ecological diversity and its measurement*. New Jersey, USA: Princeton University Press.
- Maire, N., Borcard, D., Laczko E. & Matthey, W. (1999). Organic matter cycling in grassland and strategies of the living communities. *Soil Biology and Biochemistry*, *31*(9), 281-1293.
- Makoi, J. H. & Ndakidemi, P. A. (2008). Selected soil enzymes: examples of their potential roles in the ecosystem. *African Journal of Biotechnology*, *7*(3), 181-191.
- Martínez, L. B. & Pugnaire, F.I. (2009). Interacciones entre las comunidades de hongos formadores de micorrizas arbusculares y de plantas. Algunos ejemplos en los ecosistemas semiáridos. *Ecosistemas*, *18*(2), 44-54.
- Martínez-García, L. B. (2011). Micorrizas arbusculares en ecosistemas semiáridos. Respuesta a factores de estrés ambiental. *Revista Ecosistemas*, *20*(2-3), 117-120.
- Martínez Carretero, E. & Dalmasso, A. (2015). Revegetación en ambientes degradados. Selección de especies. En E. Carretero & A. Dalmasso (Eds.), *Restauración ecológica en la diagonal árida de la Argentina*, Vol. 2 (pp. 21-30). Mendoza, Argentina: IADIZA.
- Marulanda, A., Barea, J. M. & Azcón, R. (2006). An indigenous droughttolerant strain of *Glomus intraradices* associated with a native bacterium improves water transport and root development in *Retama sphaerocarpa*. *Microbial Ecology*, *52*(4), 670-678.

- Masini, C. A. & Rovere, A. E. (2015). Requerimientos germinativos de *Sphaeralcea mendocina* Philippi (Malvaceae), especie ruderal endémica de Argentina. En E. Martínez Carretero & A. Dalmaso (Eds.), *Restauración ecológica en la diagonal árida de la Argentina*, Vol 2. (pp. 203-213). Mendoza, Argentina: IADIZA.
- Matteucci, S. & Colma, A. (1982). *Metodología para el estudio de la vegetación*. Washington, USA: Secretaria General de la Organización de los Estados Americanos.
- Menicchelli, N. A. (2009). Propuesta de manejo, planificación y gestión ambiental del Área Natural Protegida Parque Universitario Provincia del Monte (Tesis de grado). Neuquén, Argentina.
- Michelsen, A. & Rosendahl, S. (1989). Propagule density of VA mycorrhizal fungi in semi-arid burshland in Somalia. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 29(1-4), 295-301.
- Miller, R. M. & Jastrow, J. D. (1992). The application of VA mycorrhizae to ecosystem restoration and reclamation. En M. Allen (Ed.), *Mycorrhizal functioning: An integrative plant-fungus process* (pp. 438-467). New York, USA: Chapman & Hall, Inc.
- Molina, M., Mahecha, L. & Medina, M. (2005). Importancia del manejo de hongos micorrizógenos en el establecimiento de árboles en sistemas silvopastoriles. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*, 18(2), 162-175.
- Moorman, T. & Reeves, B. (1979). The role of endomycorrhizae in revegetation practices in the semiarid west. II. A bioassay to determine the effect of land disturbance on endomycorrhizal populations. *American Journal of Botany*, 66(1), 14-18.
- Moreno, C. (2001). *Métodos para medir la biodiversidad*. Zaragoza, España: Sociedad Entomológica Aragonesa.
- Moreno, L. & Bertiller, M. B. (2012). Variation of morphological and chemical traits of perennial grasses in arid ecosystems. Are these patterns influenced by the relative abundance of shrubs?. *Acta oecologica*, 41(5), 39-45.
- Morell-Planes, F. & Hernández Jiménez, A. (2008). Degradación de las propiedades agrobiológicas de los suelos Ferralíticos rojos lixiviados por la influencia antrópica y su respuesta agroproductiva al mejoramiento. *Agronomía Tropical*, 58(4), 33-343.
- Morello, J. H. (1958). La provincia fitogeográfica del Monte. *Opera Lilloana*, 2, 5-115.

- Mosse, B. (1973). Advances in the study of vesicular-arbuscular mycorrhiza. *Annual Reviews of Phytopathology*, 11, 171- 196.
- Nahas, E. (2002). Microrganismos do solo productores de fosfatases em diferentes sistemas agrícolas. *Bragantia*, 61(3), 267-275.
- Nichols, K. (2003). Characterization of glomalin, a glycoprotein produced by arbuscular mycorrhizal fungi (Tesis postdoctoral). Maryland, USA.
- Noy-Meir, I. (1973). Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4(1), 25-51.
- Öehl, F., Sieverding, E., Ineichen, K., Mader, P., Wiemken, A. & Boller, T. (2009). Distinct sporulation dynamics of arbuscular mycorrhizal fungal communities from different agroecosystems in long-term microcosms. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 134, 257 - 268.
- Olander, L. P. & Vitousek, P. M. (2000). Regulation of soil phosphatase and chitinase activity by N and P availability. *Biogeochemistry*, 49,175–190.
- Oliva, L., Mazzarino, M. J., Nuñez, G., Abril, A. & Acosta, M. (1993). Dinámica del nitrógeno y del agua del suelo en un desmonte selectivo en el Chaco Árido Argentino. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira*, 28, 709-718.
- Omoike, A. & Chorover, J. (2006). Adsorption to goethite of extracellular polymeric substances from *Bacillus subtilis*. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 70(4), 827-838.
- Pacasa-Quisbert, F., Loza-Murguía, M. G., Bonifacio-Flores, A., Vino-Nina, L. & Serrano-Canaviri, T. (2017). Comunidad de hongos filamentosos en suelos del Agroecosistema de K'iphak'iphani, Comunidad Choquenaira-Viacha. *Journal of the Selva Andina Research Society*, 8(1), 2-25.
- Padilla, F. M. & Pugnaire, F. I. (2006). The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 4(4), 196-202.
- Páez, M. M., Quintana, F. A. & Pérez, C. F. (2004). Biogeografía de las regiones áridas y semiáridas entre 35° y 39° S, Argentina. *Boletín Sociedad Argentina de Botánica*, 39(3), 171-180.
- Paolini, J. E. (2011). Actividades enzimáticas en suelos de los altos llanos centrales (estado Guárico). *Venesuelos*, 11(1-2), 39-46.
- Papadakis, J. (1978). *Mapa ecológico abreviado de la República Argentina*. Buenos Aires, Argentina: Ministerio de Agricultura y Ganadería.

- Paruelo, J. M. & Aguiar, M. R. (2003). Impacto humano sobre los ecosistemas. El caso de la desertificación. *Ciencia Hoy*, 13(77), 48-59.
- Paruelo, J. M., Beltrán, A., Jobbágy, E., Sala, O. E. & Golluscio, G. A. (1998). The climate of Patagonia: General patterns and control on biotic processes. *Ecología Austral*, 8, 85-101.
- Paruelo, J. M., Bertiller, M. B., Schlichter, T. & Coronato, F. R. (1993). *Secuencia de deterioro en distintos ambientes patagónicos: Su caracterización mediante el modelo de estados y transiciones. Lucha contra la Desertificación en la Patagonia a través de un sistema de monitoreo ecológico* (LUDEPA–SME). Buenos Aires, Argentina: INTA-GTZ.
- Paul, E. A. (2007). *Soil microbiology, ecology and biochemistry*. Colling, USA: Academic press.
- Pedraza, R. O., Teixeira, K. R., Scavino, A. F., Salamone, I. G., Baca, B. E., Azcón, R. & Bonilla, R. (2010). Microorganismos que mejoran el crecimiento de las plantas y la calidad de los suelos: Revisión. *Ciencia y Tecnología Agropecuaria*, 11(2), 155-164.
- Peet R. (1975). Relative diversity indices. *Ecology*, 56, 496-498.
- Pérez, D. R. (2010). Desiertos y desertificación. En D. R. Pérez, A. E. Rovere & F. Farinaccio (Eds), *Rehabilitación en el desierto: Ensayos con plantas nativas en Aguada Pichana, Neuquén, Patagonia* (pp. 17-20). Buenos Aires, Argentina: Vázquez Mazzini Editores.
- Pérez Pardo, O., Campomane, J., Cerruti, J., Cobello, H., Corso, M. L., Fernandez Beyro, M. & Viegas Aurelio, P. (2010). *Manual sobre Desertificación*. Buenos Aires, Argentina: Dirección de Conservación de Suelo y Lucha contra la Desertificación.
- Phillips, J. M. & Hayman, D. S. (1970). Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Transactions of the British Mycological Society*, 55(1), 158-161.
- Plassard, C. & Dell, B. (2010). Phosphorus nutrition of mycorrhizal trees. *Tree Physiology*, 30(9), 1129-1139.
- Porcel, R. & Ruiz Lozano, J. M. (2004). Evaluation of the role of genes encoding for dehydrin proteins during drought stress in arbuscular mycorrhizal *Glicine max* and *Lactuca sativa* plants. *Journal of Experimental Botany*, 56, 417-425.
- Powlson, D. S., Prookes, P. C., & Christensen, B. T. (1987). Measurement of soil microbial biomass provides an early indication of changes in total soil organic matter due to straw incorporation. *Soil Biology and Biochemistry*, 19(2), 159-164.

- Puente, M., García, J., Rubio, E. & Peticari, A. (2010). Microorganismos promotores del crecimiento vegetal empleados como inoculantes en trigo. INTA–Estación Experimental Agropecuaria Rafaela. Publicación Miscelánea, (116), 39-44.
- Pyke, D. A., & Archer, S. (1991). Plant-plant interactions affecting plant establishment and persistence on revegetated rangeland. *Rangeland Ecology & Management / Journal of Range Management Archives*, 44(6), 550-557.
- Reyes-Quintanar, K., Alarcón, A., Ferrera-Cerrato, R. & Rodríguez-Zaragoza, S. (2008). Microorganismos asociados a la rizosfera de una población de *Neobuxbaumia tetetzo* establecida en una zona árida del estado de Puebla, México. En N. Montaña Arias, S. L. Camargo Ricalde, R. García Sánchez & A. Monroy Ata (Eds.) *Micorrizas arbusculares en ecosistemas áridos y semiáridos* (pp. 219-242). Distrito Federal, México: Mundi Prensa
- Requena, N., Jeffries, P. & Barea, J. M. (1996). Assessment of natural mycorrhizal potential in a desertified semiarid ecosystem. *Applied and Environmental Microbiology*, 62(3), 842-847.
- Requena, N., Pérez-Solís, E., Azcón-Aguilar, C., Jeffries, P. & Barea, J. M. (2001). Management of indigenous plant-microbe symbioses aids restoration of desertified ecosystems. . *Applied and Environmental Microbiology*, 67(2), 495-498.
- Richardson, A. E. (2001). Prospects for using soil microorganisms to improve the acquisition of phosphorus by plants. *Australian Journal of Plant Physiology*, 28(9), 897-906.
- Rincón, L. E. C. & Muñoz, L. M. M. (2005). Enzimas del suelo: indicadores de salud y calidad. *Acta Biológica Colombiana*, 10(1), 5-18.
- Rillig, M. C. (2004). Arbuscular mycorrhizae, glomalin, and soil aggregation. *Canadian Journal of Soil Science*, 84, 355-363.
- Rillig, M. C., Muller, L. A. & Lehmann, A. (2017). Soil aggregates as massively concurrent evolutionary incubators. *The ISME Journal*, 11(9), 1943.
- Rillig, M. C., Wright, S., Nichols, K., Shmith, W. & Torn, M. (2001). Large contributions of arbuscular mycorrhizal fungi to soil carbon pools in tropical forest soils. *Plant and Soil*, 233, 167-177.
- Ros, M., Hernández, M. & García, C. (2003). Soil microbial activity after restoration of a semiarid soil by organic amendments. *Soil Biology and Biochemistry*, 35, 463-469.

- Rosendahl, S., Dodd, J. C. & Walker, C. (1994). Taxonomy and phylogeny of the Glomales. En S. Gianinazzi & H. Schuepp (Eds.), *Impacto of arbuscular mycorrhizas on sustainable agriculture and natural exosystems* (pp. 1-12). Basel, Switzerland: Birkhauser Press,
- Ross, J. P. (1980). Effect of nontreated field soil on sporulation of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi associated with soybean. *Phytopathology*, *70*(12), 1200-1205.
- Rostagno, C. M., Del Valle, H. F. & Videla, L. (1991). The influence of shrubs on some chemical and physical properties of an aridic soil in north-eastern Patagonia, Argentina. *Journal of Arid Environments*, *20*, 179-188.
- Ruiz-Lozano, J. M. (2003). Arbuscular mycorrhizal symbiosis and alleviation of osmotic stress. New perspectives for molecular studies. *Mycorrhiza*, *13*(6), 309-317.
- Ruiz-Lozano, J. M. & Azcón, R. (1995). Hyphal contribution to water uptake in mycorrhizal plants as affected by the fungal species and water status. *Physiologia Plantarum*, *95*(3), 472-478.
- Ruiz-Lozano, J. M., Azcón, R. & Gomez, M. (1995). Effects of arbuscular mycorrhizal *Glomus* species on drought tolerance: Physiological and nutritional plant responses. *Applied and Environmental Microbiology*, *61*, 456-460.
- Schindler, F., Mercer, E. & Rice, J. (2007). Chemical characteristics of glomalin-related soil protein (GRSP) extracted from soils of varying organic matter content. *Soil Biology and Biochemistry*, *39*, 320-329.
- Schlesinger, W. H., Raikes, A. J., Hartley, A. E. & Cross, A. F. (1997). On the spatial pattern of soil nutrients in desert ecosystems. *Ecology*, *77*, 364-374.
- Schlöter, M., Dilly, O. & Munch, J. C. (2003). Indicadores para evaluar la calidad del suelo. *Agricultura, ecosistemas y medio ambiente*, *98*(1-3), 255-262.
- Selvaraj, T., & Chellappan, P. (2006). Arbuscular mycorrhizae: a diverse personality. *Journal of Central European Agriculture*, *7*(2), 349-358.
- Seshadri, S., Muthukumarasamy, R., Lakshminarasimhan, C. & Ignacimuthu, S. (2000). Solubilization of inorganic phosphates by *Azospirillum halopraeferans*. *Current Science*, *79*(5), 565-567.
- Shinner, F., Ohlinger, R., Kandeler, E., Marquesin, R. (1995). *Methods in Soil Biology*. New York, USA: Springer Verlag.

- Sieverding, E. (1991). *Vesicular-arbuscular mycorrhiza management in tropical agrosystems*. Eschborn, Germany: TZ-Verlagsgesellschaft
- Simpson, E. H. (1949). Measurement of diversity. *Nature*, 163 (4148), 688.
- Simpson, D. & Daft, M. J. (1990). Interactions between water-stress and different mycorrhizal inocula on plant growth and mycorrhizal development in maize and sorghum. *Plant and Soil*, 121(2), 179-186.
- Singh, B. K., Bardgett, R. D., Smith, P. & Reay, D. S. (2010). Microorganisms and climate change: Terrestrial feedbacks and mitigation options. *Nature Review Microbiology*, 8, 779-790.
- Six, J., Bossuyt, H., Degryze, S. & Denef, K. (2004). A history of research on the link between (micro) aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics. *Soil and Tillage Research*, 79(1), 7-31.
- Smith, S. E. & Gianinazzi-Pearson, V. (1990). Phosphate uptake and arbuscular activity in mycorrhizal *Allium cepa* L.: effects of photon irradiance and phosphate nutrition. *Australian Journal of Plant Physiology*, 17(2), 177-188.
- Smith, J. L. & Paul, E. A. (1990). The significance of soil microbial biomass estimations. En J. Bollag & G. Stotzky (Eds.), *Soil Biochemistry*, Vol. 6 (pp. 357-396). New York, USA: Marcel Dekker.
- Smith, S.E. & Read, D.J. (1997). *Mycorrhizal Symbiosis*. San Diego, USA: Academic Press.
- Society for Ecological Restoration International (SER). (2004). Principios de SER International sobre la restauración ecológica. <http://www.ser.org>.
- Soler, P., Berroterán, J., Gil, J. & Acosta, R. (2012). Índice valor de importancia, diversidad y similaridad florística de especies leñosas en tres ecosistemas de los llanos centrales de Venezuela. *Agronomía Trop*, 62(1-4), 25-37.
- Soragni, E., Bolchi, A., Balestrini, R., Gambaretto, C., Percundani, R., Bonfante, P. & Ottonello, S. (2001). A nutrient-regulated, dual localization phospholipase A(2) in the symbiotic fungus *Tuber borchii*. *The EMBO Journal*, 20, 5079-5090.
- Stoyke, G. & Currah, R. S. (1991). Endophytic fungi from the mycorrhizae of alpine ericoid plants. *Canadian Journal of Botany*, 69(2), 347-352.
- Stubbs, M. M. & Pyke, D. A. (2005). Available nitrogen: a time-based study of manipulated resource islands. *Plant and Soil*, 270, 123-133.

- Sylvia, D. M. (1990). Inoculation of native woody plants with vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for phosphate mineral and reclamation. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 31, 253–261.
- Tabatabai, M. A. & Bremner, J. M. (1969). Use of p-nitrophenyl phosphate for assay of soil phosphatase activity. *Soil Biology and Biochemistry*, 1(4), 301-307.
- Tarafdar, J. C. & Marschner, H. (1994). Phosphatase activity in the rhizosphere and rhizosphere of VA mycorrhizal wheat supplied with organic and inorganic phosphorus. *Soil Biology and Biochemistry*, 26, 387-395.
- Theng, B. K. G. (1979). *The chemistry of clay-organic reactions*. London, UK: Adam Hilger.
- Thompson, L. M. & Troeh, F. R. (1998). *Los suelos y su fertilidad*. Barcelona, España: Revert S.A.
- Tisdall, J. M. (1991). Fungal hyphae and structural stability of soil. *Soil Research*, 29(6), 729-743.
- Tongway, D. J., Cortina, J. & Maestre, F. T. (2004). Heterogeneidad espacial y gestión de medios semiáridos. *Ecosistemas*, 13(1), 2-15.
- Tongway, D. J. & Ludwig, J. A. (1990). Vegetation patterning in semi-arid mulga lands of eastern Australia. *Australian Journal of Ecology*, 15(1), 23-34.
- Totsche, K. U., Amelung, W., Gerzabek, M. H., Guggenberger, G., Klumpp, E., Knief, C. & Ray, N. (2018). Microagregados en suelos. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 181(1), 104-136.
- Trappe, J. M. (1981). Mycorrhizae and productivity of arid and semiarid rangelands. En J. T. Mannasah & E. J. Briskei (Eds.), *Advances in Food-Producing Systems for Arid and Semiarid Lands*, Part A (pp. 581-599). New York, USA: Academic Press.
- Trumper, K., Ravilious, C. & Dickson, B. (2008). Carbon in drylands: desertification, climate change and carbon finance. UNCCD, Technical Note for Discussions at CRIC 7. Istanbul, Turkey. <https://pdfs.semanticscholar.org>
- Tsavkelova, E. A., Klimova, S. Y., Cherdyntseva, T. A. & Netrusov, A. I. (2006). Microbial producers of plant growth stimulators and their practical use: A review. *Applied Biochemistry and Microbiology*, 42(2), 117-126.
- United Nations Environment Programme (UNEP). (1997). World Atlas of Desertification. 2nd Edition. United Nations Environment Programme. Nairobi, Kenya. <https://www.un.org>

- Van Bruggen, A. H. & Semenov, A. M. (2000). In search of biological indicators for soil health and disease suppression. *Applied Soil Ecology*, 15(1), 13-24.
- Van Der Heijden, M. G., Bardgett, R. D. & Van Straalen, N. M. (2008). The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 11(3), 296-310.
- Vega Ávila, A. D., Toro, M. E., Baigori, M., Fernández, L. & Vázquez, F. (2010). Influencia de la vegetación en la variación espacial de la abundancia de microorganismos en el desierto del Monte, San Juan, Argentina. *Ecología Austral*, 20,247-256.
- Videla, A., Bolkovic, M. L., Carmanchahi, P., Cony, M., De Lamo, D. & Wassner, D. (2009). Past, present and potential uses of native flora and wildlife of the Monte Desert. *Journal of Arid Environments*, 73(2), 238-243.
- Villagra, P. E., Giordano, C., Álvarez, J. A., Bruno Cavagnaro, J., Guevara, A., Sartor, C. & Greco, S. (2011). Ser planta en el desierto: estrategias de uso de agua y resistencia al estrés hídrico en el Monte Central de Argentina. *Ecología austral*, 21(1), 29-42.
- Villagra, P. E., Meglioli, P. A., Pugnaire, F. I., Vidal, B., Aranibar, J. & Jobbágy, E. (2013). La regulación de la partición del agua en zonas áridas y sus consecuencias en la productividad del ecosistema y disponibilidad de agua para los habitantes. En A. Lara, P. Littera, M. Roberto & G. Barrantes (Eds.), *Servicios Ecosistémicos Hídricos: Estudios de Caso En América Latina y El Caribe* (pp. 109-123). Valdivia, Chile: CYTED.
- Vitousek, P. M., Aber, J., Howarth, R. W., Likens, G. E., Matson, P. A., Schindler, D. W., Schlesinger, W. H. & Tilman, G. D. (1997). Human alteration of the global nitrogen cycle: causes and consequences. *Ecological Applications*, 7, 737-750.
- Voinnet, O. (2005). Induction and suppression of RNA silencing: insing from viral infection. *Nature Review Genetics*, 6,206-220.
- Wang, G. M., Stribley, D. P., Tinker, P. B. & Walker, C. (1985). Soil pH and vesicular-arbuscular mycorrhizas. En: A. H. Fitter, D. Atkinson, D. J. Read & M. B. Usher (Eds.) *Ecological interactions in soil* (pp. 219-224). Oxford; USA: Blackwell Scientific Publications.
- Whisenant, S. G. (1999). *Repairing damaged wildlands: a process-orientated, landscape-scale approach*. Cambridge, UK: Cambridge Press
- Whitford, W. G. & Duval, B. D. (2002). *Ecology of desert systems*. Oxford, UK: Academic Press.

- Wild, A. (1992). *Condiciones del suelo y desarrollo de las plantas según Russell*. Madrid, España: Mundi - Prensa.
- Wright, S. & Islam, K. (2005). Microbial biomass measurement methods. En R. Lal (Ed.), *Encyclopedia of Soil Science* (pp. 1067-1070). New York, USA: Taylor and Francis Group.
- Zeberio, J. M., Robles, S. S. T. & Calabrese, G. M. (2018). Uso del suelo y estado de conservación de la vegetación leñosa del monte en el noreste patagónico. *Ecología Austral*, 28(3), 543-552.