

Composición de las comunidades de hongos micorrícicos arbusculares en diferentes usos de suelo en el Caldenal, Argentina

ROBERTO E. ONTIVERO^{1,2}; LUCÍA RISIO ALLIONE^{1,3}; FABIANA CASTELLARINI⁴ & MÓNICA A. LUGO^{1,2}✉

¹ Micología, Diversidad e Interacciones Fúngicas (MICODIF), Área Ecología, FQByF, Universidad Nacional de San Luis (UNSL), San Luis, Argentina. ² Instituto Multidisciplinario de Investigaciones Biológicas (IMIBIO-CONICET-UNSL), San Luis, Argentina. ³ Laboratorio de Dasonomía, FICA, UNSL, San Luis, Argentina. ⁴ Instituto Argentino de Investigaciones de Zonas Áridas (IADIZA) - CCT CONICET, Mendoza, Argentina.

RESUMEN. Los hongos micorrícicos arbusculares (HMA) son simbiosntes mutualistas asociados a la mayoría de las plantas terrestres. Las comunidades de HMA varían en composición y en historias de vida, y son afectadas por el uso y el manejo del suelo. Los bosques de caldén (*Prosopis caldenia* Burkart) de la provincia de San Luis han sufrido una reducción considerable de su superficie. Actualmente, sus relictos integran un paisaje compuesto por bosques y tierras cultivadas con *Medicago sativa* L. (alfalfa) y *Eragrostis curvula* (Schrad.) Nees (pasto llorón), dos especies forrajeras clave para la producción ganadera de la región. Dada la importancia ecológica y económica que tienen estos usos de suelo en la región, el objetivo de este trabajo fue analizar si la diversidad de los HMA es afectada por el cambio de uso de suelo del bosque de caldén a parcelas agrícolas de alfalfa o de pasto llorón, y si existen especies indicadoras para cada uso. Se establecieron 4 parcelas permanentes de bosques, 4 de alfalfa y 4 de pasto llorón. De cada parcela se recolectaron muestras de suelo, se les determinaron características fisicoquímicas y se les extrajeron las esporas de HMA. La composición de las comunidades de esporas fue diferente en cada uso de suelo. La riqueza de morfoespecies de esporas de HMA no mostró diferencias entre bosque y alfalfa, pero sí con pasto llorón. La abundancia total, la abundancia de esporas de especies ruderales y de estrés tolerantes fue significativamente mayor en alfalfas. Además, se identificaron 2 especies indicadoras en alfalfa, 1 en bosques y 2 en llorones. Este estudio provee evidencia que sugiere que el cambio de uso de suelo en el Caldenal altera de manera significativa la composición de las comunidades de esporas de HMA, lo cual puede afectar negativamente este bosque endémico.

[Palabras clave: Espinal, diversidad funcional de hongos, micorriza, especies indicadoras]

ABSTRACT. Composition of arbuscular mycorrhizal fungi communities under different land uses in Caldenal soils. Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) are mutualistic symbionts associated with most terrestrial plants. HMA communities vary in composition and life histories and are affected by land use and management. The caldén forests (*Prosopis caldenia* Burkart) in the province of San Luis have suffered a considerable reduction in their area. Currently, its relicts are part of a landscape made up of forests and lands cultivated with *Medicago sativa* L. (alfalfa) and *Eragrostis curvula* (Schrad.) Nees (weeping lovegrass), key forage species for livestock production in the region. Considering the ecological and economic importance that these land uses have for the region, the objective of this work was to analyze whether the diversity of AMF is affected by the change in land use from caldén forest to alfalfa or weeping lovegrass plots and whether there are indicator species for each use. Four plots of permanent forest were established, 4 of alfalfa and 4 of weeping lovegrass. Soil samples were taken from each plot, the physicochemical characteristics were determined and the AMF spores were extracted. The composition of the spore communities was different in each land use. The AMF morphospecies richness did not showed differences between forest and alfalfa but show differences with weeping lovegrass. Total abundance, spore abundance of ruderal and stress-tolerant species were significantly higher in alfalfa. In addition, 2 indicator species were identified in alfalfa, 1 in forests, and 2 in weeping love grass. This study provides evidence suggesting that land-use change in Caldenal significantly alters the composition of AMF spore communities and may have a negative effect on this endemic forest.

[Keywords: Espinal, fungal functional diversity, mycorrhiza, indicator species]

INTRODUCCIÓN

Los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) son simbioses mutualistas biotróficos asociados a la mayoría de las plantas terrestres (Brundrett and Tedersoo 2018). Esta simbiosis micorrízica se establece mediante la colonización de las raíces de sus hospedantes y a través de la extensa red de micelio extraradical que contribuye a la agregación del suelo, evita la erosión y conecta las plantas, redistribuyendo los recursos en la comunidad (Miller and Jastrow 1992). Numerosas evidencias señalan una estrecha relación entre la estabilidad de los agregados de suelo y la presencia de HMA (Tisdall 1991; Borie et al. 2000); se ha encontrado una correlación entre la longitud de la hifa, el diámetro de los agregados (Thomas et al. 1993; Borie et al. 2000) y la disminución de la erosión hídrica superficial (Mardhiah et al. 2016). En relación con la distribución de los recursos en las comunidades vegetales, se conoce que su efecto en el crecimiento de las plantas se debe principalmente a que contribuyen a la absorción de fósforo (P), nitrógeno (N), hierro (Fe), potasio (K), zinc (Zn) y agua. Benefician a sus hospedantes al aumentar su resistencia a estrés abióticos (e.g., sequía) y bióticos (e.g., ataque de patógenos) (Smith and Read 2008). Los efectos positivos se observan en el rendimiento de las plantas (Huang et al. 2020) y en la defensa de las raíces contra patógenos fúngicos y nematodos (Veresoglou and Rillig 2012).

El micelio y las esporas de los HMA son componentes fundamentales de las comunidades de microorganismos del suelo, y los distintos taxones que constituyen las comunidades de HMA difieren en sus preferencias edáficas y nutricionales, en la diversidad de especies hospedantes y en los cambios estacionales en la esporulación (Smith and Read 2008). En el suelo, las comunidades de HMA varían en la composición y en las historias de vida, ya que algunas especies pueden ser k-estrategas (con escasas capacidad de colonización y esporulación), mientras que otras son r-estrategas (con abundante esporulación, latencia breve de esporas y escaso crecimiento hifal) (Hart et al. 2001). Los HMA también fluctúan en su sensibilidad a los cambios ambientales en relación con el grupo taxonómico al que pertenezcan. Así, las especies de Diversisporales, con esporas de gran tamaño y esporulación lenta, son más susceptibles a los cambios ambientales que

las incluidas en Glomerales, caracterizadas por sus esporas pequeñas y tiempos de esporulación breves (Bever et al. 1996; Lovera and Cuenca 2007). Además, las especies de Glomerales se consideran generalistas y colonizadoras competitivas de las raíces, lo que aumenta su presencia en la mayoría de las comunidades vegetales, en especial en ambientes áridos y estresados (Oehl et al. 2005; Melo et al. 2019; Ontivero et al. 2020; Covacevich et al. 2021). Por otro lado, las especies de Gigasporaceae, pertenecientes a Gigasporales, tienen hifas más robustas (Hart and Reader 2002) y mayor crecimiento micelial en suelos arenosos. En cambio, las especies de Glomeraceae prosperan en suelos con mayor contenido de arcilla (Lekberg et al. 2008).

Las esporas de los HMA son propágulos persistentes, permanecen en latencia transitoria en ausencia de las plantas hospedantes y son estructuras de resistencia, ya que pueden sobrevivir en condiciones desfavorables (Smith and Read 2008). La esporulación puede representar una estrategia crucial en el ciclo vital de los HMA, ya que les permite sobrevivir en hábitats periódicamente alterados como los agroecosistemas (Oehl et al. 2009). La distribución de las esporas en las comunidades puede ser producto del efecto del ambiente, de la competencia interespecífica y de la dinámica espacial regional del suelo (Lekberg et al. 2008). En particular, la esporulación y las comunidades de HMA pueden verse afectadas por características fisicoquímicas del suelo como las concentraciones de N y P, el pH, la humedad y la materia orgánica (Melo et al. 2019). Las características, el uso y el manejo cultural del suelo en diferentes agroecosistemas son factores que pueden influir en la diversidad y la distribución de los HMA (Oehl et al. 2003, 2004, 2005). Las prácticas agrícolas pueden reducir su diversidad (Helgason et al. 1998), aumentarla (Oehl et al. 2003) o no afectarla (Gosling et al. 2006; Wang et al. 2008). Sin embargo, la mayoría de los ecosistemas albergan una comunidad diversa de HMA (Bever et al. 2001). Los suelos agrícolas manejados con las prácticas convencionales intensivas exhiben una menor diversidad en las comunidades de HMA que los tratados orgánicamente y de forma menos intensiva (Melo et al. 2019). Todos estos rasgos sugieren que algunas especies de HMA determinadas morfológicamente se pueden utilizar como especies indicadoras ambientales para diferentes parámetros involucrados en los

cambios de uso de la tierra (Moora et al. 2014; Bouffaud et al. 2016; Álvarez-Lopezello et al. 2019), las condiciones climáticas (Oehl et al. 2017) y la elevación (Vieira et al. 2019). Incluso, considerando los parámetros ecológicos que influyen en las comunidades, se determinó que los estudios morfológicos pueden tener más poder de resolución que los estudios moleculares (Oehl et al. 2017).

Al igual que la mayoría de los bosques del planeta, el bosque de Caldén de la provincia de San Luis (región fitogeográfica Espinal) ha sufrido una reducción considerable de su superficie por un fuerte proceso de fragmentación que resulta de las actividades de desmonte para ampliar la frontera agrícola y del uso no sustentable de los recursos forestales (SAyDS 2007). En la actualidad, sus relictos, caracterizados por tener un estrato herbáceo natural con gran riqueza (Fernández et al. 2009) y por un uso preferentemente ganadero (Fernández 2003), forman parte de un paisaje caracterizado por un mosaico compuesto por bosques en diferentes estados de conservación, tierras cultivadas, pastizales y campos abandonados fruto del desmonte del bosque original y ulterior abandono de las actividades agrícolas (SAyDS 2007). Dentro de las tierras cultivadas, *Medicago sativa* L. (alfalfa) y *Eragrostis curvula* (Schrad.) Nees (pasto llorón) se destacan como las especie forrajeras base de la producción ganadera de la región. La alfalfa es una de las más cultivadas debido a su adaptación a diferentes climas (Guiñazú et al. 2010), a su longevidad, a que puede mejorar el suelo donde se cultiva gracias a que fija nitrógeno (Campanelli et al. 2013) y al alto aporte proteico que suministra al ganado (Martínez-Rubin de Celis et al. 2011). Por su parte, el pasto llorón es un cultivo que se caracteriza por su alta tolerancia al frío invernal, a la baja presencia de plagas y enfermedades, y por su alta tolerancia a la sequía; por lo tanto, es una de las gramíneas perennes forrajeras más sembradas en áreas áridas y semiáridas. Esta pastura muestra una producción notable de materia seca (MS) en suelos poco fértiles, y permite una carga animal alta en primavera y verano (Leonhardt and Blain 2019).

Dada la importancia ecológica y económica que tienen estos usos del suelo para la región, el objetivo de este trabajo fue analizar la diversidad de los HMA en parcelas con diferentes usos de suelo: bosque de caldén, cultivos de alfalfa y cultivos de pasto llorón;

y determinar si existen especies indicadoras para cada uso. El estudio se realizó siguiendo la hipótesis de que los cambios en los usos del suelo afectan a la diversidad de HMA presente en el suelo del sitio de estudio. Las predicciones fueron las siguientes: 1) los cambios del uso del suelo afectarán a la diversidad de HMA al modificar la riqueza y la abundancia relativa, disminuyéndola en los cultivos, 2) los diferentes usos de suelo influirán en la abundancia de esporas de especies de HMA con diferentes estrategias de vida, y 3) los distintos usos de suelo modificarán la comunidad de HMA presente en el suelo y provocarán que existan diferentes especies indicadoras para cada uso.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en el Distrito del Caldén, en la Ecorregión y la provincia fitogeográfica del Espinal (Cabrerá and Willink 1980; Oyarzabal et al. 2018; Morello et al. 2018), departamento Pederñera, provincia de San Luis, Argentina (Figura 1). Este distrito es el más seco y austral del Espinal. Se caracteriza por la presencia de bosques xerófilos dominados por caldén (*Prosopis caldenia* Burkart) (i.e., caldenales), una especie endémica de la Argentina (Lasalle 1966; Cabrerá 1976; Matteucci 2018) y por 930 especies vegetales que en conjunto forman una estructura fisonómica de bosques abiertos de tipo sabanoide (Risio Allione 2016). El clima dominante es templado y semiárido, con precipitaciones estivales y grandes amplitudes térmicas estacionales (De Fina and Ravelo 1975). La temperatura media anual varía de 16 a 15° C de norte a sur, siendo enero el mes más cálido y julio el mes más frío. Los bosques de caldén se distribuyen entre las isohietas de 300 y 600 mm/año (Kraus et al. 1999).

Diseño experimental

En el distrito del Caldén se analizaron tres usos del suelo: 1) bosque de caldén (bosques) (i.e., bosques secundarios que conservan gran parte de la vegetación natural y en donde se practica ganadería extensiva); 2) cultivo de pasturas de pasto llorón (llorones) (i.e., parcelas con una antigüedad mínima de 20 años en donde se reemplazó la vegetación natural por la pastura utilizada para ganadería), y 3) cultivo de alfalfa (i.e., parcelas con una antigüedad de 3 a 7 años en donde



Figura 1. Ubicación geográfica del distrito del Caldén (Argentina) y de las parcelas estudiadas en la provincia de San Luis. Los íconos de color rosa muestran las parcelas de alfalfa; los de color verde, las parcelas de bosques, y los de color amarillo, las de pasto llorón.

Figure 1. The geographical location of sampled plots in the Caldenal district (Argentina) in San Luis province. Lucerne plots are shown in pink icons; forest plots, in green icons, and weeping lovegrass, in yellow icons.

se desmontó la vegetación natural y luego se realizó el cultivo). Para recolectar las muestras se seleccionaron 12 parcelas, 4 pertenecientes a cada uso de suelo, ubicadas a una distancia mínima de 10 km entre repeticiones del mismo uso de suelo, de 1 km entre diferentes usos de suelo, y una distancia máxima de 25 km (Figura 1).

Los muestreos se realizaron durante el verano de 2017 utilizando rectángulos de 90x30 m dentro de cada parcela, en donde se recolectaron muestras de suelo. Por cada rectángulo se obtuvo una muestra de suelo compuesta por 5 submuestras tomadas en el centro y los vértices del rectángulo. Las muestras fueron recolectadas con un barreno de 5 cm de diámetro y a 20 cm de profundidad, inmediatamente almacenadas en una única bolsa plástica, homogeneizadas y transportadas al laboratorio para su procesamiento y análisis.

Propiedades fisicoquímicas del suelo

El pH y la conductividad eléctrica del suelo se determinaron por el método de la pasta de saturación; la materia orgánica (%) y el contenido de carbono (%), por el método de Walkley-Black (Walkley and Black 1934; Mylavarapu 2014). El contenido de nitrógeno

total (%N), por el método de micro-Kjeldahl (Ma and Zuazaga 1942); el contenido de fósforo (g/kg), por el método de Bray y Kurtz (Bray and Kurtz 1945); y la textura del suelo, mediante el método de la pipeta de Robinson (Robinson 1922; Azcarate et al. 2017).

Diversidad de los HMA

Para comparar las comunidades de HMA presentes en las parcelas de cada uso de suelo, las muestras recolectadas se secaron a temperatura ambiente durante 48 horas. De cada una de ellas, se procesó una porción de 100 g de suelo siguiendo los métodos de tamizado húmedo y decantación (Gerdemann and Nicolson 1963), y centrifugación en gradiente de sacarosa (Walker et al. 1982). Las esporas y los esporocarpos de HMA se aislaron y montaron en una solución de glicerina:agua al 70% V/V y en una mezcla de esta solución con reactivo de Melzer. Luego se las observó con un microscopio óptico (40X y 100X) para cuantificar la diversidad y la abundancia de los HMA.

Con el propósito de identificarlas taxonómicamente, las especies fueron comparadas con los aislamientos de referencia descritos por la *International Culture Collection of Arbuscular and Vesicular-Arbuscular*

Mycorrhizal Fungi (invam.caf.wvu.edu) y las descripciones de las especies recopiladas por Schenck y Pérez (1990) y por Błaszowski (2012). La ubicación sistemática siguió la propuesta por Wijayawardene et al. (2020) con las consideraciones sugeridas por Walker et al. (2017, 2021).

La diversidad de los HMA fue descripta usando la riqueza de especies, la abundancia de esporas, el índice de diversidad de Shannon-Wiener y el de dominancia de Simpson. Se definió como riqueza (S) al número total de especies identificadas y como abundancia total (n E) como el número total de esporas de los HMA encontradas en 100 g de suelo. Además, se utilizó un enfoque que tiene en cuenta las estrategias de vida de los HMA para agruparlos en competidores, tolerantes al estrés y ruderales.

Análisis estadístico

Las propiedades fisicoquímicas del suelo, la abundancia, la riqueza, el índice Shannon-Wiener, el índice de Simpson y la abundancia de cada estrategia de vida en cada uso de suelo fueron comparadas utilizando la prueba de Kruskal-Wallis con un $\alpha \leq 0.05$ y la posterior prueba de Conover. Las correlaciones entre las variables riqueza y abundancia con las variables fisicoquímicas del suelo se analizaron con el coeficiente de correlación de Pearson.

La abundancia de cada especie de HMA se utilizó para realizar un análisis de especies indicadoras (Dufrêne and Legendre 1997) para cada tipo de uso de suelo (bosque, alfalfa y llorón) con la función *multipatt* del paquete *indicespecies* (De Caceres and

Jansen 2015). Además, se realizó un análisis de correspondencia simple para determinar cómo se distribuyen las diferentes especies en relación con cada una de las parcelas estudiadas. Para ello, se construyeron matrices de distancia basada en disimilitud de Bray-Curtis. Estos análisis se realizaron con el paquete *vegan* (Oksanen et al. 2020). Todos los análisis estadísticos se llevaron a cabo en el software R (R Core Team 2021).

RESULTADOS

Análisis fisicoquímicos del suelo

Los suelos de todas las parcelas analizadas presentaron una textura franco-arenosa y pertenecen a la clase 'no salino'. La concentración de P ($P=0.01832$) en el suelo fue mayor en las parcelas de bosque (Tabla 1).

Caracterización de la comunidad de HMA

La riqueza (S) total de especies de HMA fue 37 (Material Suplementario-Tabla S1), de las cuales 36 fueron registradas en el suelo ocupado por alfalfa, 31 en el suelo ocupado por bosque y 18 en el suelo ocupado por pasto llorón. La familia Glomeraceae presentó la mayor diversidad de especies (17), seguida por las familias Acaulosporaceae (7), Entrophosporaceae (4), Dentiscutataceae (2), Diversisporaceae (2), Racocetraceae (2), Scutellosporaceae (2) y Gigasporaceae (1).

El índice de Simpson mostró diferencias significativas ($P=0.01078$). La abundancia total de esporas mostró correlación negativa con la concentración de fósforo ($r^2=75\%$, $P=0.02433$) y con la concentración de carbono en el suelo

Tabla 1. Características fisicoquímicas del suelo, índice de Shannon-Wiener de HMA e índice de Simpson de HMA en los usos de suelo alfalfa, bosque y pasto llorón en el Caldenal. Los valores representan la media \pm error estándar de las variables analizadas. Las letras distintas indican diferencias significativas ($P<0.05$).

Table 1. Physicochemical soil variables, AMF Shannon-Wiener index, AMF Simpson index of the different land use lucerne, forest and weeping lovegrass. Values represent the mean \pm standard error of the variables analyzed. Different letters indicate significant differences ($P<0.05$).

Variable	Alfalfa	Bosque	Llorón
Carbono (%)	0.015 \pm 0.0014 a	0.026 \pm 0.0038 a	0.0255 \pm 0.0064 a
Fósforo (g/kg)	23.325 \pm 0.5360 a	33.050 \pm 0.7676 b	25.05 \pm 2.5475 ac
Nitrógeno (%)	0.068 \pm 0.0024 a	0.066 \pm 0.0020 a	0.063 \pm 0.0037 a
Conductividad eléctrica (dS/s)	0.255 \pm 0.0065 a	0.313 \pm 0.0165 a	0.285 \pm 0.0412 a
Materia orgánica (%)	0.895 \pm 0.0480 a	1.398 \pm 0.1966 a	1.05 \pm 0.1538 a
pH	5.950 \pm 0.1123 a	6.423 \pm 0.1720 a	6.19 \pm 0.1602 a
Arena (%)	69.275 \pm 1.4823 a	71.175 \pm 0.8557 a	67.05 \pm 3.1501 a
Limo (%)	20.575 \pm 0.9827 a	21.075 \pm 0.6019 a	20.05 \pm 1.1504 a
Arcilla (%)	10.150 \pm 2.4230 a	7.750 \pm 1.3991 a	12.9 \pm 2.2818 a
Índice Shannon-Wiener	2.095 \pm 0.313 a	2.774 \pm 0.337 a	2.095 \pm 0.094 a
Índice de Simpson	0.813 \pm 0.064 a	0.893 \pm 0.034 b	0.849 \pm 0.018 ab

($r^2=59\%$, $P=0.04012$). La abundancia total de esporas de HMA fue significativamente mayor en los suelos provenientes de los cultivos de alfalfa ($P=0.007152$) (Figura 2).

Todas las estrategias de vida estuvieron presentes en los usos de suelo estudiados (Figura 3). La abundancia de esporas pertenecientes a la estrategia tolerantes al estrés ($P=0.02307$) y ruderales ($P=0.01321$) fueron significativamente mayores en las parcelas de alfalfa.

Dos especies de HMA fueron indicadoras del uso del suelo alfalfa: *Glomus aff. badium* (valor indicador=0.981, $P=0.02$) y *Septoglomus constrictum* (valor indicador=0.980, $P=0.015$). Una especie fue seleccionada como indicadora en los bosques: *Septoglomus deserticola* (valor

indicador=0.949, $P=0.03$). Dos especies fueron seleccionadas como indicadoras en los llorones: *Acaulospora alpina* (valor indicador=0.946, $P=0.02$) y *Sieverdingia tortuosa* (valor indicador=0.882, $P=0.04$).

Se presenta un análisis de correspondencia para mostrar la tendencia a la agrupación de las especies en torno a cada parcela de estudio. *Funneliformis mosseae*, *F. geosporum*, *Rhizophagus aggregatus*, *R. fasciculatus*, *Ohelia diaphana* estuvieron relacionadas con las parcelas de alfalfa. *Sclerocystis sinuosa*, *Glomus hoi*, *G. microaggregatum*, *Acaulospora koskei*, *Acaulospora aff. colombiana* y *Septoglomus deserticola* estuvieron asociadas a los bosques. *Acaulospora laevis*, *A. punctata*, *Claroideglomus etunicatum*, *Sieverdingia tortuosa*, *Septoglomus*

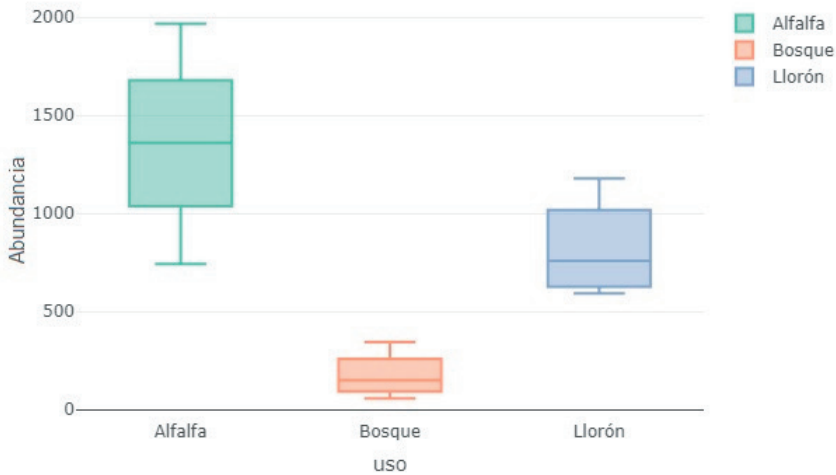


Figura 2. Abundancia total de esporas de HMA en los usos de suelo alfalfa, bosque y pasto llorón en el Caldenal. Los valores de la media y del desvío estándar de la variable se representan con diagramas de cajas y barras.

Figure 2. Total abundance of AMF spores land uses lucerne, forest and weeping lovegrass in the Caldenal district. The values of the mean and standard deviation of the variable are represented with box and bar plots.

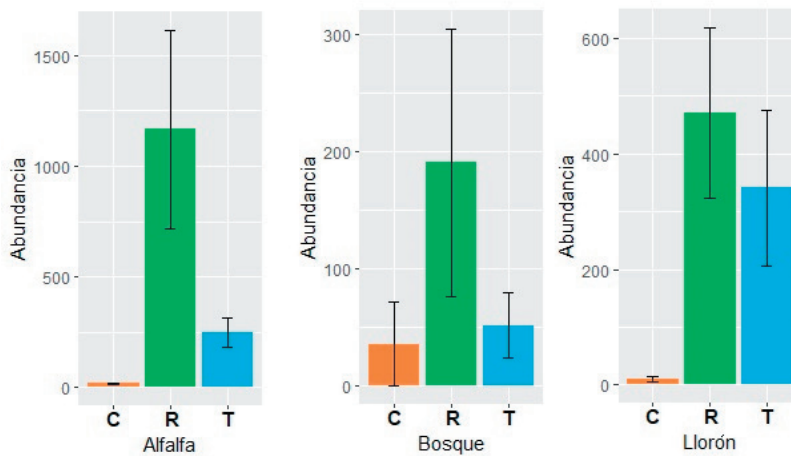


Figura 3. Abundancia (número de esporas) de los grupos funcionales HMA registrado para cada uso de suelo (bosque, alfalfa y pasto llorón) en el Caldenal. Las barras de colores representan la abundancia promedio y las barras de error truncadas representan la desviación estándar. R=ruderales, C=competidoras, T=tolerantes al estrés.

Figure 3. Abundance (number of spores) of AMF functional groups recorded for each land use (forest, lucerne and weeping lovegrass). Colored bars represent mean abundance and truncated error bars represent standard deviation. R=ruderals, C=competitors, T=stress tolerators.

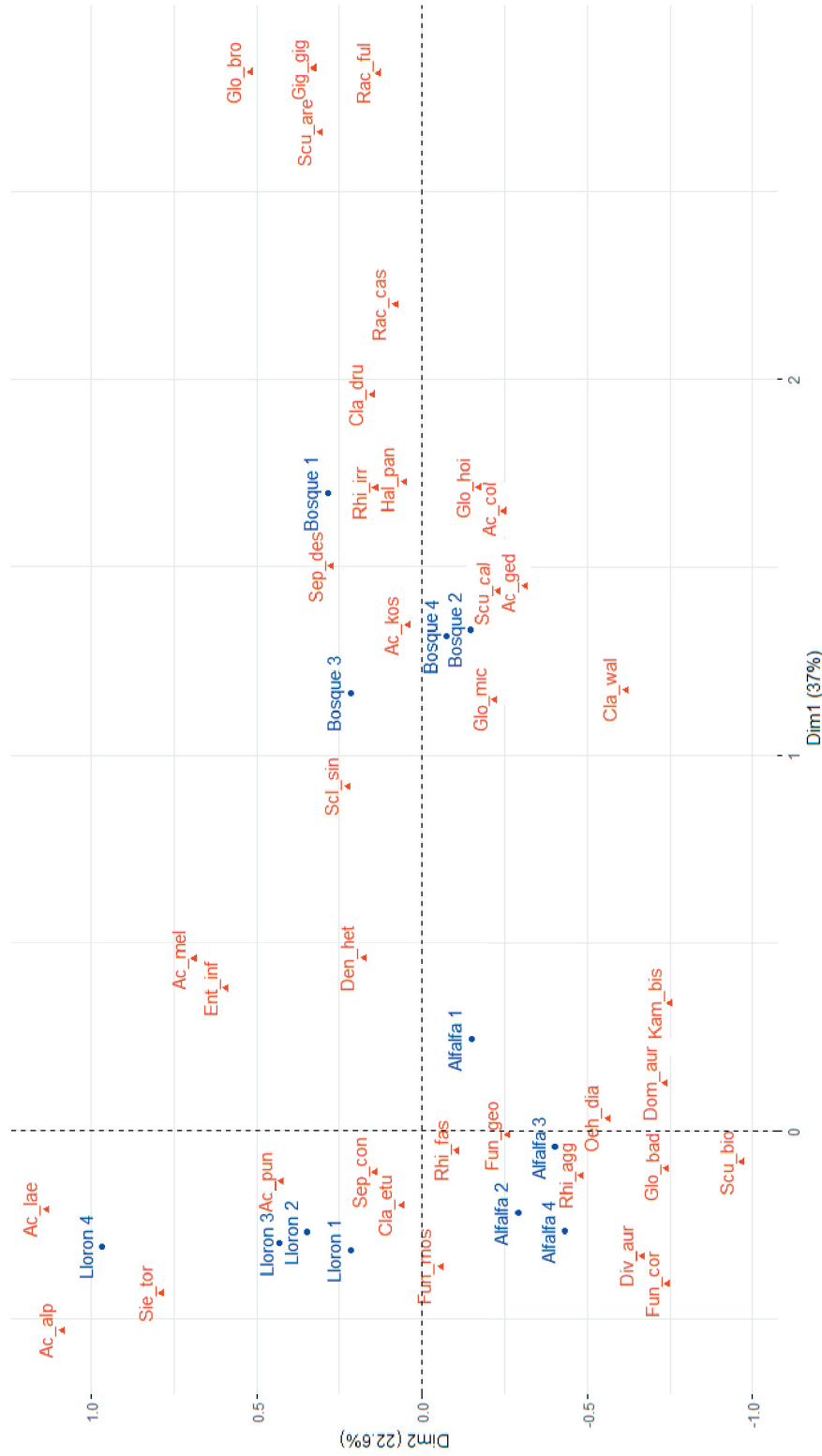


Figura 4. Análisis de correspondencia (CA) de la diversidad de especies de HMA en los usos del suelo alfalfa, bosque y pasto llorón en el Caldenal. Los puntos y nombres en color azul representan cada una de las parcelas estudiadas, y los triángulos y los nombres abreviados en rojo representan las especies de HMA. El nombre específico completo de los HMA y sus respectivas abreviaturas se detallan en el Material Suplementario-Tabla S1.

Figure 4. Correspondence analysis (CA) of AMF species diversity in land uses studied (lucerne, forest and weeping lovegrass) in the Caldenal district. The points and names in blue represent each plot studied, and the triangles and specific name abbreviations in red represent AMF species. The complete specific name of AMF and their respective abbreviations are detailed in the Supplementary Material-Table S1.

constrictum estuvieron asociadas a los llorones (Figura 4).

DISCUSIÓN

El total de especies registradas en este estudio (37) representa el 43% de las especies registradas para la Argentina y ~20% de las especies citadas para Sudamérica (Cofré et al. 2019). Las dos familias dominantes (Glomeraceae y Acaulosporaceae) coinciden con lo reportado para las escalas regional y global (Stürmer et al. 2018; Cofré et al. 2019). Por otro lado, y considerando solo las especies de HMA que se registraron en la provincia fitogeográfica del Espinal, Velázquez et al. (2013) reportaron 46 especies para el Parque Nacional El Palmar (PNP). El menor número de especies encontradas en el Caldenal podría ser explicado por las diferencias florísticas que existe entre este parque y nuestro sitio de estudio. Si nos enfocamos solo en los géneros de HMA identificados en el Espinal, García de León et al. (2018) reportaron solo 4 géneros en su estudio realizado a través de métodos moleculares en raíces y suelos de bosques dominados por algarrobo blanco (*Prosopis alba* Grisebach) y cultivos de soja (*Glycine max* L.). En cambio, nosotros determinamos 20 géneros en los diferentes usos de suelo estudiados.

Considerando las estrategias de vida de los HMA, las especies de Gigasporaceae se consideran 'competidoras', presentan altas densidades de hifas en el suelo y producción tardía de esporas durante la temporada de crecimiento. Las Glomeraceae ('ruderales') están caracterizadas principalmente por sus altas tasas de crecimiento y colonización intrarradical, producción temprana de esporas y bajas densidades de hifas en el suelo. Por su parte, las Acaulosporaceae son 'tolerantes al estrés' por sus reducidas tasas de crecimiento, micelio de larga vida, resistencia a la acidez y a la baja temperatura (Chagnon et al. 2013). El análisis de nuestros resultados arrojó que no había diferencias significativas en la abundancia de esporas pertenecientes a Gigasporaceae en los diferentes usos del suelo; sin embargo, en las alfalfas y pastos llorones, estas especies mostraron una abundancia baja (cerca al 1%) que se puede explicar por diferentes razones: 1) la planta destina una menor cantidad de recursos a la simbiosis debido a que necesita reemplazar las estructuras aéreas perdidas por pastoreo o defoliación, y 2) el pastoreo puede causar una perturbación física del suelo y romper las redes de hifas (Evans and Miller 1990),

reduciendo de esta manera la colonización del suelo (Jasper et al. 1989) y de las raíces (Stahl et al. 1988; van der Heyde et al. 2017), lo cual afectaría la producción de esporas y debido al gran tamaño de estas estructuras, la recuperación del daño micelial puede requerir una mayor inversión de recursos en comparación con otros HMA. Así, este grupo es considerado bastante incompatible con las perturbaciones asociadas al uso de la tierra (Longo et al. 2016). Por otro lado, las esporas pertenecientes a Glomeraceae abundaron en todos los usos de suelo; el mayor porcentaje (81%) de esporas de HMA ruderales se encontró en las alfalfas, con un grado de perturbación elevado por su historia reciente de deforestación y el constante tránsito de ganado o de maquinaria agrícola. Este resultado es consistente con la estrategia de vida ruderal, con un característico crecimiento rápido y la capacidad de restaurar la integridad del micelio en el suelo, destinando una importante cantidad de energía en la producción temprana de esporas (Chagnon et al. 2013). Asimismo, la abundancia de los HMA tolerantes al estrés difirieron con los usos, con su mayor abundancia en los llorones; esto indicaría que en este uso, las Acaulosporaceae serían capaces de resistir perturbaciones relacionadas con el pastoreo bovino estacional. Es probable que esta resistencia esté ligada a su eficiencia para hacer frente a la limitación de carbono (Chagnon et al. 2013).

Nuestros resultados apoyan parcialmente la hipótesis planteada, ya que la riqueza de especies de HMA presentes en bosques y alfalfas no mostró diferencias significativas, pero si se las compara con pastos llorones, sí se observan diferencias. Por otro lado, se encontraron diferencias significativas en la abundancia; en particular, con una mayor abundancia en las alfalfas. Estas diferencias podrían explicarse por factores como la especie del hospedante, la afinidad entre hongo-planta, la concentración de P en el suelo, el clima (Calderón Armenta et al. 2016; Quiñónez Martínez et al. 2018), la historia de uso y eventos evolutivos pasados de los microorganismos del suelo (Ge et al. 2008; Cofré et al. 2018). En cuanto a las predicciones, podemos mencionar que la predicción 1 no se cumplió, ya que no se encontraron diferencias significativas en la riqueza de especies de HMA entre los suelos de bosque y alfalfa. Las predicciones 2 y 3 sí se cumplieron, ya que se encontraron diferentes abundancias de esporas de las distintas estrategias de vida

de los HMA en los usos de suelo estudiados, y las especies indicadoras también difirieron en ellos.

La concentración de P en el suelo mostró diferencias significativas al comparar los usos de suelo. En particular, al igual que un estudio realizado en la Región Pampeana argentina (Cofré et al. 2018), reportamos una menor abundancia de esporas de HMA en las parcelas que presentan una mayor concentración de P. Esta disminución en la abundancia de esporas se debe a que si la disponibilidad de P aumenta, se espera que las plantas asignen carbohidratos a otros órganos y no a las raíces y a la simbiosis, por lo que los hongos micorrícicos estarían frente a un flujo limitado de carbono (Read 1991; Treseder 2004) que afectaría la producción de esporas. En cuanto a las especies indicadoras encontradas, *S. constrictum* fue reportada previamente como especie indicadora para suelos que se encuentran en uso agrícola (Zhao et al. 2017). *Acaulospora alpina* fue registrada como especie indicadora en suelos argentinos de bosques serranos dominados por la especie invasora *Ligustrum lucidum* W. T. Aiton (Borda et al. 2020). *Sieverdingia tortuosa* fue citada antes como indicadora en regiones montañosas suizas (Oehl et al. 2017). *S. deserticola* se cita por primera vez como especie indicadora, sugiriendo que el bosque de caldén tiene condiciones óptimas para el desarrollo de esta especie de HMA o que es más competitiva en este tipo de ambiente.

La diversidad de los HMA fue bien descripta para varios ecosistemas terrestres (Velázquez et al. 2013). Sin embargo, los datos ecológicos sobre estos microorganismos son escasos o inexistentes en algunas regiones de la Argentina. A medida que se acumula información sobre la distribución de los HMA a lo largo de gradientes ambientales y de perturbación, las preguntas relacionadas con este *phylum* de hongos reciben mayor atención (Peay 2014; Aguilar-Trigueros et al. 2015; Öpik and Davison 2016). Definir grupos de HMA con estrategias de vida distintas es esencial para entender completamente las interacciones entre las comunidades de plantas y los HMA en ecosistemas agrícolas y naturales (van der Heijden and Scheublin 2007). Claramente, nuestra comprensión de

los impactos del cambio de uso de la tierra en los HMA todavía es fragmentaria (Dickie et al. 2015; Duhamel and Peay 2015). Por lo tanto, los estudios y aportes de conocimientos que se realizan en esta área de las ciencias son muy importantes y enriquecedores, sobre todo si provienen de ecosistemas endémicos que no han sido estudiados anteriormente.

CONCLUSIONES

Los resultados de este trabajo indican que el cambio de uso de suelo de bosque nativo a parcelas agro-ganaderas afecta a las comunidades de HMA presentes en los suelos del Caldenal, alterando su diversidad. La riqueza y la abundancia de esporas fueron afectadas de manera diferencial, encontrándose mayor riqueza en bosques nativos y mayor abundancia en alfalfa, y también fueron influenciadas por los contenidos de P en los suelos de los distintos usos. En el Caldenal se identificaron como especies indicadoras de uso agrícola y perturbación del suelo a *S. constrictum* y *Acaulospora alpina*; en cambio, *S. deserticola* se da a conocer como indicadora de condiciones óptimas del suelo en el bosque de caldén. Las especies de HMA competidoras fueron escasas en todos los usos, las ruderales fueron abundantes y estuvieron presentes en todos los usos, con mayor representatividad en aquellos con perturbación causada por el uso de maquinaria agrícola, mientras que las tolerantes al estrés estuvieron asociadas a la resistencia al pastoreo. Así, el estudio de la diversidad de los HMA a través de sus estrategias de vida brinda información relevante y de gran utilidad que permite entender mejor la dinámica poblacional y comunitaria de estos microorganismos frente a las perturbaciones; en particular, frente al cambio de uso de suelo y a la actividad agrícola.

AGRADECIMIENTOS. Agradecemos a CONICET (PIP 833-CONICET 11220200102833CO) y a la UNSL (PROICO 02-2718), que proporcionaron el equipamiento y financiamiento utilizados en este estudio. Se agradece también la colaboración de la CPA Microb. Hebe J. Iriarte en la extracción de esporas y elaboración de mapas. Finalmente, se agradece cordialmente a los revisores anónimos que contribuyeron a mejorar este trabajo.

REFERENCIAS

- Aguilar-Trigueros, C. A., S. Hempel, J. R. Powell, I. C. Anderson, J. Antonovics, J. Bergmann, T. R. Cavagnaro, B. Chen, M. M. Hart, J. Klironomos, J. S. Petermann, E. Verbruggen, S. D. Veresoglou, and M. C. Rillig. 2015. Branching out: Towards a trait-based understanding of fungal ecology. *Fungal Biology Reviews* 29:34-41. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2015.03.001>.

- Álvarez-Lopezello, J., R. F. del Castillo, C. Robles, and L. V. Hernández-Cuevas. 2019. Spore diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in human-modified neotropical ecosystems. *Ecological Research* 34:394-405. <https://doi.org/10.1111/1440-1703.12004>.
- Azcárate, M., M. Baglioni, C. Brambilla, E. Brambilla, R. Fernández, E. Noellemeyer, M. Ostinelli, M. Pérez, A. Quiroga, M. Savio, and N. Kloster (ed.). 2017. Métodos de análisis e implementación de Calidad en el Laboratorio de Suelos. EEA Anguil 'Ing. Agr. Guillermo Covas'. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Pp. 82.
- Ba, L., J. Ning, D. Wang, E. Facelli, J. M. Facelli, Y. Yang, and L. Zhang. 2012. The relationship between the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi and grazing in a meadow steppe. *Plant and Soil* 352:143-156. <https://doi.org/10.1007/s11104-011-0985-6>.
- Bever, J. D., J. B. Morton, J. Antonovics, and P. A. Schultz. 1996. Host-dependent sporulation and species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in a mown grassland. *Journal of Ecology* 84(1):71-82. <https://doi.org/10.2307/2261701>.
- Bever, J. D., P. A. Schultz, A. Pringle, and J. B. Morton. 2001. Arbuscular mycorrhizal fungi: more diverse than meets the eye, and the ecological tale of why: The high diversity of ecologically distinct species of arbuscular mycorrhizal fungi within a single community has broad implications for plant ecology. *BioScience* 51:923-932. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0923:AMFMDT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0923:AMFMDT]2.0.CO;2).
- Błaszowski, J. 2012. Glomeromycota. W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Krakow.
- Borda, V., M. N. Cofré, S. Longo, G. Grilli, and C. Urcelay. 2020. El "siempreverde" (*Ligustrum lucidum*), ¿Altera la composición de las comunidades de hongos micorrízicos arbusculares en el Chaco Serrano? *Ecología Austral* 30: 282-294. <https://doi.org/10.25260/EA.20.30.2.0.1017>.
- Borie, F. R., R. Rubio, A. Morales, and C. Castillo. 2000. Relación entre densidad de hifas de hongos micorrizógenos arbusculares y producción de glomalina con las características físicas y químicas de suelos bajo cero labranza. *Revista Chilena de Historia Natural* 73:749-756. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2000000400017>.
- Bouffaud, M. L., C. Bragalini, A. Berruti, M. Peyret-Guzzon, S. Voyron, H. Stockinger, D. van Tuinen, E. Lumini, D. Wipf, P. Plassart, P. Lemanceau, V. Bianciotto, D. Redecker, and M. Girlanda. 2017. Arbuscular mycorrhizal fungal community differences among European long-term observatories. *Mycorrhiza* 27:331-343. <https://doi.org/10.1007/s00572-016-0753-9>.
- Bouffaud, M. L., R. E. Creamer, D. Stone, P. Plassart, D. van Tuinen, P. Lemanceau, D. Wipf, and D. Redecker. 2016. Indicator species and co-occurrence in communities of arbuscular mycorrhizal fungi at the European scale. *Soil Biology and Biochemistry* 103:464-470. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.09.022>.
- Bray, R. H., and L. T. Kurtz. 1945. Determination of total, organic, and available forms of phosphorus in soils. *Soil Science* 59:39-45. <https://doi.org/10.1097/00010694-194501000-00006>.
- Brundrett, M. C., and N. Ashwath. 2013. Glomeromycotan mycorrhizal fungi from tropical Australia III. Measuring diversity in natural and disturbed habitats. *Plant and Soil* 370:419-433. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1613-4>.
- Brundrett, M. C., and L. Tedersoo. 2018. Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. *New Phytologist* 220:1108-1115. <https://doi.org/10.1111/nph.14976>.
- Cabrera, A. L. 1976. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería. Regiones Fitogeográficas Argentinas. ACME, Buenos Aires.
- Cabrera, A., and A. Willink. 1980. Biogeografía de América Latina. Washington D.C.
- De Caceres, M., and F. Jansen. 2015. Package "indicspecies".
- Calderón Armenta, A. D., E. Furrázola Gómez, S. F. Moreno Salazar, G. I. Ayala Astorga, and A. Ochoa Meza. 2016. Variación en el estatus micorrízico de leguminosas del Desierto Sonorense. *Biotecnia XVIII*(1):52-58.
- Campanelli, A., C. Ruta, G. De Mastro, and I. Morone-Fortunato. 2013. The role of arbuscular mycorrhizal fungi in alleviating salt stress in *Medicago sativa* L. var. icon. *Symbiosis* 59:65-76. <https://doi.org/10.1007/s13199-012-0191-1>.
- Chagnon, P. L., R. L. Bradley, H. Maherali, and J. N. Klironomos. 2013. A trait-based framework to understand life history of mycorrhizal fungi. *Trends in Plant Science* 18:484-491. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2013.05.001>.
- Cofré, M. N., F. Soteras, M. del R. Iglesias, S. Velázquez, C. Abarca, L. Risio, E. Ontivero, M. N. Cabello, L. S. Domínguez, and M. A. Lugo. 2019. Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi in South America: a review. Pp. 49-72 en M. C. Pagano and M. A. Lugo (eds.). *Mycorrhizal fungi in South America*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-15228-4_3.
- Cofré, N., C. Urcelay, L. G. Wall, L. Domínguez, and A. Becerra. 2018. El potencial de colonización micorrízico-arbuscular varía entre prácticas agrícolas y sitios en diferentes áreas geográficas de la Región Pampeana. *Ecología Austral* 28: 581-592. <https://doi.org/10.25260/EA.18.28.3.0.696>.
- Covacevich, F., K. Hernández Guijarro, E. M. Crespo, E. Lumini, M. S. Rivero Mega, and M. A. Lugo. 2021. Arbuscular mycorrhizal fungi from argentinean highland puna soils unveiled by propagule multiplication. *Plants* 10(9):1803. <https://doi.org/10.3390/plants10091803>.
- Dickie, I. A., I. Alexander, S. Lennon, M. Öpik, M. A. Selosse, M. G. A. van der Heijden, and F. M. Martin. 2015. Evolving insights to understanding mycorrhizas. *New Phytologist* 205:1369-1374. <https://doi.org/10.1111/nph.13290>.
- Dudinszky, N., M. N. Cabello, A. A. Grimoldi, S. Schalamuk, and R. A. Golluscio. 2019. Role of grazing intensity on shaping arbuscular mycorrhizal fungi communities in Patagonian semiarid steppes. *Rangeland Ecology and Management* 72:692-699. <https://doi.org/10.1016/j.rama.2019.02.007>.
- Dufré, M., and P. Legendre. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67:345-366. <https://doi.org/10.2307/2963459>.
- Duhamel, M., and K. G. Peay. 2015. Does microbial diversity confound general predictions? *Trends in Plant Science*

- 20:695-697. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2015.10.006>.
- Evans, D. G., and M. H. Miller. 1990. The role of the external mycelial network in the effect of soil disturbance upon vesicular-arbuscular mycorrhizal colonization of maize. *New Phytologist* 114:65-71. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1990.tb00374.x>.
- Fernández, O. A. 2003. Los pastizales naturales del Caldenal. *Anales de la Academia Nacional de Agronomía y Veterinaria* 57:68-92.
- Fernández, O. A., M. E. Gil, and R. A. Distel. 2009. The challenge of rangeland degradation in a temperate semiarid region of Argentina: The Caldenal. *Land Degradation and Development* 20:431-440. <https://doi.org/10.1002/ldr.851>.
- De Fina, A., and A. Ravelo. 1975. *Climatología y Fenología Agrícolas*. EUDEBA.
- García de León, D., J. J. Cantero, M. Moora, M. Öpik, J. Davison, M. Vasar, T. Jairus, and M. Zobel. 2018. Soybean cultivation supports a diverse arbuscular mycorrhizal fungal community in central Argentina. *Applied Soil Ecology* 124:289-297. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.11.020>.
- Ge, Y., J. Z. He, Y. G. Zhu, J. B. Zhang, Z. Xu, L. M. Zhang, and Y. M. Zheng. 2008. Differences in soil bacterial diversity: Driven by contemporary disturbances or historical contingencies? *ISME Journal* 2:254-264. <https://doi.org/10.1038/ismej.2008.2>.
- Gerdemann, J. W., and T. H. Nicolson. 1963. Spores of mycorrhizal *Endogone* species extracted from soil by wet sieving and decanting. *Transactions of the British Mycological society* 46:235-244. [https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(63\)80079-0](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(63)80079-0).
- Gosling, P., A. Hodge, G. Goodlass, and G. D. Bending. 2006. *Arbuscular mycorrhizal fungi and organic farming*. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2005.09.009>.
- Guiñazú, L. B., J. A. Andrés, M. F. Del Papa, M. Pistorio, and S. B. Rosas. 2010. Response of alfalfa (*Medicago sativa* L.) to single and mixed inoculation with phosphate-solubilizing bacteria and *Sinorhizobium meliloti*. *Biology and Fertility of Soils* 46:185-190. <https://doi.org/10.1007/s00374-009-0408-5>.
- Hart, M. M., and R. J. Reader. 2002. Taxonomic basis for variation in the colonization strategy of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 153:335-344. <https://doi.org/10.1046/j.0028-646X.2001.00312.x>.
- Hart, M. M., R. J. Reader, and J. N. Klironomos. 2001. Life-history strategies of arbuscular mycorrhizal fungi in relation to their successional dynamics. *Mycologia* 93:1186-1194. <https://doi.org/10.1080/00275514.2001.12063251>.
- van der Heijden, M. G. A., and T. R. Scheublin. 2007. Functional traits in mycorrhizal ecology: their use for predicting the impact of arbuscular mycorrhizal fungal communities on plant growth and ecosystem functioning. *New Phytologist* 174:244-250. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02041.x>.
- Helgason, T., T. J. Daniell, R. Husband, A. H. Fitter, and J. P. W. Young. 1998. Ploughing up the wood-wide web? *Nature* 394:431. <https://doi.org/10.1038/28764>.
- van der Heyde, M., B. Ohsowski, L. K. Abbott, and M. Hart. 2017. Arbuscular mycorrhizal fungus responses to disturbance are context-dependent. *Mycorrhiza* 27:431-440. <https://doi.org/10.1007/s00572-016-0759-3>.
- Huang, D., M. Ma, Q. Wang, M. Zhang, G. Jing, C. Li, and F. Ma. 2020. Arbuscular mycorrhizal fungi enhanced drought resistance in apple by regulating genes in the MAPK pathway. *Plant Physiology and Biochemistry* 149:245-255. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.02.020>.
- Jasper, D. A., L. K. Abbott, and A. D. Robson. 1989. Soil disturbance reduces the infectivity of external hyphae of vesicular—arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 112:93-99. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1989.tb00313.x>.
- Kraus, T. A., C. A. Bianco, and C. O. Núñez. 1999. Los ambientes naturales del sur de la Provincia de Córdoba. *Fundación de la Universidad Nacional de Río Cuarto, Río Cuarto (Córdoba)*.
- Lasalle, J. C. 1966. Informaciones descriptivas de los Caldenales. *Revista Forestal Argentina* 10.
- Lekberg, Y., R. T. Koide, and S. J. Twomlow. 2008. Effect of agricultural management practices on arbuscular mycorrhizal fungal abundance in low-input cropping systems of southern Africa: A case study from Zimbabwe. *Biology and Fertility of Soils* 44:917-923. <https://doi.org/10.1007/s00374-008-0274-6>.
- Leonhardt, D. A., and G. Blain. 2019. Pasto llorón. Pp. 41-46 *en* F. S. Kent (ed.). *Forrajes cultivadas anuales y perennes más difundidas en la provincia de La Pampa*. INTA, Anguil, La Pampa.
- Longo, S., N. Cofré, F. Soterías, G. Grilli, M. Lugo, and C. Urcelay. 2016. Taxonomic and functional response of arbuscular mycorrhizal fungi to land use change in Central Argentina. Pp. 81-90 *en* M. C. Pagano, (ed.). *Recent Advances on Mycorrhizal Fungi*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-24355-9_7.
- Lovera, M., and G. Cuenca. 2007. Diversidad de hongos micorrízicos arbusculares (HMA) y potencial micorrízico del suelo de una Sabana natural y una Sabana perturbada de La Gran Sabana, Venezuela. *Interciencia* 32:108-114.
- Ma, T. S., and G. Zuazaga. 1942. Micro-Kjeldahl determination of nitrogen. A new indicator and an improved rapid method. *Industrial and Engineering Chemistry. Analytical edition* 14:280-282. <https://doi.org/10.1021/i560103a035>.
- Mardhiah, U., T. Caruso, A. Gurnell, and M. C. Rillig. 2016. Arbuscular mycorrhizal fungal hyphae reduce soil erosion by surface water flow in a greenhouse experiment. *Applied Soil Ecology* 99:137-140. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2015.11.027>.
- Martínez-Rubín de Celis, E., E. Rivas-Robles, L. Martínez-Corral, J. Frías-Ramírez, J. Orozco-Vidal, M. Fortis-Hernández, and M. A. Segura Castruita. 2011. Alfalfa (*Medicago sativa* L.) production in soil at different bulk densities under controlled conditions. *Phyton* 80:189-192. <https://doi.org/10.32604/phyton.2011.80.189>.
- Matteucci, S. D. 2018. Ecorregión Espinal. Pp. 395-439 *en* J. Morello, S. D. Matteucci, A. F. Rodríguez and M. E. Silva (eds.). *Ecorregiones y complejos ecosistémicos argentinos*. 2da edición. Orientación Gráfica Editora S.R.L, Buenos Aires.

- Melo, C. D., C. Walker, C. Krüger, P. A. V. Borges, S. Luna, D. Mendonça, H. M. A. C. Fonseca, and A. C. Machado. 2019. Environmental factors driving arbuscular mycorrhizal fungal communities associated with endemic woody plant *Picconia azorica* on native forest of Azores. *Annals of Microbiology* 69(13):1309-1327. <https://doi.org/10.1007/s13213-019-01535-x>.
- Miller, R. M., and J. D. Jastrow. 1992. Extraradical hyphal development of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in a chronosequence of prairie restorations. Pp. 171-176 *en* D. J. Read, D. H. Lewis, A. H. Fitter and I. J. Alexander (eds.). *Mycorrhizas in ecosystems*. CAB International, Oxon, UK.
- Moor, M., J. Davison, M. Öpik, M. Metsis, Ü. Saks, T. Jairus, M. Vasar, and M. Zobel. 2014. Anthropogenic land use shapes the composition and phylogenetic structure of soil arbuscular mycorrhizal fungal communities. *FEMS Microbiology Ecology* 90:609-621. <https://doi.org/10.1111/1574-6941.12420>.
- Mylavarapu, R. 2014. Walkley-Black Method. Pp. 158-161 *en* F. J. Sikora and K. P. Moore (eds.). *Soil test methods from the southeastern United States*.
- Oehl, F., E. Laczko, H. R. Oberholzer, J. Jansa, and S. Egli. 2017. Diversity and biogeography of arbuscular mycorrhizal fungi in agricultural soils. *Biology and Fertility of Soils* 53:777-797. <https://doi.org/10.1007/s00374-017-1217-x>.
- Oehl, F., E. Sieverding, K. Ineichen, P. Mäder, T. Boller, and A. Wiemken. 2003. Impact of land use intensity on the species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in agroecosystems of Central Europe. *Applied and Environmental Microbiology* 69:2816-2824. <https://doi.org/10.1128/AEM.69.5.2816-2824.2003>.
- Oehl, F., E. Sieverding, K. Ineichen, P. Mäder, A. Wiemken, and T. Boller. 2009. Distinct sporulation dynamics of arbuscular mycorrhizal fungal communities from different agroecosystems in long-term microcosms. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 134:257-268. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2009.07.008>.
- Oehl, F., E. Sieverding, K. Ineichen, E. A. Ris, T. Boller, and A. Wiemken. 2005. Community structure of arbuscular mycorrhizal fungi at different soil depths in extensively and intensively managed agroecosystems. *New Phytologist* 165:273-283. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01235.x>.
- Oehl, F., E. Sieverding, P. Mäder, D. Dubois, K. Ineichen, T. Boller, and A. Wiemken. 2004. Impact of long-term conventional and organic farming on the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. *Oecologia* 138:574-583. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1458-2>.
- Oksanen, J., F. G. Blanchet, M. Friendly, R. Kindt, P. Legendre, D. Mcglinn, P. R. Minchin, R. B. O'hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. H. H. Stevens, E. Szoeacs, and H. Wagner. 2020. Package "vegan" Title Community Ecology Package Version 2.5-7.
- Ontivero, R. E., S. Voyron, L. V. Risio Allione, P. Bianco, V. Bianciotto, H. J. Iriarte, M. A. Lugo, and E. Lumini. 2020. Impact of land use history on the arbuscular mycorrhizal fungal diversity in arid soils of Argentinean farming fields. *FEMS Microbiology Letters* 367:1-11. <https://doi.org/10.1093/femsle/fnaa114>.
- Öpik, M., and J. Davison. 2016. Uniting species- and community-oriented approaches to understand arbuscular mycorrhizal fungal diversity. *Fungal Ecology* 24:106-113. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2016.07.005>.
- Peay, K. G. 2014. Back to the future: Natural history and the way forward in modern fungal ecology. *Fungal Ecology* 12:4-9. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2014.06.001>.
- Quiñónez Martínez, M., I. D. Enríquez Anchondo, J. P. Flores Margez, K. Y. Palacios Ramírez, M. P. Olivás Sánchez, F. Garza Ocañas, T. Lebgue Keleng, and J. A. Nájera Medellín. 2018. Plant communities in soil of semiarid ecosystem and their relationship with mycorrhizal fungi. *Terra Latinoamericana* 36:381-391. <https://doi.org/10.28940/terra.v36i4.401>.
- R Core Team. 2021. R Core Team 2021 R: A language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing. URL: R-project.org.
- Read, D. 1991. Mycorrhizas in ecosystems - Nature's response to the 'Law of the minimum'. Pp. 101-130 *en* D. Hawksworth (ed.). *Frontiers in mycology*. CAB International, Regensburg, Germany.
- Risio Allione, L. 2016. Impacto de cambios climáticos y ambientales en el crecimiento y la respuesta fisiológica de *Prosopis caldenia* (Burkart). Tesis de doctorado. Universidad de Valladolid.
- Robinson, G. W. 1922. A new method for the mechanical analysis of soils and other dispersions. *The Journal of Agricultural Science* 12:306-321. <https://doi.org/10.1017/S0021859600005360>.
- Rosendahl, S., P. McGee, and J. B. Morton. 2009. Lack of global population genetic differentiation in the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* suggests a recent range expansion which may have coincided with the spread of agriculture. *Molecular Ecology* 18:4316-4329. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04359.x>.
- Savary, R., F. G. Masclaux, T. Wyss, G. Droh, J. Cruz Corella, A. P. Machado, J. B. Morton, and I. R. Sanders. 2018. A population genomics approach shows widespread geographical distribution of cryptic genomic forms of the symbiotic fungus *Rhizophagus irregularis*. *ISME Journal* 12:17-30. <https://doi.org/10.1038/ismej.2017.153>.
- SAyDS. 2007. Primer inventario nacional de bosques nativos. Inventario de campo de la Región Espinal. Dsitrinos Caldén y Nandubay. First edition. Secretaria de Ambiente y Desarrollo sustentable de la Nación. Producciones Gráficas, Buenos Aires.
- Schenck, N. C., and Y. Pérez. 1990. Manual for the identification of VA-mycorrhizal fungi. Third. Synergistic Publications, Gainesville, USA.
- Smith, S. E., and D. J. Read. 2008. *Mycorrhizal Symbiosis*. 3rd edition. Academic Press, London, UK.
- Stahl, P. D., S. E. Williams, and M. Christensen. 1988. Efficacy of native vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi after severe soil disturbance. *New Phytologist* 110:347-354. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1988.tb00271.x>.
- Stürmer, S. L., J. D. Bever, and J. B. Morton. 2018. Biogeography of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota):

- a phylogenetic perspective on species distribution patterns. *Mycorrhiza* 28:587-603. <https://doi.org/10.1007/s00572-018-0864-6>.
- Su, Y. Y., and L. D. Guo. 2007. Arbuscular mycorrhizal fungi in non-grazed, restored and over-grazed grassland in the Inner Mongolia steppe. *Mycorrhiza* 17:689-693. <https://doi.org/10.1007/s00572-007-0151-4>.
- Thomas, R. S., R. L. Franson, and G. J. Bethlenfalvay. 1993. Separation of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus and root effects on soil aggregation. *Soil Science Society of America Journal* 57:77-81. <https://doi.org/10.2136/sssaj1993.03615995005700010015x>.
- Tisdall, J. M. 1991. Fungal hyphae and structural stability of soil. *Soil Research* 29:729-743. <https://doi.org/10.1071/SR9910729>.
- Tommerup, I. C. 1983. Spore dormancy in vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Transactions of the British Mycological Society* 81:37-45. [https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(83\)80201-0](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(83)80201-0).
- Treseder, K. K. 2004. A meta-analysis of mycorrhizal responses to nitrogen, phosphorus, and atmospheric CO₂ in field studies. *New Phytologist* 164:347-355. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01159.x>.
- Velázquez, M. S., M. N. Cabello, and M. Barrera. 2013. Composition and structure of arbuscular-mycorrhizal communities in El palmar National park, Argentina. *Mycologia* 105:509-520. <https://doi.org/10.3852/11-353>.
- Veresoglou, S. D., and M. C. Rillig. 2012. Suppression of fungal and nematode plant pathogens through arbuscular mycorrhizal fungi. *Biology Letters* 8:214-217. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2011.0874>.
- Vieira, L. C., D. K. A. da Silva, M. A. C. de Melo, I. E. C. Escobar, F. Oehl, and G. A. da Silva. 2019. Edaphic factors influence the distribution of arbuscular mycorrhizal fungi along an altitudinal gradient of a tropical mountain. *Microbial Ecology* 78:904-913. <https://doi.org/10.1007/s00248-019-01354-2>.
- Walker, C., C. W. Mize, and H. S. McNabb. 1982. Populations of endogonaceous fungi at two locations in central Iowa. *Canadian Journal of Botany* 60:2518-2529. <https://doi.org/10.1139/b82-305>.
- Walker, C., A. Schüßler, B. Vincent, S. Cranenbrouck, and S. Declerck. 2021. Anchoring the species *Rhizophagus intraradices* (formerly *Glomus intraradices*). *Fungal Systematics and Evolution* 8:179-201. <https://doi.org/10.3114/fuse.2021.08.14>.
- Walker, C., J. M. Trappe, A. Schüßler, D. L. Hawksworth, E. Cazares, T. F. Elliott, and D. Redecker. 2017. (2491) Proposal to conserve the name *Rhizophagus* with a conserved type (Fungi: Glomeromycota: Glomeraceae). *Taxon* 66(1):199-200. <https://doi.org/10.12705/661.19>.
- Walkley, A., and I. A. Black. 1934. An examination of the Degtjareff method for determining soil organic matter, and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil Science* 37:29-38. <https://doi.org/10.1097/00010694-193401000-00003>.
- Wang, Y. Y., M. Vestberg, C. Walker, T. Hurme, X. Zhang, and K. Lindström. 2008. Diversity and infectivity of arbuscular mycorrhizal fungi in agricultural soils of the Sichuan Province of mainland China. *Mycorrhiza* 18:59-68. <https://doi.org/10.1007/s00572-008-0161-x>.
- Wijayawardene, N. N., K. D. Hyde, L. K. T. Al-Ani, L. Tedersoo, D. Haelewaters, K. C. Rajeshkumar, et al. 2017. Species diversity and drivers of arbuscular mycorrhizal fungal communities in a semi-arid mountain in China. *PeerJ* 2017: e4155. <https://doi.org/10.7717/peerj.4155>.