*Ecología Austral 17:179-188. Diciembre 2007*
*Asociación Argentina de Ecología*

# Colonización micorrícica en distintos tipos funcionales de plantas herbáceas del centro de Argentina

CARLOS URCELAY ✉ & ROMINA BATTISTELLA

*Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV), Córdoba, Argentina*

**RESUMEN.** En el centro de Argentina se han realizado numerosos estudios evaluando la relación entre distintos tipos funcionales de plantas (TFPs) en función de sus caracteres vegetativos y sus efectos sobre la herbivoría y el funcionamiento ecosistémico. Sin embargo, se desconoce la relación entre TFPs y la colonización micorrícica arbuscular, a pesar de que esta asociación está presente en la mayoría de las plantas vasculares terrestres y tiene influencia en la estructuración de las comunidades vegetales. El objetivo de este trabajo fue evaluar si existen diferencias en la colonización micorrícica arbuscular entre conjuntos de especies herbáceas agrupadas en distintos TFPs establecidos *a priori* sobre la base de caracteres vegetativos. Para ello cuantificamos la colonización micorrícica en 18 especies herbáceas correspondientes a las más abundantes de tres TFPs herbáceos del arbustal serrano del centro de Argentina, dicotiledóneas anuales, dicotiledóneas perennes y graminoides, dentro de éstas últimas $C_3$ y $C_4$. Se observaron diferencias significativas en la colonización total y colonización por arbúsculos pero no por vesículas. En particular, las dicotiledóneas no variaron significativamente entre ellas pero mostraron valores de colonización significativamente más altos que las graminoides. En conjunto, nuestros resultados sugieren que la combinación de caracteres vegetativos, probablemente arquitectura radical y asignación de carbono, en herbáceas del centro de Argentina influye en los patrones de colonización por hongos micorrícicos arbusculares.

[Palabras clave: graminoides, dicotiledóneas anuales, dicotiledóneas perennes, micorrizas arbusculares]

**ABSTRACT. Mycorrhizal colonization among different herbaceous plant functional types from central Argentina**: Numerous studies have been held in central Argentina on the relation between plant functional types (PFTs) and vegetative attributes, grazing and ecosystem functioning. In contrast, and despite its relevance to plant community structure, there is no information regarding the relationship between these PFTs and arbuscular mycorrhizal colonization. In the present study we aimed to assess if there were differences in arbuscular mycorrhizal colonization among species grouped in different PFTs based on their vegetative attributes. Specifically, we evaluated total mycorrhizal colonization, colonization by vesicles, and colonization by arbuscules in 18 species belonging to three herbaceous PFTs from mountain shrubland in central Argentina. We investigated whether there were differences in mycorrhizal colonization among annual dicots, perennial dicots and graminoids, and between $C_3$ and $C_4$ within the latter. We found differences among PFTs in terms of total mycorrhizal colonization and colonization by arbuscules, but not in colonization by vesicles. In particular, dicots -annuals and perennials- did not differ between them but showed significantly higher values arbuscular and total colonization than graminoids. There were no differences between $C_3$ and $C_4$. Overall, our results suggest that the combination of vegetative attributes, probably root architecture and carbon allocation patterns, influence the patterns of arbuscular mycorrhizal colonization in the main herbaceous species of the mountain shrubland of central Argentina.

[Keywords: graminoids, annual dicots, perennial dicots, arbuscular mycorrhizas]

✉ Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV), Casilla de Correo 495 – 5000, Córdoba, Argentina.
curcelay@yahoo.com

*Recibido: 21 de mayo de 2007; Fin de arbitraje: 11 de julio de 2007; Revisión recibida: 23 de julio de 2007; Aceptado: 1 de agosto de 2007*

## INTRODUCCIÓN

La existencia de un conjunto de caracteres vegetativos consistentemente asociados entre sí, presentes en diferentes grupos de especies de plantas terrestres de distintos ecosistemas, está bien documentada (Lavorel et al. 2007). Así, caracteres relacionados con la historia de vida, asignación de recursos, fenología y fisiología parecen estar asociados en un número limitado de combinaciones y determinan la estructura de las comunidades y el funcionamiento ecosistémico (Díaz & Cabido 2001). Cada una de estas combinaciones es determinada por el equilibrio que deben establecer las plantas entre los costos y los beneficios que les aportan tales caracteres (Crawley 1997).

Cuando distintas especies vegetales poseen un conjunto de caracteres funcionalmente similares pueden ser agrupadas en tipos funcionales de plantas (TFPs) (Gitay & Noble 1997). Los caracteres vegetativos más frecuentemente utilizados en estas agrupaciones son tamaño general de la planta, historia de vida (anual/perenne), arquitectura, área foliar, contenido de nutrientes foliar, metabolismo fotosintético ($C_3$ y $C_4$) y patrones fenológicos entre otros. Aunque la información disponible es menor, caracteres radicales tales como longitud, arquitectura, proporción de clases diamétricas radicales y contenido de nutrientes también han sido considerados. Se postula que en las plantas existe un balance entre costos y beneficios donde la combinación de caracteres vegetativos tenderán hacia dos tipos básicos de estrategias: adquisición de recursos versus conservación de recursos y persistencia (Lavorel et al. 2007). Las clasificaciones funcionales son consideradas muy útiles para simplificar la complejidad biótica y así poder comprender la dinámica de las comunidades y ecosistemas sin que sea necesario conocer con precisión todas las especies que los componen. En términos generales, los TFPs son grupos de plantas, mono o polifiléticos, que presentan respuestas similares al ambiente y/o producen efectos similares en los principales procesos ecosistémicos, como productividad, ciclado de nutrientes o transferencia trófica (Gitay & Noble 1997; Díaz & Cabido 2001; Lavorel et al. 2007).

Una de las estrategias de las plantas para la adquisición de recursos (ej. nutrientes) más ampliamente distribuidas es la asociación con hongos micorrícicos. Existen distintos tipos de asociaciones micorrícicas, pero más del 80 % de las plantas terrestres poseen micorrizas arbusculares (Smith & Read 1997). Esta asociación es clave en la estructuración de las comunidades vegetales (Urcelay & Díaz 2003). Los hongos micorrícicos arbusculares son simbiontes obligados que a cambio de carbono que proviene de la fotosíntesis pueden proveer a las plantas de diversos beneficios como facilitación en la adquisición de nutrientes (Newsham et al. 1995). En especies que poseen este tipo de asociación se ha observado que puede existir relación entre la magnitud de la colonización micorrícica (medida en porcentaje de raíz colonizada) y ciertos caracteres del hospedante como ciclo de vida (Roumet et al. 2006), fenología (Hetrick et al. 1988; Hetrick et al. 1992), arquitectura de la raíz (Fitter 1987; Hetrick et al. 1992; Roumet et al. 2006) y forma de asimilación del C en gramíneas (tipo $C_3$ y $C_4$) (Hetrick et al. 1990; Lugo et al. 2003). En general se espera que aquellas especies o grupos de especies que poseen sistemas radicales con caracteres relacionados con la estrategia de adquisición de recursos (ej. altos valores de frecuencia de ramificación, densidad de raíces y longitud específica) como en muchas graminoides (Koide 1991; Brundrett 2002), sean menos dependientes de la asociación con hongos micorrícicos, aunque esto no siempre se relaciona con una menor colonización (Smith et al. 2003). Por otro lado, aunque no ha sido puesto a prueba, también cabría esperar que aquellos TFPs que destinen porcentajes más altos de carbono los tejidos vegetales tengan menor posibilidad de destinarlo a los simbiontes fúngicos, y por lo tanto soporten menor colonización micorrícica. Tal podría ser el caso de las graminoides del área de estudio donde la relación carbono/nitrógeno (C/N) es más alta que en las dicotiledóneas anuales y perennes (Vaieretti et al. 2005).

En el centro de Argentina se han realizado numerosos estudios relacionados a TFPs (Díaz & Cabido 1997; Díaz et al. 1999; Pérez-Harguindeguy et al. 2000). Sin embargo, no ha ocurrido lo mismo con la relación entre TFPs y la colonización micorrícica arbuscular, a pesar

de que la gran mayoría de las especies presenta este tipo de asociación en sus raíces (Lugo et al. 2003; Urcelay 2005; Roumet et al. 2006). Nuestra pregunta fundamental fue: ¿existen diferencias en la colonización micorrícica arbuscular entre conjuntos de especies herbáceas agrupadas en distintos TFPs establecidos *a priori* sobre la base de caracteres vegetativos? Para responder a esta pregunta nos planteamos los siguientes objetivos: 1) evaluar la colonización micorrícica en especies pertenecientes a tres TFPs (dicotiledóneas anuales, dicotiledóneas perennes y graminoides) del centro de Argentina y determinar si existen diferencias entre ellos; y 2) determinar si dentro del TFPs graminoides existen diferencias entre grupos de especies que poseen distintas vías de asimilación del carbono ($C_3$ y $C_4$).

## MATERIALES Y MÉTODOS

### *Área de estudio*

Las muestras de especies vegetales se recolectaron cerca de la localidad de Cuesta Blanca, en la sierras de la provincia de Córdoba (31°30'S; 64°35'W). El área está ubicada a 880 m.s.n.m. La media histórica de precipitación es de 720 mm con precipitaciones concentradas entre septiembre y mayo, siendo diciembre y enero los meses con mayor precipitación promedio. La temperatura media anual histórica del sitio de estudio es de 14.5 ºC (de Fina 1992).

La vegetación del sitio de estudio es un arbustal serrano secundario dominado por *Acacia caven* (Mol.) Molina, *Stipa eriostachya* Kunth, *Hyptis mutabilis* (Rich.) Briq. y *Bidens pilosa* L. Debido principalmente a la actividad humana, este tipo de vegetación es el más extendido en la actualidad en la franja altitudinal correspondiente al piso del Bosque Serrano, Distrito Chaqueño Serrano de las Sierras Córdoba (Zak & Cabido 2002). Los suelos del área de estudio son franco-arenosos en superficie y subsuelo, están bien provistos de materia orgánica y poseen moderada capacidad de intercambio catiónico. En general estos suelos poseen muy baja capacidad de retención de humedad y mediano espesor, lo que permite el desarrollo radical hasta un metro de profundidad, alta pedregosidad/rocosidad, con alta susceptibilidad a la erosión hídrica y ligera susceptibilidad a la erosión eólica. Poseen un pH que varía entre 6.3- 6.9, C orgánico (%): 5.6-8.20, N (mg $g^{-1}$): 2.25-3.70, P (mg $g^{-1}$): 0.15-0.20 (Urcelay 2005).

### *Selección de especies y tratamiento de las raíces*

En febrero de 2001 se seleccionaron las seis especies más abundantes de los tres TFPs herbáceos presentes en la comunidad de estudio: dicotiledóneas anuales, dicotiledóneas perennes y graminoides. Para ello se consideraron aquellas que sumadas constituyeron más del 70% de la cobertura vegetal dentro de cada tipo funcional de plantas (*sensu* Díaz & Cabido 1997). Éstos se definieron fundamentalmente en base a: tamaño, historia de vida (las graminoides son todas perennes), área foliar específica, peso foliar, almacenamiento de carbono, inmovilización de carbono, metabolismo fotosintético (en el caso de graminoides), propagación vegetativa, palatabilidad, fenología, tamaño, número y dispersión de semillas (Díaz & Cabido 1997). Desde el punto de vista de los caracteres radicales, las graminoides poseen una arquitectura radical caracterizada por numerosas raíces principales delgadas y fibrosas, cada una con numerosas ramificaciones de primer orden, mientras que las dicotiledóneas en general presentan una raíz principal gruesa y raíces laterales de varios órdenes con ramificación dicotómica (Roumet et al. 2006). En total se estudiaron 108 individuos pertenecientes a 18 especies (Tabla 1). La nomenclatura de las especies sigue a Zuloaga et al. (1994) y Zuloaga & Morrone (1996a y 1996b). El tipo de metabolismo fotosintético de las graminoides fue tomado de Cabido et al. (1997).

Las raíces de los distintos individuos pertenecientes a las especies estudiadas fueron separadas y lavadas. Se eligieron las raíces delgadas (generalmente < 2 mm de diámetro, no lignificadas en apariencia) y se clarificaron en hidróxido de potasio (KOH) al 20% durante 30 minutos a 90 °C. Después fueron lavadas con agua corriente y acidificadas en ácido clor-hídrico (HCL) al 10% por 10 minutos a 90 °C para luego ser teñidas con azul de anilina al 0.05% en ácido láctico

**Tabla 1**. Especies pertenecientes a distintos tipos funcionales y familias del arbustal serrano del centro de Argentina y sus abreviaturas.

**Table 1**. Species belonging to different plant functional types and families of the mountain shrubland from central Argentina and their abbreviations.

| Tipo funcional de planta | Familia | Especie | Abreviatura |
|---|---|---|---|
| Herbáceas dicotiledóneas perennes | Plantaginaceae | *Plantago lanceolata* L. | Plalan |
| | Euphorbiaceae | *Acalypha communis* Müll. Arg. | Acacom |
| | Lamiaceae | *Hyptis mutabilis* (Rich.) Briq. | Hypmut |
| | Asteraceae | *Ambrosia tenuifolia* Spreng. | Ambten |
| | Asteraceae | *Eupatorium argentinum* Ariza | Euparg |
| | Malvaceae | *Krapovickasia avescens* (Cav.) Fryxell | Krafla |
| Herbáceas dicotiledóneas anuales | Asteraceae | *Bidens pilosa* L. | Bidpil |
| | Asteraceae | *Tagetes minuta* L. | Tagmin |
| | Asteraceae | *Conyza bonariensis* (L.) Cronquist | Conbon |
| | Asteraceae | *Galinsoga parvi ora* Cav. | Galpar |
| | Asteraceae | *Zinnia peruviana* (L.) L. | Zinper |
| | Onagraceae | *Gaura parvi ora* Douglas ex Hook. | Gaupar |
| Graminoides | Poaceae ($C_3$) | *Stipa eriostachya* H.B.K. | Stiery |
| | Poaceae ($C_3$) | *Stipa neesiana* Trin. & Rupr. | Stinee |
| | Poaceae ($C_3$) | *Piptochaetium montevidense* (Spreng.) Parodi | Pipmon |
| | Poaceae ($C_4$) | *Bouteloua curtipendula* (Michx.) Torr. | Boucur |
| | Poaceae ($C_4$) | *Schizachyrium condensatum* (H.B.K.) Nees | Schcon |
| | Poaceae ($C_4$) | *Paspalum* aff. *dilatatum* Poir. | Pas sp. |

36-48 hs (Grace & Stribley 1991) a temperatura ambiente. Finalmente fueron lavadas y montadas en alcohol polivinílico. Las raíces teñidas y montadas fueron observadas usando microscopio óptico Kyowa, con objetivos estándar (x10-x40-x100). Se cuantificó el porcentaje de colonización micorrícica total (hifas + vesículas + arbúsculos), colonización por vesículas y colonización por arbúsculos de acuerdo a la metodología propuesta por Mc Gonigle et al. (1990). La colonización micorrícica total da una idea del tipo de relación que establece la especie vegetal con este tipo de hongos y es la medida más ampliamente citada en la literatura; la vesículas son estructuras relacionadas al almacenamiento de carbono en forma de lípidos; y los arbúsculos están involucrados en la transferencia de nutrientes (Smith & Read 1997).

*Análisis de los datos*

El diseño de este estudio presenta dos factores: 'TFPs' y 'especies'. En este caso el factor 'especies' se encuentra anidado en los niveles del factor 'TFPs' porque para cada nivel de 'TFPs' existe un conjunto particular de niveles de 'especies' (Sokal & Rohlf 1995; Di Rienzo et al. 2002). Para analizar los datos se realizó un "análisis de varianza anidado (ANAVA) ". Luego se aplicó el Test de "LSD" de Fisher *a posteriori* para determinar que niveles del factor fueron significativamente distintos de los otros. En el caso de las graminoides, se aplicó el mismo diseño para averiguar si existen diferencias entre 'tipos metabólicos'. Debido a que en todos los casos los datos no cumplieron con los supuestos del análisis de

la varianza paramétrico (aun realizando otras transformaciones), se transformaron a rangos (Zar 1999) y el ANAVA se aplicó a estos datos. Este test no paramétrico arrojó las mismas conclusiones que el ANAVA paramétrico sobre los datos no transformados lo que sugiere que tuvo suficiente potencia (Zar 1999). Los análisis se realizaron utilizando el paquete estadístico INFOSTAT (Di Rienzo et al. 2002).

## RESULTADOS

Los patrones de colonización micorrícica en los TFPs variaron de acuerdo a las estructuras cuantificadas. La colonización micorrícica total (Tabla 2, Fig.1) y la colonización por arbúsculos (Tabla 2) mostraron valores significativamente más bajos en graminoides que en dicotiledóneas anuales y perennes, mientras que no hubo diferencias entre estos últimos TFPs. No se observaron diferencias en colonización por vesículas (Tabla 2). Aunque hubo diferencias entre especies dentro de los TFPs, en términos generales las graminoides y dicotiledóneas anuales formaron grupos relativamente homogéneos bien diferenciados entre ellos en relación a la colonización micorrícica total. En el caso de las dicotiledóneas perennes, mostraron porcentajes de colonización más heterogéneos aunque no mostraron diferencias significativas con las dicotiledóneas anuales y sí con las graminoides (Fig. 2). Respecto de la colonización por vesículas, la colonización en especies pertenecientes a cada TFPs mostró valores heterogéneos (Fig. 3). La colonización por arbúsculos mostró patrones similares a los de la colonización total (Fig. 4).

Al comparar las especies graminoides agrupadas por tipo de metabolismo fotosintético, no se observaron diferencias significativas en las colonización por las distintas estructuras entre conjuntos de especies $C_3$ y $C_4$ (Tabla 3).

## DISCUSIÓN

Los resultados de este estudio muestran que la colonización micorrícica total y la colonización por arbúsculos presentan diferencias entre conjuntos de especies agrupadas *a priori* en distintos TFPs. Estas diferencias se reflejaron entre graminoides y los TFPs que involucraron dicotiledóneas, anuales y perennes, pero estos últimos no fueron distintos entre sí.

Las especies que poseen numerosas raíces fibrosas, cada una con numerosas ramificaciones de primer orden cuya estructura implica una mayor inversión en exploración y explotación de recursos del suelo, como las pertenecientes a la familia Poaceae, serían menos dependientes de los simbiontes fúngicos que las herbáceas latifoliadas que en general poseen sólo una raíz principal y presentan raíces laterales con ramificación dicotómica (Newsham et al. 1995; Brundrett 2002). En este estudio, la mayor colonización micorrícica en latifoliadas respecto de las graminoides apoyaría dichas proposiciones. Dado que

**Tabla 2**. Resultados del ANAVA sobre la colonización micorrícica arbuscular en especies pertenecientes a distintos tipos funcionales de plantas. Las fuentes de variación en el análisis fueron los 'tipos funcionales' y las 'especies' anidadas dentro de éstos.

**Table 2**. Results of the ANAVA on the arbuscular mycorrhizal colonization in species belonging to different plant functional types. The sources of variation in the analysis were 'plant functional types' and 'species' nested within them.

| | Fuente de variación | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | Tipos funcionales de plantas | | | Especies | | |
| Variables | *F* | *df* | *P* | *F* | *df* | *P* |
| Colonización micorrícica | 19.60 | 2104 | 0.0001 | 10.30 | 15104 | <0.0001 |
| Colonización por vesículas | 2.59 | 2104 | 0.1079 | 5.40 | 15104 | <0.0001 |
| Colonización por arbúsculos | 8.86 | 2104 | 0.0029 | 4.54 | 15104 | <0.0001 |

**Tabla 3**. Resultados del ANAVA sobre la colonización micorrícica arbuscular en especies graminoides $C_3$ y $C_4$. Las fuentes de variación en el análisis fueron 'tipo de metabolismo fotosintético' y las 'especies' anidadas dentro de éstos.

**Table 3**. Results of the ANAVA on arbuscular mycorrhizal colonization in graminoid species $C_3$ and $C_4$. The sources of variation in the analysis were 'metabolic type' and 'species' nested within them.

| | Fuente de variación | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | Metabolismo fotosintético | | | Especies | | |
| Variables | *F* | *df* | *P* | *F* | *df* | *P* |
| Colonización micorrícica | 0.02 | 1, 5 | 0.9060 | 50.41 | 4, 35 | <0.0001 |
| Colonización por vesículas | 0.12 | 1, 5 | 0.7439 | 16.88 | 4, 35 | <0.0001 |
| Colonización por arbúsculos | 0.13 | 1, 5 | 0.7400 | 3.11 | 4, 35 | 0.0296 |

el porcentaje de colonización micorrícica no siempre se correlaciona con el beneficio que los simbiontes le proveen al hospedador (Smith et al. 2003), restaría determinar si esa mayor colonización observada en las dicotiledóneas implica mayores beneficios en la adquisición de recursos. Ciertamente, la colonización por arbúsculos podría correlacionarse con dicho beneficio (Smith & Read 1997). No obstante, si bien en este estudio la colonización por arbúsculos fue significativamente mayor en dicotiledóneas que en las graminoides, los porcentajes de colonización fueron bajos por lo que sería demasiado apresurado concluir acerca de los beneficios que podría traer esa mayor colonización. Alternativamente, debido a que las graminoides poseen valores de C/N en los tejidos aéreos más altos que la dicotiledóneas (Vaieretti et al. 2005), existe la posibilidad de que destinen menor carbono a los simbiontes y esto redunde en menor colonización micorrícica. Ha sido previamente mostrado que distintos tipos de asociaciones micorrícicas se relacionan con las estrategias de asignación de carbono de las plantas (Cornelissen et al. 2001). En este sentido, sería interesante evaluar explícitamente si el porcentaje colonización micorrícica arbuscular constituye un carácter acoplado a aquellos relacionados con el balance nutricional de las plantas.

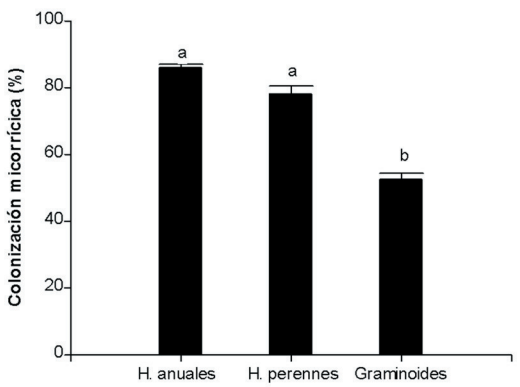


**Figura 1**. Colonización micorrícica arbuscular total en tipos funcionales de plantas herbáceas del Centro de Argentina. Letras distintas significan diferencias significativas (test LSD Fisher, $p<0.005$).

**Figura 1**. Total arbuscular mycorrhizal colonization in herbaceous plant functional types of central Argentina. Different letters mean significant differences (test LSD Fisher, $p<0.005$).

En un estudio recienterealizado en el centro de Argentina, donde se examinaron caracteres radicales entre especies herbáceas anuales y perennes pertenecientes a tres familias filogenéticamente contrastantes, Fabaceae, Asteraceae y Poaceae (Roumet et al. 2006), no se observaron diferencias en la colonización micorrícica entre familias, pero sí se encontraron diferencias significativas entre anuales y perennes de Asteraceae y Fabaceae, aunque no en Poaceae. En ese trabajo se sugiere que la colonización micorrícica depende en parte de la filiación filogenética de las especies, como es el caso de las graminoides

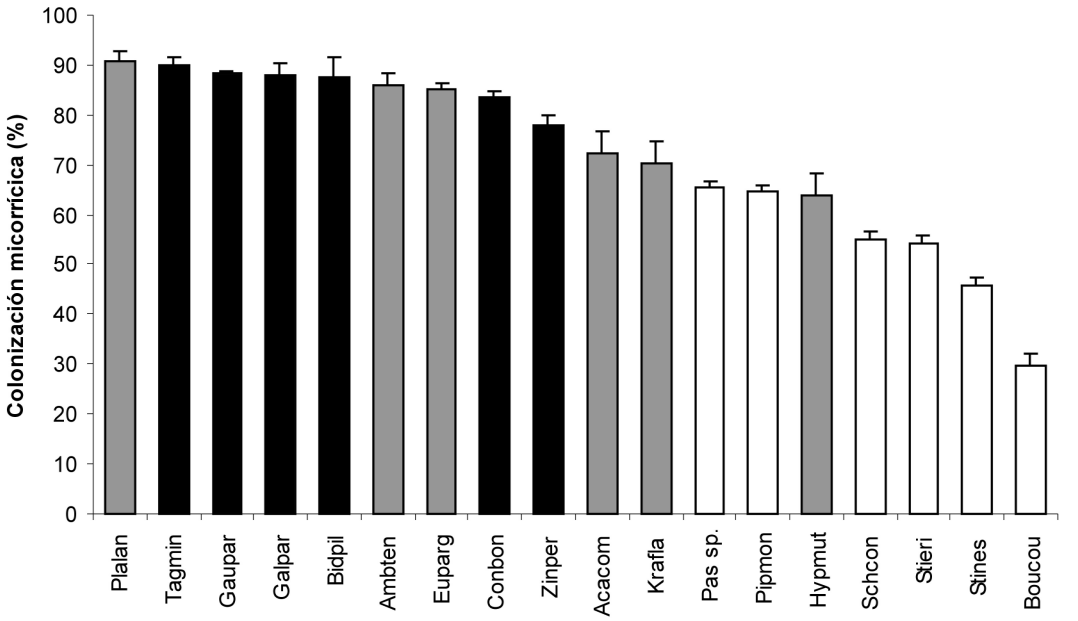


**Figura 2**. Colonización micorrícica arbuscular total en especies pertenecientes a distintos tipos funcionales de plantas herbáceas. Barras negras: dicotiledóneas anuales, grises: dicotiledóneas perennes, blancas: graminoides. Abreviaturas en tabla 1.

**Figura 2**. Total arbuscular mycorrhizal colonization in species belonging to different herbaceous plant functional types. Black bars: annual dicots; grey: perennial dicots; white: graminoids. Abbreviations in table 1.

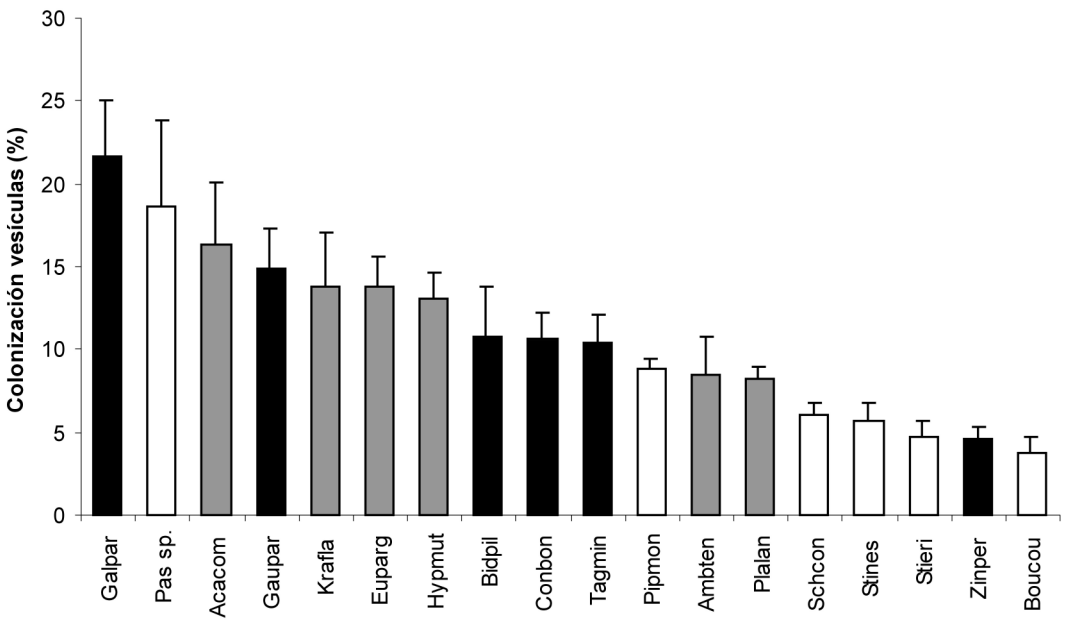


**Figura 3**. Colonización por vesículas en especies pertenecientes a distintos tipos funcionales de plantas herbáceas. Barras negras: dicotiledóneas anuales, grises: dicotiledóneas perennes, blancas: graminoides. Abreviaturas en tabla 1.

**Figura 3**. Colonization by vesicles in species belonging to different herbaceous plant functional types. Black bars: annual dicots; grey: perennial dicots; white: graminoids. Abbreviations in table 1.

(Poaceae), pero en otros grupos de plantas ciertos caracteres funcionales serían más determinantes de la misma, como es el caso de Fabaceae y Asteraceae. Aunque el presente estudio no fue diseñado para poner a prueba contrastes filogenéticos, cabe mencionar que el TFPs graminoides estuvo representado sólo por la familia Poaceae. En conjunto, estos resultados sugieren que la colonización micorrícica en especies de la región de estudio no se relacionaría exclusivamente con un sólo factor sino más bien a una interacción entre ambos, caracteres vegetativos y filogenia.

Estudios previos realizados en el hemisferio norte han mostrado que las especies de Poaceae $C_3$ poseen caracteres radicales que las hacen más eficientes en la explotación del suelo y la adquisición de recursos en comparación con las $C_4$ y que éstas últimas dependerían más de los hongos micorrícicos arbusculares para suplir los requerimientos nutricionales (Hetrick et al. 1988, 1989). En este trabajo no se encontraron diferencias en la colonización micorrícica en especies $C_3$ y $C_4$. Si bien Roumet et al. (2006) no hicieron comparaciones entre conjuntos de especies de Poaceae $C_3$ y $C_4$, el análisis de los datos indica que tampoco se observan diferencias en colonización micorrícica ni en caracteres vegetativos y químicos (ej. C/N) entre ambos tipos metabólicos. Más aun, en pastizales de altura de la región de estudio tampoco se encontraron diferencias entre $C_3$ y $C_4$ en el porcentaje de raíz colonizada (Lugo et al. 2003). Estos resultados sugieren que las diferencias fenológicas y en la estructura radical observadas en especies $C_3$ y $C_4$ de otras regiones (Hetrick et al. 1988) no serían tan marcadas o no existirían en las graminoides del centro de Argentina y por lo tanto, tampoco se reflejan en la colonización micorrícica.

En síntesis, nuestros resultados muestran que las diferencias en colonización micorrícica se reflejan entre TFPs muy contrastantes (dicotiledóneas anuales y perennes *versus* graminoides). El enfoque presentado aquí puede contribuir a predecir los posibles efectos de los cambios en la vegetación a nivel de TFPs sobre los hongos micorrícicos

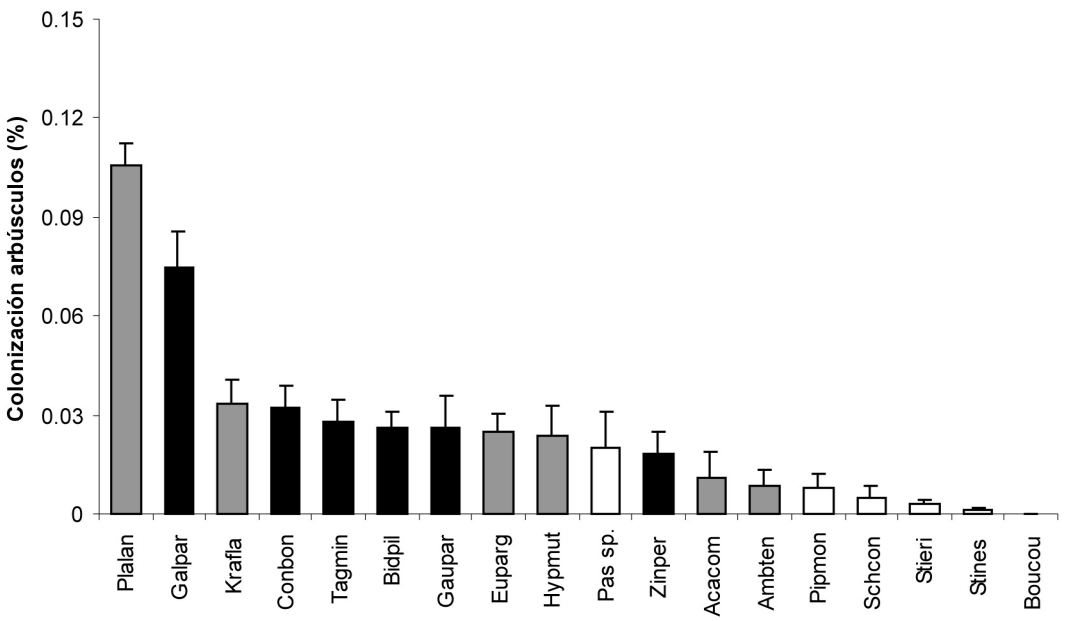


**Figura 4**. Colonización por arbúsculos en especies pertenecientes a distintos tipos funcionales de plantas herbáceas. Barras negras: dicotiledóneas anuales, grises: dicotiledóneas perennes, blancas: graminoides. Abreviaturas en tabla 1.

**Figura 4**. Colonization by arbuscules in species belonging to different herbaceous plant functional types. Black bars: annual dicots; grey: perennial dicots; white: graminoids. Abbreviations in table 1.

arbusculares, sobre todo teniendo en cuenta que en muchas regiones del mundo son frecuentes los cambios de comunidades dominadas por herbáceas dicotiledóneas a comunidades dominadas por graminoides, principalmente en respuesta a distintos tipos de disturbios antrópicos.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a S. Díaz, P. Tecco, M. Lugo, D. Gurvich y G. Funes por la lectura crítica y comentarios sobre este manuscrito. Dos revisores anónimos también realizaron constructivos comentarios y sugerencias. El trabajo fue financiado por IAI y Fundación Antorchas. C.U. es miembro de la Carrera de Investigador científico de CONICET.

## REFERENCIAS

BRUNDRETT, MC. 2002. Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytol*., **154**: 275-304.

CABIDO, M; N ATECA; ME ASTEGIANO & AM ANTON. 1997. Distribution of $C_3$ and $C_4$ grasses along an altitudinal gradient in Central Argentina. *J. Biogoegraphy*, **24**:197-204.

CORNELISSEN, JHC; B CERABOLINI; R AERTS; MJA WERGER & MGA VAN DER HEIDJEN. 2001. Carbon cycling traits of plant species are linked with mycorrhizal strategy. *Oecologia*, **129**:611-619.

CRAWLEY, MJ. 1997. The structure of plant communities. Pp. 475-531 in: MJ Crawley (ed.) *Plant ecology*. 2nd edn. Blackwell Science, Inc. Oxford, UK.

DE FINA, AL. 1992. *Aptitud agroclimática de la República Argentina*. Academia Nacional de Agronomía y Veterinaria. Buenos Aires, Argentina. 402 pp.

DÍAZ, S & M CABIDO. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation with global changes: a multiscale approach. *J. Veg. Sci.*, **8**:463-474.

DÍAZ, S & M CABIDO. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends Ecol. Evol*., **16**:646 – 655.

DÍAZ, S; M CABIDO; M ZAK; E MARTÍNEZ–CARRETERO & J ARANÍBAR. 1999. Plant functional traits, ecosystem structure and land-use history along climatic gradient in central-western Argentina. *J. Veg. Sci.*, **10**:651-660.

DI RIENZO, J; M BALZARINI; F CASANOVES; L GONZALEZ; M TABLADA; W GUZMÁN & C ROBLEDO. 2002. *INFOSTAT Versión 1.0, Estadística y biometría*. F.C.A., Universidad Nacional de Córdoba.

FITTER, AH. 1987. An architectural approach to the comparative ecology of plant root systems. *New Phytol.*, **106**:61-77.

GITAY, H. & IR NOBLE. 1997. What are plants functional types and how should we seek them? Pp 3-19 en: TM Smith; HH Shugart & FI Woodward (eds). *Plant Functional Types*. Cambridge University Press. Cambridge, UK.

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

HETRICK, BAD; DG KITT & GT WILSON. 1988. Mycorrhizal dependence and growth habit of warm-season and cool-season tallgrass prairie plants. *Can. J. Bot.,* **66**:1376-1380.

HETRICK, BAD; GWT WILSON & DC HARTNETT. 1989. Relationship between mycorrhizal dependence and competitive ability of two tallgrass prairie grasses. *Can. J. Bot.,* **67**:2608-2615.

HETRICK, BAD; WT WILSON & TC TODD. 1990. Differential responses of $C_3$ and $C_4$ grasses to mycorrhizal symbiosis, phosphorus fertilization, and soil microorganisms. *Can. J. Bot.*, **68**:461-467.

HETRICK, BAD; WT WILSON & TC TODD. 1992. Relationships of mycorrhizal symbiosis, rooting strategy, and phenology among tallgrass prairie forbs. *Can. J. Bot.*, **70**:1521-1528.

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

LAVOREL, S; S DÍAZ; JHC CORNELISSEN; E GARNIER; SP HARRISON ET AL. 2007. Plant functional types: are we getting any closer to the Holy Grail? Pp. 171-186 in: J Canadell; LF Pitelka; D Pataki (eds). *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. Springer-Verlag.

LUGO, MA; ME GONZÁLEZ MAZA & MN CABELLO. 2003. Arbuscular mycorrhizal fungi in a mountain grassland II: seasonal variation of colonization studied, along with its relation to grazing and metabolic host type. *Mycologia,* **95**:407-415.

MC GONIGLE, TP MH MILLER; DG EVANS; GL FAIRCHILD & JA SWAN. 1990. A method which gives an objective measure of colonization of roots by VA Mycorrhizal fungi. *New Phytol.*, **115**: 495-501.

NEWSHAM, KK; AH FITTER & AR WATKINSON. 1995. Multi-functionality and biodiversity in arbuscular mycorrhizas. *Trends Ecol. Evol.*, **10**:407-411.

PÉREZ-HARGUINDEGUY, N; S DÍAZ; JHC CORNELISSEN; F VENDRAMINI; M CABIDO & A CASTELLANOS. 2000. Chemistry and taughness predict leaf litter decomposition rates over a wide spectrum of functional types and taxa in Central argentina. *Pl. Soil*, **218**:21-30.

ROUMET, C; C URCELAY & S DÍAZ. 2006. Suites of root traits differ between annual and perennial species growing in the field. *New Phytol.*, **170**:357 – 368.

SMITH, SE & DJ READ. 1997. *Mycorrhizal symbiosis*. 2nd edn. Academic press. San Diego, USA. 605 pp. Smith, SE; FA Smith & I Jakobsen. 2003. Mycorrhizal fungi can dominate phosphate supply to plants irrespective of growth responses. *Pl. Physiol.*, **133**:16-20.

SOKAL, RR & FJR ROHLF. 1995. *Biometry*. W. H. Freeman, San Francisco.

URCELAY, C. 2005. *Impacto de diferentes tipos funcionales de plantas sobre las comunidades micorrícicas arbusculares en un arbustal serrano.* Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Córdoba.

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

VAIERETTI, MV; N PÉREZ HARGUINDEGUY; DE GURVICH; AM CINGOLANI & M CABIDO. 2005. Decomposition dynamics and physico-chemical leaf quality of abundant species in a montane woodland in central Argentina. *Pl. Soil*, **278**:205-221.

ZAK, M & M CABIDO. 2002. Spatial patterns of the Chaco Vegetation of central Argentina: integration of remote sensing and phytosociology. *Appl. Veg. Sci.*, **5**:213-226.

ZAR, JH. 1999. *Biostatistical Análisis*, 4th edition. Prentice may, Inc. Upper Saddle River, New Jersey.

ZULOAGA, FO & O MORRONE. 1996a. Catálogo de Plantas Vasculares de la república Argentina. *Monographs in Systematic Botany form the Missouri Botanical Garden*, **47**:1-323.

ZULOAGA, FO & O MORRONE. 1996b. Catálogo de Plantas Vasculares de la república Argentina. *Monographs in Systematic Botany form the Missouri Botanical Garden*, **47**:1-1269.

ZULOAGA, FO; EG NICORA; ZE RÚGOLO DE AGRASAR; O MORRONE; J PENSIERO & AM CIADELLA. 1994. Catálogo de la Famnilia Poaceae en la República Argentina. *Monographs in Systematic Botany form the Missouri Botanical Garden*, **47**:1-178.