

Tesis de Posgrado

Estudio ecológico de los hongos del suelo de un bosque de Pinus Taeda

Martinez, Alicia Elba

1999

Tesis presentada para obtener el grado de Doctor en Ciencias Biológicas de la Universidad de Buenos Aires

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Martinez, Alicia Elba. (1999). Estudio ecológico de los hongos del suelo de un bosque de Pinus Taeda. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.
http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_3161_Martinez.pdf

Cita tipo Chicago:

Martinez, Alicia Elba. "Estudio ecológico de los hongos del suelo de un bosque de Pinus Taeda". Tesis de Doctor. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 1999.
http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_3161_Martinez.pdf

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES



***ESTUDIO ECOLOGICO DE LOS HONGOS DEL SUELO DE UN BOSQUE DE
PINUS TAEDA.***

LICENCIADA ALICIA ELBA MARTINEZ
para optar al título de Doctor en Ciencias Biológicas

Director: Dra. Alicia Godeas

1999

100

Estudios Ecológicos de hongos del suelo de un bosque de *Pinus taeda*.

Alicia Elba Martínez Departamento de Cs. Biológicas. F.C.E.N. UBA.

Resumen.

El propósito de este trabajo ha sido estudiar las diferentes comunidades fúngicas del suelo que interaccionan con una plantación de *Pinus taeda* en el Delta del Paraná. Provincia de Buenos Aires.

Se realizaron diferentes mediciones: descripción del perfil del suelo (características físicas y químicas) respiración del suelo, biomasa miceliana y aislamiento de cepas fúngicas activas.

Se establecieron las comunidades fúngicas correspondientes a cada uno de los horizontes muestreados.

Se realizaron pruebas de antagonismo en caja con algunas de las cepas aisladas y un patógeno de la plantación, *Schizopora carneo lutea*.

Ecologic study of soil fungi on *Pinus taeda* forest.

Alicia Elba Martínez. Dpto. Cs. Biológicas F.C.E.N. UBA.

Summary.

The aim of this works has been to study the different soil fungi community on *Pinus taeda* forest at Delta del Paraná, Buesos Aires Province. Different measures were taken as: Description of soil profile (physical and chemical characteristics) soil respiration, fungal biomass and isolation of active fungi.

Using fungal frequeency, different communities were found in each horizon.

Antagonism in Petri dishes was tested betwwn different soil strains and the patogen fungus of *Pinus taeda* trees, *Schizopora carneo lutea*.

A mis padres, mi esposo y mi hija Naty.

AGRADECIMIENTOS

. A la Dra. Alicia Godeas, por haber pensado en su alumna de botánica cuando se produjo una vacante en el laboratorio y me invito a unirme a ella en el estudio de los hongos del suelo, por haberme sugerido el tema de esta tesis, haberme guiado durante su desarrollo y sobre todo por las horas y sacrificios dedicados para que la misma llegue a su termino.

. Al Dr. Jorge Wright, por haberme abierto las puertas al conocimiento de este mundo maravilloso de la micología y haberme permitido el uso de la amplia biblioteca de la cuales artífice.

. A mis padres por haberme dado la vida, por el amor con que me criaron y sobre todo por los sacrificios que hicieron para darme un estudio.

. A mi esposo Julio y a mi hija Natalia por todo el amor que me brindan día a día , la paciencia con que soportaron todos mis nervios en esta ultima parte y su aliento constante..

. A las autoridades del INTA Delta Campana, por haberme facilitado el acceso a la plantación para la realización de los muestreos.

. Al laboratorio de la Rural Argentina, por la realización de los análisis químicos.

. A las autoridades del instituto LAQUIGE, por haberme permitido el uso del respirómetro y en especial a la Ing. Agr. Liliana Marban, por enseñarme el uso del mismo y estar en todo momento dispuesta a despejar mis dudas.

. A mi compañera Nadia Venedikian, por su ayuda en el análisis estadístico, su constante apoyo y las aventuras vividas juntas.

. A mi compañera Viviana Chiochio, por su ayuda con la bioestadística y el continuo intercambio de ideas.

. Al Dr. Oscar Mercuri, por su ayuda con la realización de las laminas y socorrerme ante los

problemas con la computadora.

. A mi compañera de laboratorio Susana Martínez, por su constante apoyo y oportunos consejos.

. A la Dra. María E. Ranalli por haberme abierto las puertas de su laboratorio y sus consejos.

. A la Dra. Flavia Forchiassin por las charla matinales.

. A mis compañeros de laboratorio : María Teresa Mujica, Sebastián Fracchia, Ana Menéndez, Martín Servino, Sandra Durman , Alejandra Rodríguez, por su amistad

. A todos los integrantes del laboratorio de Botánica: Marcela Ramos , Luis Diorio, Ramiro Godio, Laura Levin , por su amistad y aliento.

. A la Sra. Laura Del Busto por su ayuda en la biblioteca .

. A mi amiga y comadre y futura Dra. Diana Dokmetzian por su amistad, cariño y por los intercambios de ideas y aliento para la escritura de las tesis.

. A mi amiga Nilda por estar siempre presente en los buenos y malos momentos.

. A la memoria de Don Emilio quien son sus sabios consejos me enseñó el cultivo de los hongos.

. A mis compañeros de docencia en Micro del Suelo y en especial a mi amigo de siempre Lic. Carlos Lima.

. A la Dra. María D. Bertoni, compañera de andanzas por el sur y de docencia en Río Cuarto.

. A las Sras. Bruna y Mercedes por ser como son.

INDICE

CAPITULOS

PAGINAS

Indice	
Antecedentes	2
Antecedentes en la Argentina	17
Introducción	18
Estudios de los habitantes del suelo. Metodología	20
Métodos cuantitativos	20
Medición de la Biomasa	20
a. Método de la placa de agar de suelo	21
b. Respiración del suelo	22
Métodos cualitativos	24
Dinámica de la comunidad y esquemas de biodiversidad	24
a. Riqueza específica	25
b. Diversidad y abundancia	26
c. Ordenación y análisis de los gradientes	27
Contribución de los hongos al ciclo de los nutrientes	28
Contribución de los hongos a la agregación del suelo	29
Los hongos y los bosques	34
a. Bosques naturales	34
a.1. Incorporación de nutrientes al bosque	34
b. Bosques implantados	35
Relaciones entre microorganismos	36
a. Antagonismo	37
a.1. Competición	37
a.1.1. Competición y estructura de la comunidad	37
a.1.2. Mecanismos de la competición fúngica	40
a.1.2.1. Por utilización del substrato	40

a.1.2.2. Por interferencia	42
a.1.2.2.1. Por interferencia física	42
a.1.2.2.2. Por interferencia química	43
a.2. Amensalismo o antibiosis	43
a.3. Predación	44
a.4. Micoparasitismo	44
b. Sinergismo	46
Objetivos	48
Materiales y Métodos	49
Caracterización del lugar de muestreo	49
a. Ubicación geográfica	49
b. Geomorfología	49
c. Clima	49
d. Fitogeografía	51
e. Suelo	51
e.1. Características físicas del suelo	53
e.1.1. Humedad del suelo	53
e.2. Características químicas del suelo	56
e.2.1. Materia orgánica, nitrógeno, pH del suelo	56
e.3. Perfil y clasificación del suelo	59
Muestreo	63
a. Análisis cuantitativo	63
a.1. Humedad de la muestra	63
a.2. Longitud de micelio	64
a.3. Diámetro del micelio	65
a.4. Biovolumen y biomasa	65
a.5. Respiración	66
b. Análisis cualitativos de los hongos del suelo	68

Conclusiones	202
Bibliografía	207
Anexos	236
Anexo 1. Medios de cultivo	236
Anexo 2	238
a. Índice de tablas	238
b. Índice de figuras	240
c. Índice de láminas	243

b.1. Aislamiento de las cepas	68
b.2. Determinación de las cepas aisladas	76
b.3. Análisis de las comunidades fúngicas	87
b.4. Análisis de discriminante	93
c. Antagonismo	94
c.1. Escala A	95
c.2. Escala B	96
Resultados y discusión	97
a. Estudios cuantitativos	97
a.1. Humedad de las muestras	97
a.2. Longitud del micelio	99
a.2.1. Importancia del largo hifa	102
a.3. Biomasa y respiración	103
a.3.1. Importancia de la respiración	107
b. Estudios cualitativos	113
b. 1. Análisis de las comunidades fúngicas (resultados)	113
b.1.1. Análisis general	113
b.1.2. Análisis de los horizontes orgánicos	122
b.1.3. Análisis de los horizontes inorgánicos	135
b.1.4. Análisis de cada uno de los horizontes	147
b.1.4.1. Análisis del horizonte O ₁	147
b.1.4.2. Análisis del horizonte O ₂	156
b.1.4.3. Análisis del horizonte AC	164
b.1.4.4. Análisis del horizonte II	173
b.2 Análisis de las comunidades fúngicas (discusión)	182
b.2.1. Análisis de los horizontes	185
b.3. Líneas de investigación futuras	191
c. Relaciones entre especies del bosque de <i>Pinus taeda</i>	193

ANTECEDENTES

Adametz en 1886 inició el estudio de los hongos del suelo. Aisló y determinó cepas en los horizontes superiores.

Jensen (1912) clasificó los hongos según su nutrición en saprobios obligados y parásitos facultativos. Sus estudios permitieron establecer que las especies más comunes en el suelo pertenecen a los géneros: *Aspergillus*, *Botrytis*, *Cladosporium*, *Mucor*, *Penicillium* y *Trichoderma*.

Waksman (1917) recopiló datos de aislamientos de distintas partes del mundo, obtenidos por diversos autores. Al observar que especies de *Aspergillus*, *Mucor*, *Penicillium* y *Trichoderma* se repetían en todos los suelos, estableció un orden decreciente de importancia (frecuencia de aparición). La lista quedó conformada de la siguiente manera: *Penicillium*, *Mucor*, *Aspergillus*, *Trichoderma*, *Cladosporium*, *Fusarium*, *Cephalosporium*, *Rhizopus*, *Zygorrhynchus*, *Acrostalagmus*, *Alternaria*, *Verticillium*. Esta lista concluyó en 1917 con el agregado de *Scopulariopsis*, micelio estéril y una o dos levaduras. Fue considerada la flora típica del suelo.

Bisby et al (1933, 1935) trabajaron con suelos de Manitoba confirmando la validez de la lista de Waksman y agregaron los géneros *Mortierella*, *Cylindrocarpon* y *Monotospora*.

En esta época se desarrolló el siguiente concepto: existe una micoflora básica cosmopolita capaz de crecer en el suelo bajo condiciones normales, que es regularmente aislada, esta acompañada por organismos con características fisiológicas especiales los cuales tienen una distribución más compleja y no son aislados regularmente.

A partir de esta idea surgieron los conceptos de *Habitantes del Suelo* (especies regularmente aisladas) e *Invasores* (especies exóticas) los cuales serían más tarde discutidos por Garrett (1938, 1950).

Thom (1928) reconoció grupos funcionales de hongos del suelo:

- 1) Especies que no crecen activamente pero que se encuentran como: esporas, esclerocios u otras formas de resistencia.
- 2) Especies locales, ocasionalmente activas e importantes.
- 3) Especies patógenas capaces de una existencia saprofítica prolongada.
- 4) Especies endémicas.

Thom y Morrow (1937) sugirieron dividir los hongos en dos grandes grupos:

- 1- Organismos comprometidos en la descomposición primaria de los restos orgánicos.
- 2- Organismos capaces de utilizar materia orgánica suspendida en la solución del suelo y los productos solubles de su descomposición.

Ellos aclararon que esta clasificación es teórica ya que ciertas especies pueden pertenecer a ambos grupos

Burges (1939) sugirió un agrupamiento provisional de los hongos del suelo, que incluye parásitos de raíces, parásitos casuales, hongos micorrízicos, parásitos facultativos, saprobios primarios y los verdaderos hongos del suelo (los típicos del azúcar y del humus).

Puede verse que lo que comenzó como una simple enumeración de las especies presentes se va transformando en el estudio de las interacciones entre hongos y los patrones sucesionales en la colonización de la materia orgánica del suelo.

Otras observaciones permitieron determinar que la micoflora varía con: el tipo de suelo, los tratamientos aplicados a él, la cubierta vegetal y la profundidad. Aún así, muchos investigadores consideraron que la micoflora se hallaba uniformemente distribuída.

Harley (1948) aporta una idea novedosa. Señaló que el suelo es extremadamente heterogéneo en cuanto a sus características físicas y químicas y

que esto tiene una gran influencia sobre la distribución y actividad de las especies. Presenta el suelo como un mosaico de microhabitats para el desarrollo microbiano siendo la cantidad y calidad de la fracción orgánica la que determina esta distribución. Los trabajos mas modernos (Swift y Heal 1986) confirman esta idea y esquematizaron al suelo como un conjunto de macroagregados formados por microagregados con las características que muestra la Fig. 1

Garret con sus trabajos realizados entre los años 1938 y 1951 sentó las bases para el estudio ecológico de los hongos del suelo. A partir de estas premisas se intenta caracterizar las asociaciones fúngicas existentes.

En 1938 amplió las ideas de habitantes del suelo e invasores del suelo. Distinguió dos tipos de comportamiento en los hongos que infectan las de raíces y definió como *habitantes del suelo a aquellos hongos facultativos donde el parasitismo es ocasional y como invasores del suelo aquellas especies con habilidad saprofítica baja o nula.*

En 1950 propone el término *Hongos Habitantes de Raíces*, incluyendo en el grupo a las micorrizas y a los parásitos especializados de raíces. Mientras que, los *Habitantes del suelo* incluyen a los parásitos no especializados (facultativos) y a los saprobios obligados.

En 1951 determinó grupos ecológicos fúngicos, considerando para ello la relación con el sustrato y el momento de su aparición en la secuencia sucesional sobre diferentes residuos vegetales. Consideró que pertenecen al mismo grupo ecológico las especies que poseen alguna estrategia particular para la colonización de un determinado sustrato, por ejemplo, alguna actividad bioquímica o fisiológica, o el desarrollo extremo (máximo) de una propiedad fisiológica común a todos los hongos de ese grupo.

En base a esto, los dividió en:

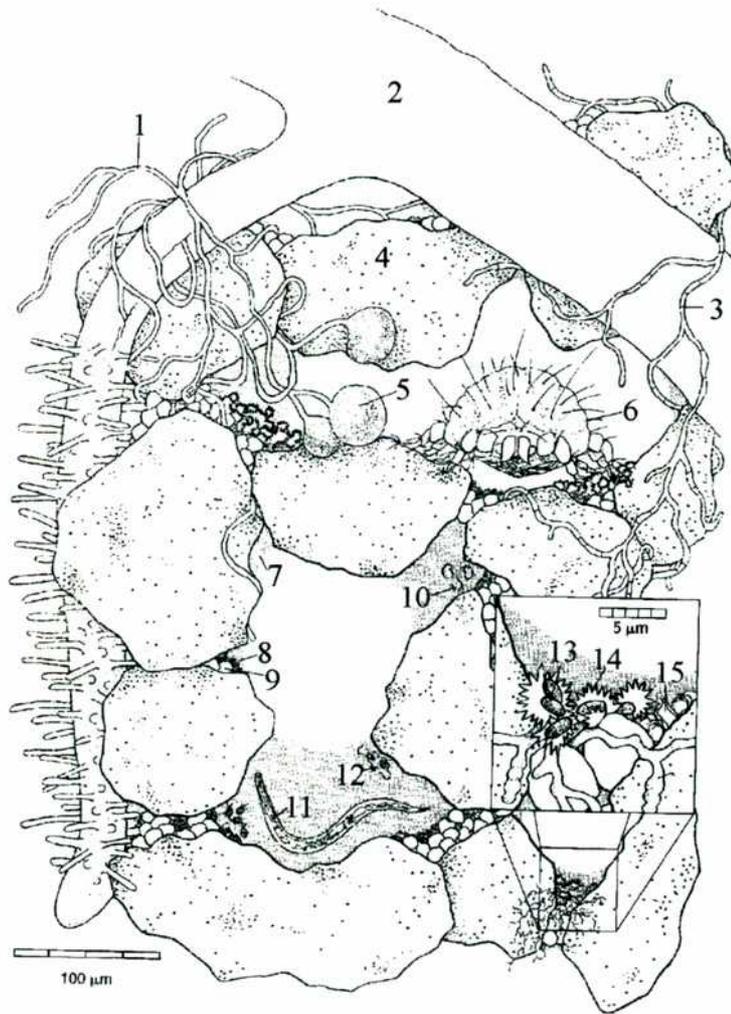


Fig. 1. El suelo como habitat de los microorganismos.

1. Hifas de micorrizas; 2. Raíz, 3. Hifa de hongos saprofiticos; 4. Arena; 5. Espora de micorriza; 6. Hormiga; 7. Agua; 8. Arcilla; 9. Limo; 10. Protozoo ciliado; 11. Nematode; 12. Protozoo flagelado; 13. Bacteria; 14. Materia orgánica; 15. Arcilla.

- a) Hongos saprofíticos del azúcar.
- b) Hongos habitantes de las raíces.
- c) Hongos coprófilos.
- d) Hongos predadores.
- e) Hongos degradadores de la lignina.

Peyrone (1956) utilizando los conceptos usados en fitopatología propuso el agrupamiento de las comunidades, sobre la base de la frecuencia de aparición de especies convenientemente elegidas (usando el método de diagrama de compás para la representación de las comunidades). Sappa (1956) sugirió que las comunidades están caracterizadas por una combinación de especies.

Thornton (1956) trabajó en esta idea y propuso el término "*Patrón de distribución de los hongos del suelo*" para las especies aisladas y ordenadas según un orden decreciente del porcentaje de la frecuencia de aparición. Este patrón cambiaría de un suelo a otro e inclusive dentro del mismo suelo bajo diferentes condiciones (teniendo una gran influencia el tipo de vegetación).

Comparando dos suelos, uno forestal y uno podzólico encontró que las listas de especies eran muy similares pero al realizar los patrones de distribución fúngica, estos revelaron diferencias entre los suelos.

Ninguno de estos conceptos ha sido usado demasiado, pero el concepto de una microflora típica, en suelos bajo tipos específicos de vegetación, ha sido demostrada claramente.

A comienzos de la década del 60 los trabajos de sucesión fúngica sobre restos vegetales comenzaron a tener auge.

Los trabajos de Kendrick y Burges (1962) sobre los hongos asociados a la descomposición de acículas de *Pinus sylvestris* y los de Hering (1965) sobre hojas deciduas, han sido los modelos básicos para trabajos posteriores.

Garrett (1963) estudió los patrones sucesionales de hongos colonizadores

de los tejidos de las raíces.

Hudson (1968) presentó un esquema generalizado de sucesión sobre restos vegetales, el cual fue reafirmado por Hayes (1979) y Frankland (1976, 1981, 1992).

Este esquema sucesional comprende tres estados:

1) Colonización inicial en hoja viva (organismos del filoplano, incluyendo saprobios y parásitos leves).

2) Saprobios primarios comunes (*Cladosporium* sp., *Aureobasidium pullulans* y *Botrytis cinerea*) los cuales son más importantes durante la senescencia de las hojas, quedando algunas especies restringidas a hospedantes específicos.

3) Otro grupo comprende una serie de descomponedores de la celulosa y lignina, Ascomycetes, Hungi Imperfecti y Basidiomycetes denominados saprobios secundarios, que se encuentran en la hojarasca.

Al crearse el IBP (Programa Biológico Internacional) y dentro de éste en la sección dedicada a la productividad de ecosistemas terrestres se comenzó a enfatizar el rol que cumplen los hongos en los ciclos de descomposición de residuos vegetales y su efecto sobre la nutrición de las plantas.

Los estudios del IBP enfatizaron hechos que habían sido vistos durante décadas por los ingenieros agrónomos y forestales. Por ejemplo, la descomposición de la materia orgánica y el reciclaje de los nutrientes en el funcionamiento del ecosistema. Este es un proceso complejo en el cual intervienen los hongos siendo muy importante su papel al comienzo de la descomposición, en la economía de la energía y de los nutrientes en el suelo.

Los estudios de diversidad fúngica fueron reemplazados por los de biomasa y cantidad de micelio. Para resolver este problema fue necesario modificar la metodología ya que la disponible no permitía este tipo de estudio (Parkinson et al.

1971).

Stout et al. (1976) impulsaron las líneas de trabajo en descomposición de los restos vegetales, desapareciendo los trabajos florísticos de hongos del suelo. Se proponen esquemas generales de sucesión en distintos recursos e integran al proceso otros microorganismos logrando explicar la formación de humus (**Fig. 2**)

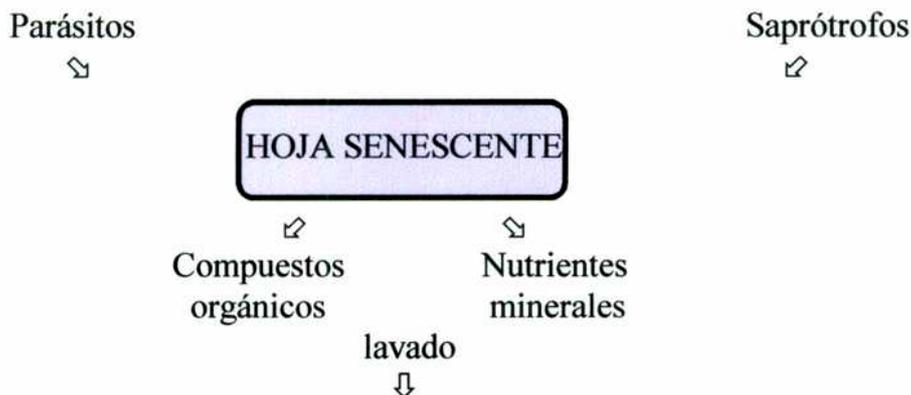
Estudios particulares permiten establecer la secuencia de colonización de determinados sustratos, Frankland (1981) estableció la sucesión en pecíolos de *Pteridium aquilinum*. Rayner y Boddy (1988) realizan un estudio similar sobre madera y Ponge (1991) esquematizó de colonización de la hoja de *Pinus sylvestris* mediante la identificación de las estructuras presentes en pequeñas porciones de suelo. (**Fig. 3**)

En la década del 80' se agrupó a los hongos por su forma de nutrición y por la función que realizaban dentro del ecosistema.

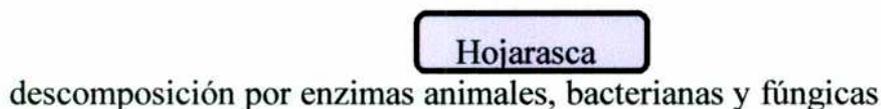
Así Söderström (1980) aisló 60 especies de hongos del suelo de bosque y los separó por la posibilidad de utilizar diferentes sustratos. Encontró que el 85% de las especies utilizaba proteínas, el 58% xilanos, el 52% celulosa y el 38% quitina. Flanagan (1981) tabuló la capacidad de descomponer pectina, almidón, xilanos, celulosa, ácidos húmicos, ácido gálico y madera. Ya anteriormente otros autores encontraron que varios aislamientos de la misma especie varían la capacidad de descomponer pectina, xilano, carboximetilcelulosa (Domsch y Gams, 1969).

Se caracterizó a los habitantes de la madera en descomposición y productores de pudrición blanda como los géneros *Phialophora*, *Chloridium* y *Oidiodendron* (Duncan, 1960; Courtois, 1963) que aparecen en frecuencia relativamente baja en los muestreos de suelo (Harley y Waid, 1955) y se vió que otros géneros como *Chalara*, *Hormiactella*, *Septonema* y muchos basidiomycetes

a) DESCOMPOSICION PRIMARIA POR MICROFLORA Y MICROFAUNA EPIFITA



b) INVASION DE DESCOMPONEDORES EDAFICOS
descomponedores microbianos y animales



c) PARTICULACION DE LA HOJA

Capas superficiales del suelo

Formación de sustancias húmicas
Descomposición y síntesis microbiana
Fijación de nitrógeno
Mineralización (N, P, S)

d) INTEGRACIÓN DE COMPUESTOS ORGÁNICOS E INORGÁNICOS

Micro y macroagregados

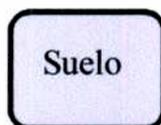


Fig. 2. Representación diagramática del ciclo de descomposición.

- a.** Estado inicial de senescencia, reabsorción y pérdida de nutrientes. Colonización por saprobios epífitos y parásitos. **b.** Estado de hojarasca. Los nutrientes de los residuos vegetales son fácilmente aprovechables. Colonización por las microflora edáfica. **c.** Estado de materia orgánica con pérdida de la estructura del material, rotura por efecto de los artrópodos del suelo. Ciclado de nutrientes. **d.** Incorporación de materia orgánica en forma de humus al suelo.(Stout et al. 1975).

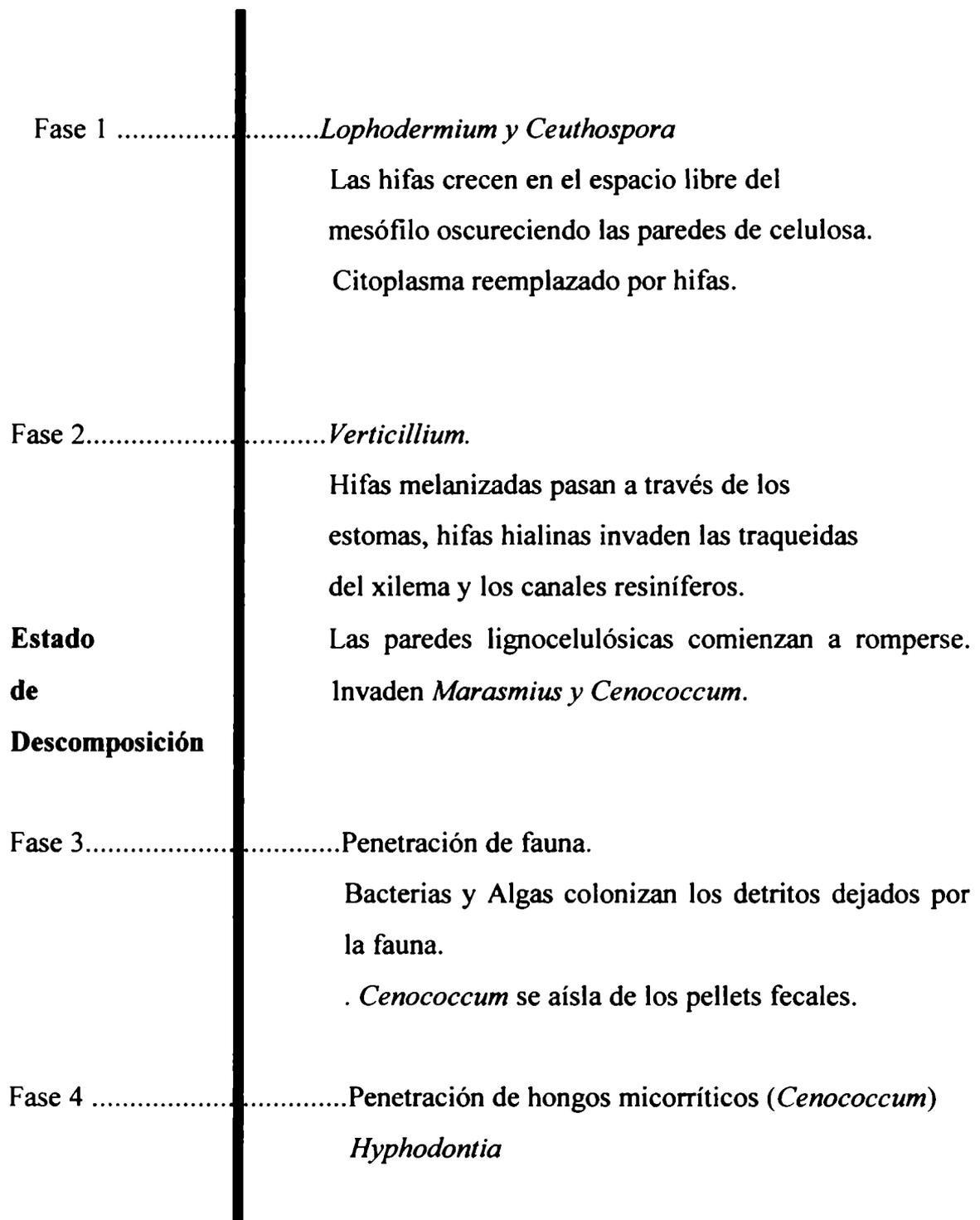


Fig. 3. Esquema de colonización de una hoja de *Pinus sylvestris* (Ponge 1991) por identificación microscópica de las estructuras presentes en pequeñas porciones de suelo.

se encuentran en la madera en descomposición y no son aislados normalmente del suelo. Las actividades de estos hongos en la descomposición de la madera incluye la formación de fenoloxidasas (Holubová-Jechová, 1971) pero su efecto es insignificante si se los compara con los basidiomicetes.

En una revisión de la actividad de los hongos Wainwright (1988) estudió otras capacidades que tienen los hongos del suelo y que le dan ventaja ecológica, particularmente el crecimiento oligotrófico. Esto implica la fijación autotrófica (Ej. *Fusarium*) o anaplerótica del CO₂ (cuando se le agrega pequeñas cantidades de molibdeno). En muchos géneros de hongos, la adquisición de energía se produce por oxidación de compuestos del azufre, nitrógeno, manganeso o hierro (de importancia limitada). A estos organismos se los denomina quimiolitotrófico. Otro grupo combina la eficacia de pequeñas cantidades de fuentes carbonadas con ganancia de energía de oxidaciones inorgánicas y se los considera mixotrofos. La anaerobiosis facultativa es también un fenómeno bastante extendido entre los hongos del suelo que permite separar a un grupo de ellos ya que la mayoría tiene respiración aeróbica.

Tate (1995) determinó que los hongos utilizan una gran cantidad de sustratos incluyendo compuestos volátiles. El rol de estos organismos en los ciclos biogeoquímicos del nitrógeno, azufre y fósforo no ha sido todavía bien estudiado.

Se conoce que los compuestos del nitrógeno, azufre, fósforo, hierro y manganeso pueden ser oxidados y también reducidos por los hongos. La nitrificación llevada a cabo por estos organismos es limitada, así como la denitrificación. La absorción de oxalato por los hongos lleva a la acumulación de calcio y la producción de ácidos por parte de las hifas solubiliza las rocas.

El crecimiento oligotrófico es normal en el suelo mientras que la rizósfera puede ser caracterizada como modicotrófico (Gams, 1992), donde los hongos

heterotróficos obtienen su fuente carbonada desde un sustrato definido descomponiendo la madera, parasitando células o estableciendo simbiosis como las ectomicorrizas.

El crecimiento oligotrófico es distinto al crecimiento con bajas cantidades de nutrientes que es una situación común en la descomposición de la lignina (Bosatta y Berendse, 1984). Estas situaciones deben ser planteadas cuando se quieren interpretar las interacciones de los microorganismos en el suelo.

Otros tres grupos ecológicos de hongos (Gams, 1992) son encontrados normalmente en el suelo, pero para ponerlos en evidencia es necesario hacer medios de cultivos selectivos y/o tratamientos especiales al sustrato. Estos son:

- a) los hongos termófilos
- b) los hongos xerofílicos u osmofílicos y
- c) los hongos nematófagos.

También en la década del 80' otra escuela de investigadores agrupó a los hongos por la forma de crecimiento y estrategias.

El crecimiento vegetativo de los hongos comunes en el suelo se ha estudiado en cultivo, midiendo la velocidad con que se realiza, la longitud del micelio y la intensidad de la esporulación. De la observación de la forma de crecimiento se estableció una serie donde uno de los extremos son los que tienen estrategia " r " con ciclo de vida corto y esporulación abundante como *Penicillium* y *Mucor* que descomponen sustratos fácilmente aprovechables y en el otro extremo están los de estrategia " K " que crecen más lento tienen micelio más persistente, no esporulan en el suelo y atacan sustratos más resistentes. El ecólogo vegetal Grime (1979) **Fig. 4** distinguió tres tipos de estilo de vida determinando por tres facetas o factores ambientales: estrés, disturbio y competencia, a los cuales las plantas responden con adaptaciones estrés tolerante,

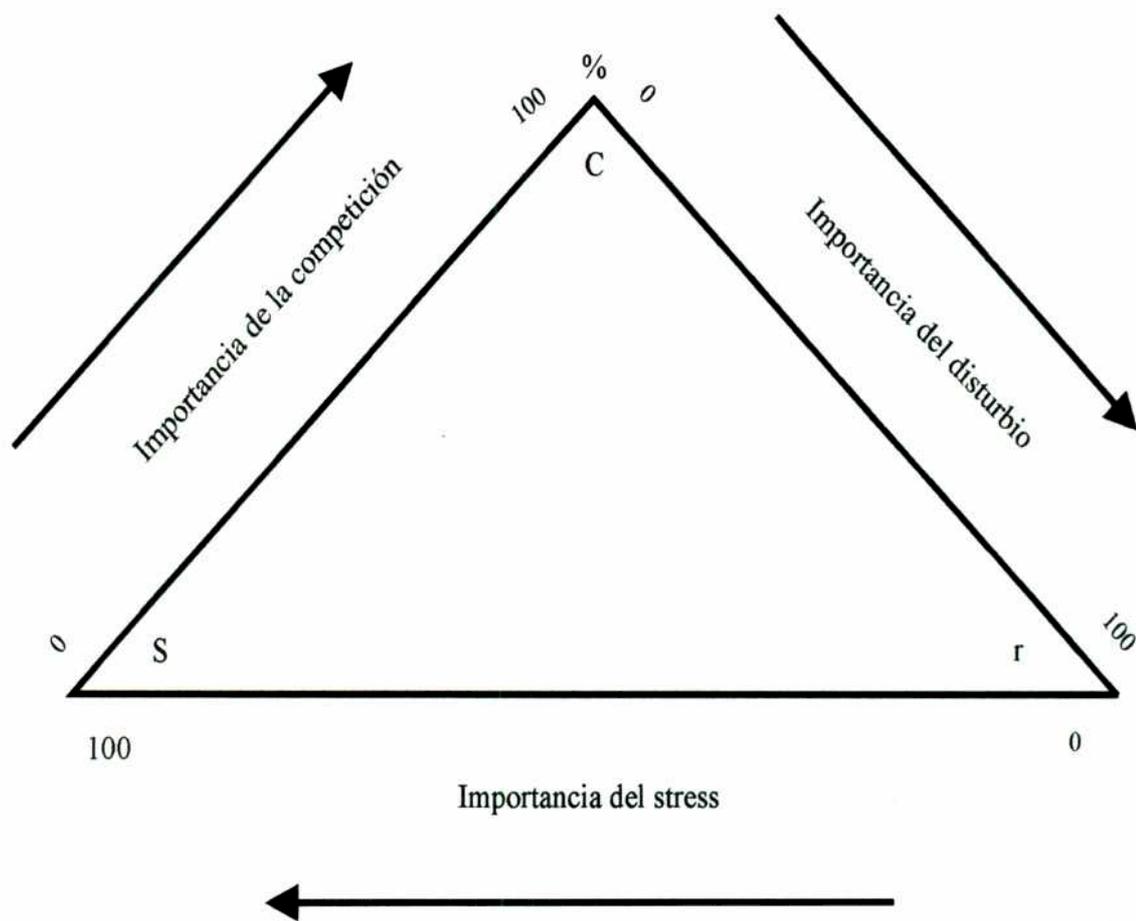


Fig. 4. Adaptación de los ciclos de vida de los hongos al ambiente. "r" ruderales, C competición, S stress tolerante. (Cooke y Rayner, 1984)

ruderales y competitivas respectivamente.

Pugh (1980) y Pugh y Boddy (1988) adaptaron este esquema para los hongos del suelo. Cooke y Rayner (1984) definieron los conceptos que permiten clasificar a los hongos en cada categoría:

Estrés: efecto de larga duración que limita el crecimiento que incluyen muchos factores abióticos como temperaturas extremas regímenes de humedad y valores de pH, efectos antropogénicos de contaminación y xenobióticos. La tolerancia al estrés está correlacionada con la estrategia “ K ”.

Disturbio: efecto rápido, en general de tipo destructivo como el fuego, los animales o el hombre o enriquecimiento del medio como incorporación de hojarasca, de compost, de cebos selectivos para aislamientos, etc. El efecto del disturbio puede actuar a distintas escalas.

La reacción al disturbio es la adaptación ruderal (estrategia “ r ”). Son los hongos que tienen formas de dispersión efectiva, rápida germinación y absorción de nutrientes y rápida extensión del micelio.

Todo esto le permite una rápida captura del recurso. Estos hongos son efímeros no combativos y capaces de utilizar solamente recursos fácilmente asimilables. Tienen ciclo de vida corto y a veces quedan solamente como formas de resistencia (esporas).

Competición: es la habilidad combativa que permite a un organismo a: 1) defender su recurso primario y 2) a capturar sustratos secundarios nuevos para el desarrollo de esta capacidad.

La tolerancia al estrés y al disturbio está menos desarrollada en los hongos del suelo.

Varios parámetros ecológicos se atribuyen a una sola de estas tres categorías. Ellos usualmente afectan el crecimiento en varias combinaciones. Las tres categorías pueden representarse en un triángulo (Cooke y Rayner 1984)

con los extremos situados en los vértices.

Acerca de la clasificación teórica de un organismo es mejor discernir primero la característica morfología del hongo que ha sido seleccionada y luego tratar de colocarlo dentro del esquema. Para entender el comportamiento de muchos hongos usualmente alcanza con distinguir a cuál de las dos primeras estrategias pertenecen (“ K ” o “ r ”).

En la década del 90 Dix y Webster (1995) estableció una clasificación de los hongos según la estrategia emplean para explotar la gran variedad de restos orgánicos. Según la cual los define como:

1) *Especies maleza o descomponedores oportunistas*. Incluye los hongos que utilizan una amplia pero relativamente restringida gama de fuentes carbonadas. Dado que su sustrato es transitorio crecen rápidamente y su ciclo reproductivo es corto.

2) *Especies no maleza*. Incluye la mayoría de los grandes hongos (ej. los basidiomicetes) que crecen en un amplio rango de fuentes carbonadas y presentan una amplia actividad bioquímica.

Debido a problemas metodológicos que impidieron la obtención de datos cuantitativos reproducibles y confiables no se conocen aún las necesidades de energía y nutrientes de los hongos del suelo en determinados lugares.

En los años próximos los estudios estarán enfocados en:

1) obtener métodos rápidos y precisos para la estimación de la biomasa y productividad fúngica.

2) intentar asimilar los datos obtenidos a los de la ecología en general.

Esto último ya es un tema de discusión entre muchos micólogos quienes piensan que los hongos del suelo no son comparables con otros organismos debido a que es: 1) es extremadamente difícil definir un individuo en un micrositio, 2) difícil aislar todos los hongos presentes en cada sitio siendo

infructuosa la aplicación de ideas sobre población y comunidad ecológicas, 3) no se pueden aislar los organismos de los efectos de las perturbaciones naturales y artificiales del sistema (Zak y Rabatin 1997) y que por lo tanto hay que reformular la ecología fúngica.

Antecedentes en la Argentina

En nuestro país, los primeros estudios de hongos de suelo, fueron sistemáticos. Negroni y Negri (1939) y Winitzky (1948, 1952, 1953, y 1957) estudiaron la flora de *Aspergillus*. Varsavsky (1962, 1964, 1965) estudió la presencia de hongos queratinofilicos, Wright et al. (1971), Wright y Marchand (1972), Godeas (1972, 1975), Bertoni et al. (1973), Marchand et al. (1976), Cabral y Kerschen (1977), Gamundí et al. (1977, 1979, 1983, 1987, 1988), Godeas et al. (1977 a, b, 1978), Arrambarri et al. (1981), Arrambarri y Gamundí (1984), Arrambarri y Spinedi (1984), Gamundí y Steciow (1988), Martinez y Godeas (1997) describieron nuevas especies e hicieron floras de distintas regiones del país.

Los estudios ecológicos son más escasos, y se deben entre otros a Godeas (1983, 1992), Cabello (1985), Mac Allister et al. (1990), Martinez et al. (1991), Cabello y Gonzalez Lima (1992), Lima et al. (1994), Chiocchio y Godeas (1996 a,b), Martinez et al. (1998).

INTRODUCCIÓN

La organización del talo de los hongos es modular y de esta organización surgen los atributos ecológicos de estos organismos (Andrews 1991, 1992, 1994; Carlile 1995). Muestran una pronunciada plasticidad genotípica y fenotípica. La habilidad de muchas especies de convertirse en levaduras y formas miceliales (van Den Bossche et al., 1993) y la variación de los estados nucleares desde haploide, heterocariontes y diploide (Raper y Flexer, 1970) son algunos de los ejemplos que confirman esta afirmación. Los hongos crecen como colonias en lugares mas o menos fijos. Mas temprano o mas tarde los nutrientes pasan a ser limitantes creando zonas de escasez alrededor de las colonias (Andrews, 1991). La “elección” del organismo pasa por encontrar un estado inactivo o un estado de dormición que conserve la energía hasta que el medio cambie o crecer y encontrar nuevas fuentes de nutrientes. En este último caso puede adquirir la forma de cordones hifales o rizomorfos aumentando así la superficie de colonización. Alternativa o simultáneamente los hongos pueden formar propágulos (esporas) para colonizar habitats a los cuales no pueden llegar por medio de las hifas (Andrews y Harris, 1997).

La forma del propágulo refleja la estrategia de dispersión (viento, agua, animales, etc) y los mecanismos que le permiten permanecer en estado de dormición en condiciones desfavorables.

Las formas de dormición más comunes son: esclerocios, rizomorfos y clamidosporas, pero los hongos que no forman estas estructuras de reposo pueden tener otros morfotipos que le permiten superar las condiciones desfavorables para el crecimiento.

La activación de las estructuras de resistencia, hifas vegetativas no diferenciadas, esclerocios, rizomorfos, clamidosporas, germinación de esporas sexuales y asexuales, se suprimen por condiciones físicas (agua y temperatura) y/o químicas (pH, sustancias químicas tóxicas o inhibitorias, deficiencias de

nutrientes) desfavorables. La germinación o la formación de estructuras de resistencia también requiere inductores y /o presencia y / o ausencia de temperatura u otros shocks físicos.

El ciclo de vida del organismo se ajusta a través de la selección natural de manera tal que el éxito está maximizado por la activación de las formas de resistencia en condiciones ambientales que favorecen el crecimiento vegetativo y la competición por el sustrato. Durante el crecimiento vegetativo los compuestos carbonados y nitrogenados se tornan escasos o se acumulan productos metabólicos que reducen o detienen el crecimiento.

Las estrategias fúngicas en condiciones desfavorables incluyen:

- a) disminución del metabolismo y del ritmo de crecimiento (estrategia *K*, Andrews y Harris 1986) o conversión de morfotipos a
- b) blastosporas (para explorar y conquistar nuevos sustratos)
- c) formación de esporas asexuales
- d) formación de esporas sexuales
- e) formación de esclerocios o clamidosporas.

La reproducción asexual o sexual involucra la diferenciación de hifas esporógenas, en cuerpos fructíferos y/o en la producción de esporas. La reproducción sexual da nuevos genotipos que serán expuestos a la selección. La esporulación asexual comúnmente involucra un número grande de propágulos pequeños como el mecanismo típico usado por los *r*-estrategas.

El tamaño y las propiedades estructurales (pared gruesa, pigmentación y sustancias de reserva) de las esporas sexuales y asexuales comúnmente refleja las adaptaciones a la dispersión.

Estos propágulos pueden permanecer dormidos por períodos largos de tiempo, dependiendo de las condiciones nutricionales y ambientales a los cuales están expuestos. Bajo fluctuaciones de nutrientes y ambientales la esporulación o

la dormición, puede ser revertida. Ciertas condiciones en que los nutrientes son limitantes, disparan las señales para detener la germinación. La germinación y la esporulación coexisten dando como resultado un ciclo abreviado o microciclo de conidiación. Todas o algunas de estas formas se encuentran en los habitantes del suelo.

ESTUDIOS DE LOS HABITANTES DEL SUELO. METODOLOGIA

METODOS CUANTITATIVOS

Medición de la Biomasa

Existe una amplia diversidad de hongos en los suelos que representan una porción sustancial en la biomasa microbiana (**Fig. 5**).

Los investigadores de hongos del suelo encontraron problemas considerables en los estudios cualitativos y cuantitativos porque los hongos se encuentran en distintos estados fisiológicos y morfológicos (hifas activas, en dormición o muertas, varios tipos de esporas y estructuras de resistencia).

En la década pasada se han hecho una serie de revisiones acerca de los métodos para estudiar hongos del suelo (Parkinson, 1981; Kendrick y Parkinson, 1990; Frankland et al., 1990; Seifert, 1990; Parkinson y Coleman, 1991). Todos estos trabajos enfatizan el problema planteado en el párrafo anterior.

Antes de comenzar el estudio detallado de los hongos del suelo (como de cualquier otro grupo de microorganismos) hay que definir claramente el propósito de este estudio y en consecuencia elegir el método y modificándolo según la necesidad.

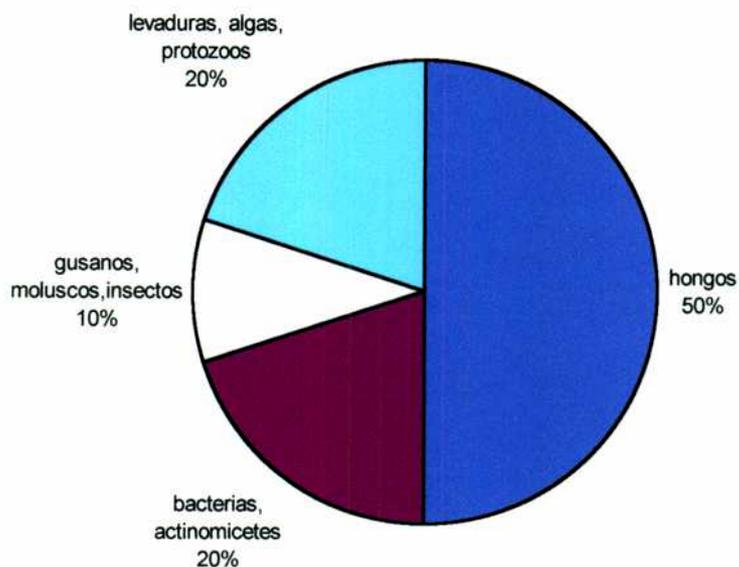


Fig. 5 Composición aproximada de la biomasa del suelo (Schlegel, 1997).

a. Método de la Placa de Agar de Suelo

El método de la placa de agar (Jones y Mollison, 1948) modificado por Thomas et al. 1965), que consiste en diluir una muestra pesada de suelo en una cantidad conocida de agar y realizar con ella placas de volumen conocido para poder cuantificar micelio, se describió para su uso en muestras de suelo (Parkinson 1982) y luego se usó en hojarasca (Frankland et al., 1978; Parkinson, 1982 ; Frankland et al., 1990; Lodge e Ingham, 1991; Frankland et al., 1990). Se realizaron varias modificaciones de este método para estimar biovolúmenes y biomasa en hojarasca y suelo. Las recomendaciones y los comentarios hechos por Frankland et al. (1990) y por Lodge y Ingham (1991) se pueden resumir como sigue:

- 1) La duración y la intensidad del método usado para dispersar el suelo y hojarasca en el diluyente es un factor crítico. Debe ser determinado en experiencias preliminares.
- 2) Es necesario determinar la dilución óptima de las muestras.
- 3) Distintos investigadores recomiendan distintos aumentos para observar las hifas dependiendo del grosor de las mismas.
- 4) El diseño experimental es importante. Frankland et al. (1978) y Lodge y Ingham (1991) han discutido la importancia del número de réplicas de placas de agar suelo, con el fin de poder validar estadísticamente los resultados obtenidos.
- 5) Para convertir el largo hifal en biomasa es necesario primero determinar el diámetro hifal y en cada muestra que esta medida sea realizada en muestras frescas para minimizar el error (Jenkinson y Ladd, 1981).
- 6) La estimación de las hifas vivas debe hacerse observando el contenido celular usando microscopio de contraste de fase (Frankland, 1975; Frankland et al., 1990) o bien tinciones diferenciales.

b. Respiración del suelo.

La respiración microbiana (respiración del suelo) está definida como la absorción de O_2 o la producción de CO_2 por bacterias hongos, algas y protozoos e incluye el intercambio gaseoso del metabolismo aeróbico y anaeróbico (Anderson, 1982).

La respiración es el resultado de la degradación de la materia orgánica. Esta actividad biológica total consiste en la suma de numerosas actividades individuales en la que; la formación de CO_2 , es el último paso de la

mineralización del carbono. En suelos no disturbados (sin adición de nutrientes) hay un balance equilibrado entre los organismos y sus actividades. La respiración producida en ese momento se llama respiración basal.

Supongamos un disturbio, por el agregado de materia orgánica, esto se traduce en un cambio en la respiración del suelo debido a un crecimiento más rápido de los microorganismos y a una mayor mineralización.

Esta respiración está caracterizada por las siguientes fases: inicial, de aceleración; exponencial, de retardo; estacionaria y de decrecimiento (Freytag, 1977). La producción de CO₂ del suelo es así una medida de la actividad biológica total.

La respiración del suelo puede ser medida en el campo (Anderson, 1982; Sakamoto y Yoshida, 1988) y también en el laboratorio (Domsch, 1962; Anderson, 1982).

Las mediciones en el campo tienen error alto debido a la respiración de las raíces por eso son preferibles las realizadas en el laboratorio (Schinner et al., 1995).

Las investigaciones realizadas en laboratorio usan siempre suelo homogeneizado por tamices en condiciones estándar.

Los procedimientos que se pueden usar son los siguientes :

Medida del CO₂ en un sistema cerrado.

Medida del CO₂ en un sistema abierto.

Absorción de O₂ por caída de presión, el cual es usado en este trabajo.

METODOS CUALITATIVOS

Dinámica de la comunidad y esquemas de biodiversidad

Nuestros conocimientos acerca del rol que cumplen los hongos en la descomposición y el reciclado de los nutrientes, muestran muchos interrogantes (Parkinson y Coleman, 1991). Las principales preguntas son:

- 1) que controla el desarrollo de las comunidades fúngicas?
- 2) hay relación entre la riqueza de especies fúngicas y la velocidad de descomposición?
- 3) que significado tiene la biodiversidad fúngica?
- 4) cual es el rol que juega la biodiversidad fúngica y su dinámica en un ecosistema estable y en funcionamiento.

Estas preguntas no son las únicas pero representan áreas críticas actuales de investigación (Freckman, 1994).

Los hongos usualmente colonizan hábitats que son efimeros en el tiempo y heterogéneos en el espacio. De allí que la calidad del hábitat de muchas comunidades fúngicas pueden cambiar rápidamente haciendo variar en corto tiempo el número de especies y la abundancia de las mismas por lo tanto la composición y la densidad de las especies componentes en una comunidad fúngica no es constante, varía con el estado de la comunidad vegetal (Frankland, 1981; Andrews, 1992).

Swift (1976) identifica un componente esencial de la comunidad de descomponedores. Define la unidad de comunidad como las especies que habitan y se interrelacionan en un sistema limitado (Ej: ramas, hojas, etc.).

Actualmente se reconoce que las unidades de comunidad no son unidades

funcionales autónomas debido a que los hongos pueden obtener nutrientes de sustratos subyacentes al explorado, complicando así la definición de comunidad.

Allen y Hoekstra (1992), expresaron que la comunidad debe definirse por propiedades colectivas (distribución de las especies) y por propiedades emergentes (diversidad específica).

a. Riqueza específica

La primera aproximación para caracterizar una comunidad fúngica es hacer una lista de clases y número de especies que se pueden observar o aislar.

Este diseño simple es el primer nivel de descripción de una comunidad, el primer problema que esto plantea es que la lista de organismos obtenidos depende del método de aislamiento usado, el cual puede darnos una visión falsa del problema. El segundo desafío es marcar los límites de la comunidad.

Antes de iniciar cualquier estudio es importante determinar el número de muestreos necesarios para caracterizarla usando de una modificación del método de área mínima (Moravec, 1973), considerando como el número mínimo de submuestras, aquel en que el número de nuevas especies encontradas no aumenta, al agregar una submuestra más.

Christensen (1989) investigó un pastizal de *Artemisia* sp. (sagebrush) estudiando los hongos presentes en los montículos de pasto y entre montículos. Aplicando este método observó que siempre se incorporaban nuevas especies llegando a necesitar mas de 1100 aislamientos en cada lugar para llegar al numero mínimo. Estos resultados sugieren que los esfuerzos requeridos para determinar la diversidad específica de un lugar debe estar enmarcado dentro de un estudio a largo plazo.

Una explicación alternativa a los resultados encontrados por Christensen (1989) es que se muestreó mas de una comunidad y que la comunidad fúngica estaba organizada a un nivel distinto que el de la comunidad de las plantas. Esto fue confirmado por Frankland (1989) que observó que para una planta puede haber numerosas sucesiones de sustrato que se reflejan en la entrada al sistema de varios tipos de materia orgánica.

b. Diversidad y Abundancia.

Un aspecto importante de la comunidad está dada por las especies comunes y las especies raras. Esto es ignorado completamente cuando describimos la comunidad en números y composición de especies.

Los índices de diversidad tienen en cuenta estos valores, que se pierden si sólo se describen en función de su presencia o ausencia. Como estos índices no pueden ser analizados estadísticamente las diferencias entre los índices son subjetivas. Zak (1992) encontró que la distribución de la abundancia de las especies da información valiosa acerca de la comunidad. Diferencias en estos patrones se pueden usar para determinar los factores bióticos y abióticos que afectan la distribución temporal y espacial de las comunidades fúngicas en desarrollo.

Cuando se colectan datos para determinar la abundancia de las especies es necesario la caracterización morfológica de las mismas ya que muchas veces aparecen organismos que no esporulan siendo necesario su separación por características de la colonia.

c. Ordenación y Análisis de Gradientes.

Para simplificar los problemas que traían las descripciones de las comunidades, se consideró a estas como unidades discretas con límites bien definidos, donde los grupos de especies son adyacentes y no integrados. Esto nunca sucede en la naturaleza.

La comunidad así definida es inadecuada para entender y dilucidar los mecanismos que determinan su estructura y organización. Pero es la única posible en la actualidad.

Las especies que la constituyen varían en su respuesta a varios factores ambientales, dando una distribución temporal y espacial de la abundancia a lo largo de un gradiente de determinados factores ambientales.

Los métodos multivariados de ordenación (análisis de componentes principales) son usados por los ecólogos para examinar relaciones espaciales entre especies a lo largo de un gradiente ambiental (Kenkel y Booth, 1992). Estas técnicas permiten examinar variaciones cualitativas y cuantitativas en una determinada comunidad en respuesta a las variaciones multidimensionales de las variables abióticas.

Varios estudios de comunidades fúngicas se han hecho usando este método. Christensen (1969) encontró que el nivel de Ca en la hojarasca y no la vegetación está correlacionada positivamente con la composición de las especies de la comunidad fúngica asociada a bosques de *Pinus*.

Bissett y Parkinson (1979) encontraron que la temperatura, la humedad, el K disponible y el pH son los principales determinantes de la estructura de la comunidad de tres hábitats alpinos.

También observaron que la distribución de las especies dominantes están

muy afectadas por los factores abióticos mientras que los otros taxa están regulados por la actividad de estas especies.

La importancia de las aproximaciones generadas por estos métodos permite hacer preguntas y generar predicciones acerca de como los factores bióticos y abióticos regulan la composición y estructura de la comunidad (Allen y Hoekstra, 1992).

CONTRIBUCION DE LOS HONGOS AL CICLO DE LOS NUTRIENTES

En los sistemas agrícolas y forestales el rol de los hongos saprobios es contribuir al ciclo de los nutrientes y a la dinámica de la materia orgánica del suelo (SOM).

La dinámica de la materia orgánica del suelo está influenciada por los hongos a través de la regulación de la descomposición de los residuos vegetales (Swift et al., 1979; Beare et al., 1992), la producción de polisacáridos (Chenu, 1989) y la estabilización de los agregados del suelo (Van Veen y Kuikman, 1990). En general son buenos descomponedores de todos los polímeros de las plantas.

Estos organismos saprobios poseen hábitos de crecimiento que les permiten desarrollarse en medios pobres en nitrógeno. (Paustian y Schüner, 1987), que incluyen:

- 1) lisis y reasimilación de nitrógeno de las hifas muertas (Levi et al., 1968).
- 2) crecimiento orientado hacia lugares ricos en nutrientes (Levi y Cowling, 1969; St John et al., 1983; Boddy, 1993)
- 3) traslocación de citoplasma hifales desde el micelio viejo a los ápices hifales en lugares pobres en nitrógeno (Cooke y Rayner, 1984)

Las hifas también pueden translocar nitrógeno mineral a sustratos pobres en nitrógeno. La evidencia de esta translocación es indirecta. Siendo la más convincente, la que proviene de la observación de que la cantidad absoluta de nitrógeno, en un sustrato descompuesto, aumenta en los primeros estadios de la descomposición (Berg y Söderström, 1979; Aber y Melillo, 1982 y Holland y Coleman, 1987) y que la cantidad de nitrógeno disminuye cuando se aplica fungicida (Beare et al., 1992).

La biomasa fúngica representa una parte significativa del “pool” de nutrientes en el suelo. El reciclaje de los componentes nitrogenados tiene una consecuencia importante para la SOM.

CONTRIBUCION DE LOS HONGOS A LA AGREGACION DEL SUELO.

Cuando un grupo de partículas del suelo se une entre sí muy fuertemente forman un agregado. Estos agregados pueden tener distinto diámetro (de 0.5 a 5 mm).

Dependiendo del tamaño y de la forma, estos agregados dejan entre sí espacios llamados poros. La distribución relativa de poros y agregados determina la estructura del suelo. Son importantes porque, no solo controlan la erosión sino que facilitan el intercambio de nutrientes y la aireación.

El grado de degradación de un suelo está determinado por el porcentaje de agregados presentes en él. La formación y mantenimiento de estos son el resultado de una estrategia exitosa de manejo (Miller y Jastrow, 1992).

Elliott y Coleman (1988) encontraron que a menos que los compuestos orgánicos que llegan al suelo se incorporen a la estructura agregada del suelo la acumulación de materia orgánica es mínima. Sin la protección física de

agregados estables, la materia orgánica y sus nutrientes asociados se pierden rápidamente vía mineralización y erosión (Elliott, 1986; Beare et al., 1994).

Las sustancias adhesivas que mantienen las partículas del suelo juntas tienen origen orgánico y mineral. En suelos donde la materia orgánica es el agente cementante mayor, varios tipos de sustancias contribuyen a crear los agregados estables del suelo.

La composición exacta del humus no se conoce, pero está caracterizado como una mezcla compleja de productos de condensación de unidades fenólicas, polisacáridos y proteínas. (Fig.6)

La materia orgánica del suelo se considera como una red tridimensional que cubre las partículas minerales y están unidas por distintos puentes electroquímicos (Fig. 5). La fórmula estructural del ácido húmico fue presentada por Shevchenko y Barley (1996).

Los agentes cementantes inorgánicos y orgánicos relativamente persistentes son importantes en la estabilización de microagregados (<250µm diámetro), pero los microagregados se unen formando macroagregados(>250µm diámetro), por una variedad de mecanismos orgánicos (Tisdall y Oades, 1982; Oades, 1984). (Fig 8)

Las hifas de los hongos agregan partículas de suelo y microagregados en unidades más grandes (Gupta y Germida, 1988; Miller y Jastrow, 1990, 1992; Tisdall, 1991, 1994). Los polisacáridos producidos por las bacterias, hongos, y raíces pueden actuar como gomas y adhesivos que unen y estabilizan los agregados menores (Tisdall y Oades, 1982; Oades, 1984; Foster, 1994). Los productos finales de la descomposición de la fracción más resistente de los tejidos de las plantas son el resultado de la acción de bacterias y hongos contribuyentes

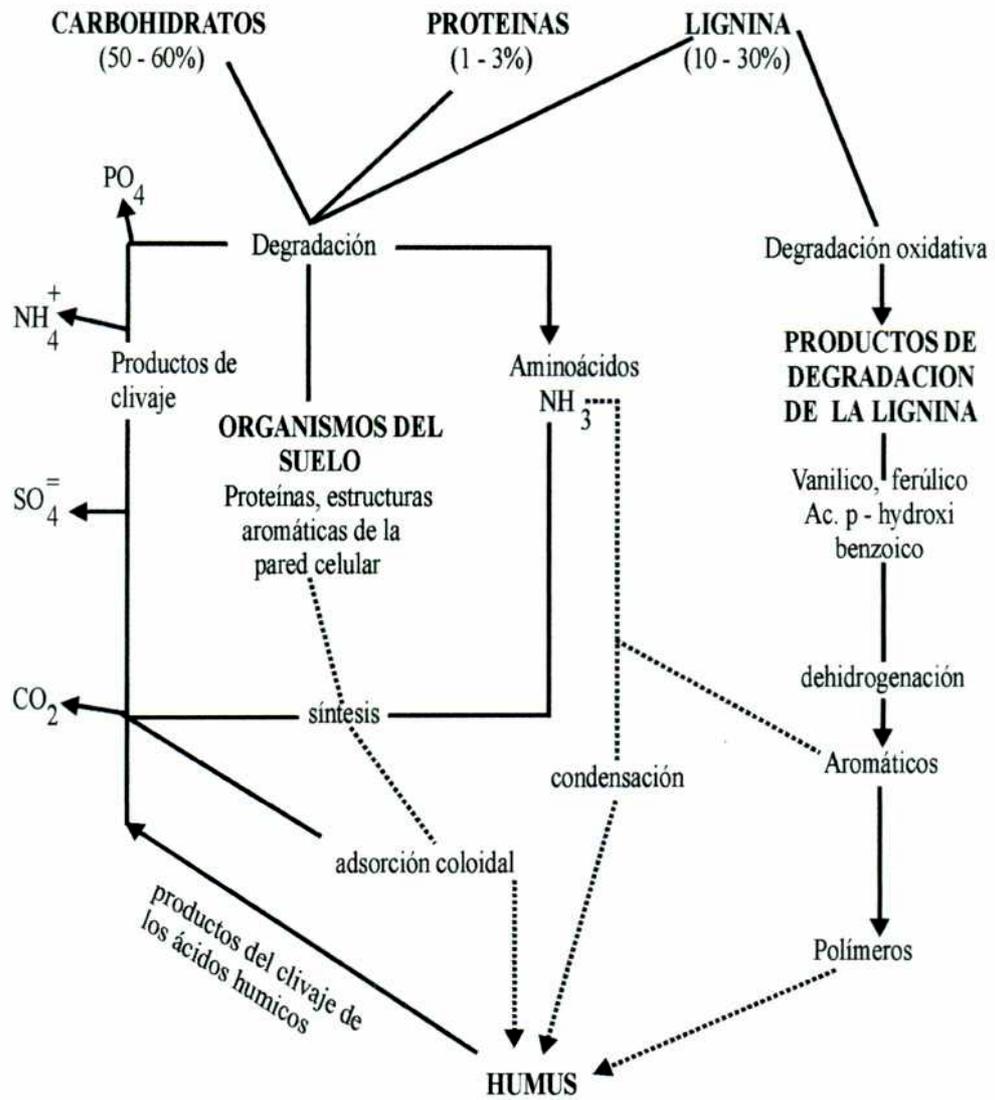


Fig. 6: Degradación de restos vegetales y formación de la materia orgánica del suelo.

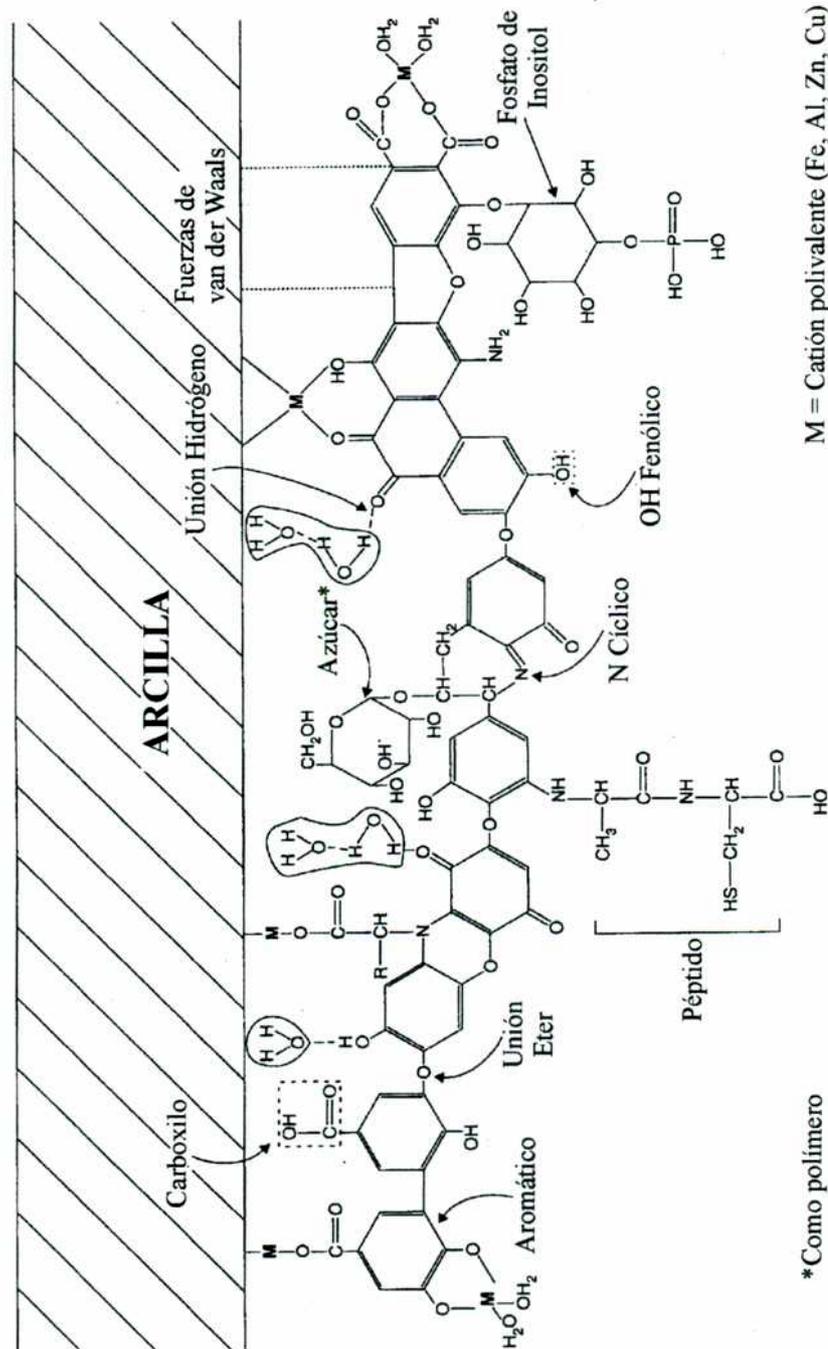


Fig. 7. Modelo hipotético de un complejo húmico – arcilloso en un suelo. La estructura de la masa representa muestra alrededor del 2% del total de la unidad de húmus que tendría un peso molecular $> 10^5$. (adaptado con modificaciones del modelo de Stevenson y Ardakani, 1972).

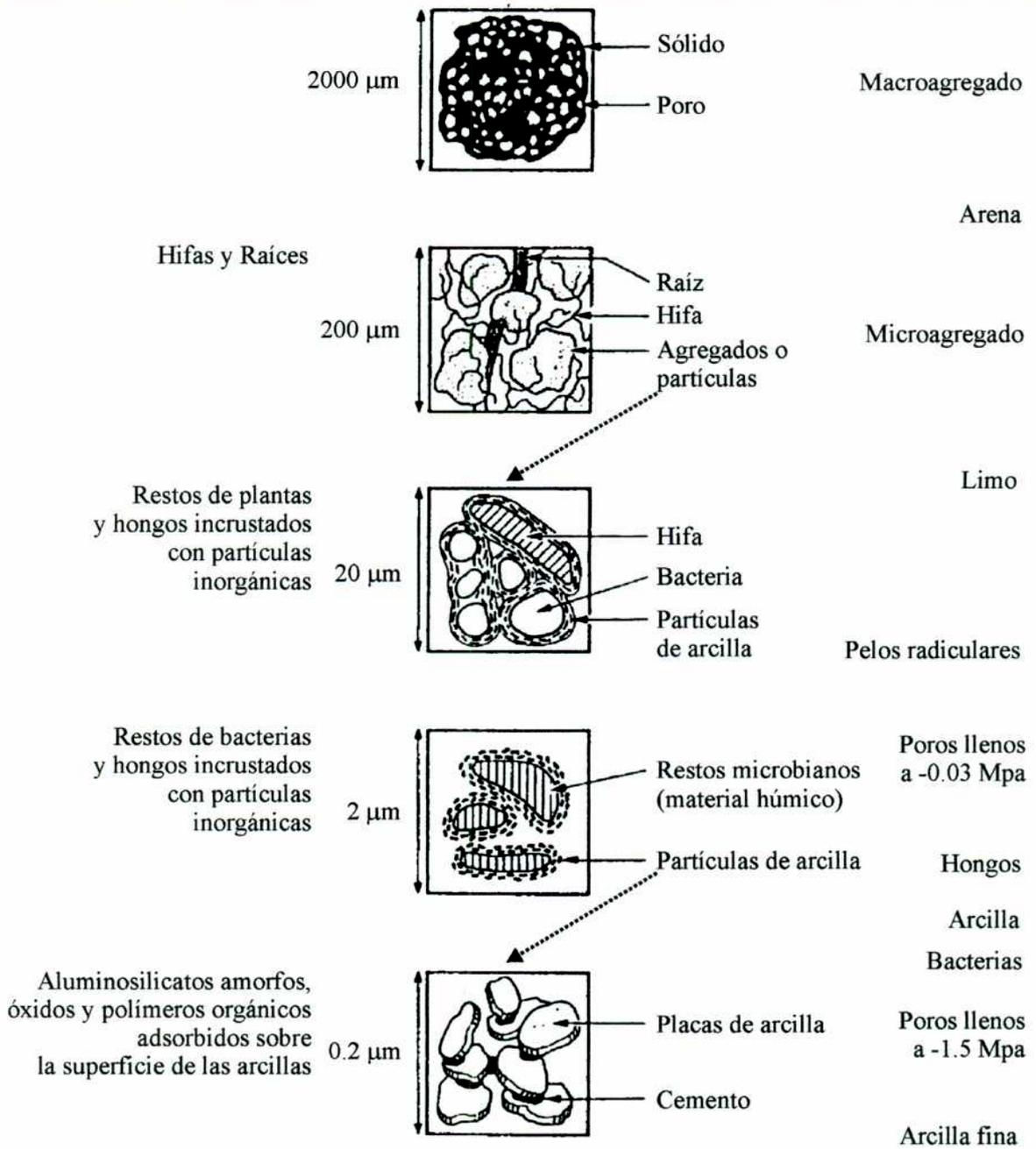


Fig. 8. Modelo de agregación, mostrando los tamaños relativos de los componentes y los mayores agentes cementantes (Adaptados de Tisdall y Oades, 1982).

importantes de la formación de agregados del suelo (Elliott y Papendick, 1986; Beare et al., 1994b; Cambarella y Elliott, 1994).

LOS HONGOS Y LOS BOSQUES

a. Bosques Naturales

Los bosques son usados para recreación, madera, pulpa de papel, u otros productos forestales. Difieren en la diversidad de especies, los hongos asociados, el estado en que se encuentra el bosque, el clima, la estacionalidad y la descomposición de su hojarasca.

Las diferencias en la cantidad de especies vegetales son las que marcan las diferencias entre los bosques. Los hongos que crecen en él están influenciados por las especies vegetales y los disturbios del manejo.

a.1. Incorporación de Nutrientes en Bosques Naturales

La entrada de nitrógeno al bosque se realiza por fertilización y fijación atmosférica, esta influye en la velocidad por la cual los hongos descomponedores reciclan los nutrientes a partir de la materia orgánica. Estos efectos son distintos en los diferentes tipos de bosque.

La velocidad de descomposición de hojarasca varía con el tipo de hojarasca y de bosque. La concentración de nutrientes minerales, el clima, y la abundancia de lignina y otros compuestos recalcitrantes o tóxicos, propios de la hoja ejercen limitaciones que sobre el crecimiento y la actividad de los descomponedores fúngicos (Meentemeyer, 1978; Swift et al., 1979; Aber y Melillo, 1982 y Vogt et

al., 1986).

La baja concentración de nitrógeno en la hojarasca es limitante para el crecimiento de los hongos en los bosques templados mientras que en los bosques tropicales es la disponibilidad de fósforo la que limita el crecimiento de estos organismos (Vitousek y Sanford, 1986). En bosques de *Pinus* en zonas templadas se da la primera situación (Dyer et al., 1990). Otros bosques producen hojarasca fácilmente descomponible que contiene alta cantidad de nutrientes y carbono lábil y bajas concentraciones de compuestos químicos difíciles de utilizar (Marks, 1974; Bazzaz, 1979; Grime, 1979).

La incorporación de nitrógeno por otra vía, como la contaminación acelera la descomposición fúngica de la hojarasca.

b. Bosques Implantados.

Los bosques implantados para la producción de fibra son monoespecíficos y a veces son plantados y cortados en períodos de tiempo corto, usando especies de árboles tales como: pinos, eucaliptos, álamos y abedul. Estas prácticas son comunes en EE. UU. para producir pulpa de papel desde 1950 (Oliver, 1986).

Después del corte se realiza un quemado de superficie para regenerar la plantación. A pesar de que estas prácticas son mal vistas por los ambientalistas, este manejo es un disturbio muy pequeño si los comparamos con el que deben pasar los árboles y sus hongos asociados en los primeros estadios de una plantación. Algunas especies de *Pinus* dependen del fuego para mantener el bosque en buenas condiciones fitosanitarias. (Oliver, 1986).

Los tratamientos previos a la implantación del bosque produce efectos de diferente intensidad en los bosques nativos (Vitousek y Matson, 1984).

Vitousek y Matson (1984; 1985) encontraron que la inmovilización de nutrientes fue más efectiva cuando el suelo quedaba intacto que cuando era removido, previniendo el lavado de nitrógeno. La pérdida de nitrógeno por lavado (Borman y Likens, 1979; Vitousek y Melillo, 1979 y Robertson y Tiedje, 1984) y por denitrificación es mayor en esas últimas condiciones. Esto se explica de la siguiente forma: Los microorganismos que inmovilizan y conservan el nitrógeno mueren y el nitrógeno se mineraliza como consecuencia del disturbio (Marks y Borman, 1972; Vitousek y Matson, 1984, 1985).

El aumento de nitrógeno en los suelos de bosque en algunos casos aumenta la incidencia de patógenos de raíz especialmente de ciertas especies de *Armillaria* (Matson y Boone, 1984) *Fusarium* y *Phytophthora*, en cambio encontraron que aumenta la resistencia de *Tsuga mertensiana* al ataque de *Phellinus weiri* (Matson y Boone, 1984).

RELACION ENTRE MICROORGANISMOS

El suelo es un sitio con limitaciones nutricionales y con situaciones de estrés para las poblaciones de microorganismos, muchos de ellos interactúan para vencer estas dificultades creando asociaciones transitorias. Estas interacciones pueden ser positivas, negativas o neutras.

Muchos científicos (Lewis, 1985; Killham, 1994; Tate, 1995) han definido estas interacciones sobre la base del beneficio mutuo de estas asociaciones. Estas interacciones no pueden ser definidas rígidamente ya que existen muchas combinaciones posibles dentro de los microorganismos del suelo.

Si bien en la **Fig. 9** se muestran todas las interacciones que se pueden encontrar entre microorganismos sólo se desarrollaron aquellas que son más

frecuentes entre los microorganismos del suelo (antagonismo y sinergismo) y que no forman asociaciones estables (simbiosis).

a. Antagonismo

Antagónistas son microorganismos con potencial a interferir con el crecimiento y/o supervivencia de otros, (Chet et al., 1997). Las relaciones antagonistas entre microorganismos en la naturaleza incluyen: parasitismo o lisis, antibiosis y competición. Estos mecanismos son las formas en que actúan los organismos biocontroladores.

a.1. Competición

Keddy (1989) define competición como los efectos negativos de un organismo sobre otro por consumir o controlar el acceso a un determinado recurso que esta limitado en el medio.

Esta definición es importante porque indica que este efecto puede producirse por la utilización total de un recurso o por no permitir el acceso a él, entendiendo como recurso cualquier sustancia o atributo del ambiente que está limitado.

a.1.1. Competición y Estructura de la Comunidad

Desde el punto de vista teórico los hongos son un modelo útil en los estudios de competición porque ellos son parte del sistema de descomposición. Hairston et al (1960) ha puntualizado que los hongos están limitados por la

disponibilidad de nutrientes. Para estudiar competición entre hongos se usa la

INTERACCION

DEFINICION

- | | |
|---------------------|---|
| 1) Mutualismo | Ambos componentes se benefician |
| 2) Protocooperación | Ambos componentes se benefician sin que la cooperación sea necesaria para su existencia. |
| 3) Neutralismo | Ninguno de los dos organismos se beneficia. |
| 4) Comensalismo | Uno se beneficia y el otro no es afectado. |
| 5) Antagonismo | Uno o los dos miembros son afectados |
| a.1. Competición | Una de las especies es limitada por un nutriente. |
| a.2. Amensalismo | Una especie es inhibida por la toxina de otra. |
| a.3. Predación | Ingestión de un organismo por otro. |
| a.4. Parasitismo | Un organismo obtiene nutrientes de un tejido vivo. |
| 6) Sinergismo | Asociación donde las actividades combinadas exceden la suma de las actividades individuales |
| 7) Simbiosis | Asociación estables entre dos organismos o poblaciones en ausencia de cambio ambientales |

Fig. 9. Diferentes tipos de interacción biológica (en términos de beneficio) que pueden ocurrir entre microorganismos (Killham ,1995) sustratos descomponibles, o espacio en el rizoplaneo.

Hairston et al (1960) ha puntualizado que los hongos están limitados por la disponibilidad de nutrientes. Para estudiar competición entre hongos se usa la serie de reemplazo de Wit (1960).

Las series de reemplazo de Wit involucran competidores potenciales creciendo a diferente densidad relativa (pero a la misma densidad absoluta). En condiciones controladas y comparando los campos al final del experimento.

Estos experimentos han sido criticados debido a que no tienen en cuenta los cambios en la densidad absoluta (Shearer, 1995), pero este método es útil porque permite comparar el éxito en la competición de 2 especies de plantas en diferentes condiciones (Firbank y Watkinson, 1990).

Usando esta idea se pudo manipular el número de esporas de las especies de *Trichoderma* en una matriz de arena y permitir a los hongos competir por la hojarasca (Widden, 1984; Widden y Hsu, 1987). Al final del experimento se midió el éxito de las distintas especies de colonizar y crecer en la hojarasca.

Las diferencias que existen cuando este método se aplica a los hongos en cambio de plantas son:

- a) se conoce el número de esporas iniciales.
- b) no se conoce la biomasa al final del experimento.
- c) no se puede hablar de densidad pero si se puede saber si el substrato está totalmente colonizado.
- d) no se saben cuantas generaciones han pasado.
- e) tampoco se puede distinguir si la competición es por nutrientes o por energía (Widden, 1997)

Sin embargo cuando comparamos las habilidades de los hongos para competir en diferentes condiciones ambientales, el hecho de no tener datos de

biomasa no es importante aunque no permite determinar coeficientes de competición. Wardle et al. (1993) determinaron que la cantidad de inóculo inicial tampoco importa para estos experimentos. Es interesante destacar que a través de este mecanismo de competición se puede estudiar el establecimiento de distintas poblaciones en condiciones controladas

a.1.2. Mecanismos de la competición fúngica.

a.1.2.1. Por utilización de sustrato y competición por explotación

La explotación por competición ocurre cuando dos o más organismos requieren el mismo recurso y de acuerdo a la teoría el organismo que usa más eficientemente el recurso competirá más eficientemente por ese recurso (Tilman, 1982). En el caso de los hongos muchas veces nos referimos a sustratos complejos tales como, parte de plantas muertas o animales como recursos.

Garrett (1963) sugiere que el primer grupo de colonizadores que alcanza un sustrato, tal como una hoja muerta, carecen de enzimas para usar carbohidratos complejos, tales como almidón, celulosa y lignina. Estos hongos necesitan altos niveles de habilidad saprofítica competitiva correlacionada con la habilidad de crecer rápidamente a partir de la germinación de las esporas. Tienen un sistema muy versátil de enzimas y son capaces de inhibir otros organismos produciendo antibióticos. Un amplio espectro de enzimas hidrolíticas son importantes en la habilidad competitiva de estos organismos.

Gochenaour (1978) describe en los hongos del suelo, a especies tales como *Penicillium*, *Trichoderma*, *Oidiodendron* y *Mortierella* como descomponedores oportunistas con una amplia tolerancia ambiental, porque producen un gran

número de propágulos, que quedan en el suelo por períodos largos y que germinan en cuanto el recurso está nuevamente disponible.

Estos hongos pueden ser clasificados como hongos con alta habilidad competitiva dentro del esquema de Garrett (1951). El análisis de las habilidades enzimáticas indican que mientras *Penicillium* y otros miembros de las Moniliaceae tienen amplio espectro de actividades enzimáticas, los hongos típicos del azúcar como los miembros de las Mucorales son más pobres en su posibilidad de degradar hidratos de carbono complejos (Gochenaur, 1984).

Entre estos hongos del suelo podemos establecer dos grupos. Uno con hongos tales como especies de *Mortierella* y *Mucor* las cuales son capaces de usar sólo hidratos de carbono simples y las especies de *Trichoderma* que pueden usar un amplio rango de carbohidratos.

En la discusión de la colonización de sustrato es más útil pensar en la captura del recurso y la explotación por competición.

Cooke y Rayner (1984) describen la captura primaria del recurso como “el proceso de ganar en el acceso inicial y ejercer influencia sobre el recurso disponible”. Una vez que el recurso es capturado por un hongo, cualquier organismo que quiera tener acceso a él debe ser capaz de reemplazar al colonizador (captura secundaria del recurso).

Robinson et al. (1993) determinaron que en la colonización de paja estéril, *Mucor hiemalis* es el hongo del azúcar que crece más rápido pero no puede utilizar celulosa. *Chaetomium globosum*, crece más lento y degrada celulosa mientras que *Agrocybe gibberosa* y *Sphaerobolus stellatus* crecen lentamente y pueden utilizar celulosa y lignina como sustrato.

La captura primaria del recurso en competición es predecible por la velocidad de crecimiento. *Mucor hiemalis* siempre coloniza el sustrato primero que sus competidores. Una vez que el sustrato está colonizado o los

basidiomicetes reemplazan a *M. hiemalis*, o lo hace *Ch. globosum*, *M. hiemalis* es un buen colonizador al comienzo de la captura del recurso, pero no es capaz de controlar el recurso en la competición con otro hongo más combativo.

Mucor hiemalis exhibe una estrategia ruderal capturando el recurso rápidamente y esporulando rápido antes de su reemplazo por un hongo más combativo.

a.1.2.2. Competición por interferencia

Hay muchos ejemplos en la literatura sobre todo de experimentos duales en cultivos (Shearer, 1995) en que se demuestra la habilidad de los hongos de interferir unos con otros. Tales interferencias pueden ser física involucrando contacto hifal directo (Rayner y Tood, 1979) o puede haber producción de compuestos que son efectivos a distancia deteniendo el crecimiento hifal o involucrando sistemas de lisis en la hifa de algún componente del par (Dix y Webster, 1995).

a.1.2.2.1. Interferencia física

Cuando los hongos crecen en agar se observó que pueden interferir unos con otros de diversas formas. Rayner (1978) y Rayner y Tood (1979) han descrito varios tipos de interacciones que ocurren entre hongos de la madera. En un extremo están los que no tienen reacción mientras que en el otro extremo de la interacción hay una inhibición mutua, presumiblemente como resultado de inhibidores químicos del crecimiento (amensalismo).

Las interferencias físicas pueden formar barreras hifales (zonas más

densas) en el punto de contacto, el sobrecrecimiento de una de las colonias o la formación de enrollamientos (parasitismo).

Esto se puede observar tanto en cultivos duales en el laboratorio como en la naturaleza.

a.1.2.2.2. Interferencia química (Amensalismo)

Debido a la importancia de los hongos en la producción de antibióticos hay una extensa bibliografía sobre metabolitos fúngicos que pueden tener efecto microbiano y que por lo tanto están involucrados en problemas de competición (Wicklow, 1982; Gloer, 1995). Sin embargo existe poca evidencia que estas sustancias producidas en el suelo estén involucrados en problemas de antagonismo.

El trabajo que apunta a esto es el realizado por Wright (1956) que demostró que *Gliocladium virens* puede controlar a *Trichoderma* por producción en concentraciones efectivas de gliotoxina.

Muchos patógenos de las plantas requieren nutrientes exógenos para que el ciclo germinación, penetración e infección se complete (Baker y Griffin, 1995). La competición por factores nutricionales limitantes, principalmente carbono, nitrógeno e hierro puede ser importantes en el control biológico de los patógenos de suelo de las plantas.

a.2. Amensalismo o antibiosis

Handelsman y Parke (1989) restringieron la definición de antibiosis a

aquellas interacciones que involucran a compuestos difusibles de bajo peso molecular o antibióticos producidos por un microorganismo y que inhiben el crecimiento de otro. Esta definición excluye a las proteínas y enzimas. Baker y Griffin (1995) amplían esta definición a la inhibición o destrucción de un organismo por la producción de un producto metabólico de otro. Incluye pequeñas moléculas volátiles tóxicas y enzimas líticas.

De lo expuesto anteriormente se puede concluir que en realidad existe un continuum de posibilidades donde es muy difícil fijar el límite de uno con respecto al otro.

a.3. Predación

En el ambiente del suelo, la predación se toma en forma amplia incluyendo la presión que ejercen la micro y mesofauna sobre los hongos de acuerdo a :

- a. la palatabilidad del micelio
- b. la selección que ejercen sobre un determinado micelio. Involucran mecanismos defensivos en los hongos ya sean mecánicos o químicos.
- c. los microorganismos fungívoros que pueden actuar como agentes de dispersión ya sea a través de las esporas adheridas a ellos o por ingestión de las esporas del hongo (Shaw, 1992).

a.4. Micoparasitismo

Micoparasitismo esta definido como el ataque al talo fúngico seguido de la

utilización de los nutrientes por el parásito.

Barnett y Binder (1973) dividen al micoparasitismo en:

- 1) Micoparasitismo necrotrófico (destrutivo) el cual resulta en la muerte y destrucción de uno o más componentes del talo.
- 2) Parasitismo biotrófico (balanceado) en el cual el desarrollo del parásito es favorecido por la estructura viva mas que por el organismo muerto.

La diversidad de la flora fúngica y sus variaciones sucesionales se halla influida por los distintos procesos que tienen lugar en el suelo, uno de los cuales es el micoparasitismo. Esta interacción ha sido estudiada mayormente para sistemas donde uno de los organismos involucrados es un patógeno de plantas y utiliza esta propiedad del sistema en beneficio de las plantas sobre todo de aquellas especies cultivadas y susceptibles al ataque de patógenos.

Los diversos procesos antagónicos que tienen lugar son el origen de la desaparición de numerosas especies pedobiológicas, de la mayor parte de los microorganismos patógenos para el hombre y es también el origen de la limitación de la expresión de los organismos fitopatógenos.

Son numerosos los estudios de la microflora del suelo que han demostrado una acción efectiva de diversos microorganismos (hongos, bacterias, etc.) frente a otros.

Sanford y Broadfoot (1931) hallaron veintiún especies aisladas del suelo que podían anular o disminuir la capacidad de infección de *Ophiobolus graminis* agente productor del "pitin" del trigo.

Marchionatto (1942) y otros investigadores demostraron que distintas especies de *Trichoderma sp*, pueden influir sobre la virulencia de varios fitopatógenos, mediante la producción de toxinas o por hiperparasitismo, por ejemplo sobre uno de los agentes del damping off (*Rhizoctonia solani*).

Wood (1951) y Newhook (1951) realizaron cultivos de hongos enfrentados

en cajas de Petri e inocularon esporas sobre hojas esterilizadas y sobre hojas adheridas a la planta con el fin de hallar organismos antagonistas de *Botrytis cinerea* agente de la podredumbre de la lechuga.

Rishbeth (1952) estudiando la distribución de la enfermedad de las raíces de pino debida a *Fomes annosus* vió que los ataques de este hongo eran importantes en ciertos suelos alcalinos pero raros a leves en suelos más ácidos donde las raíces son colonizadas por *Trichoderma viride*.

Halkilahti (1964) vio que la infección del trébol por *Sclerotinia trifoliorum* es más severa en un suelo parcialmente estéril que en un suelo no estéril donde el ataque es frecuentemente reducido por la microflora saprofítica, el encalado que la aumenta disminuye notablemente la infección.

Joffe (1966) encontró que en plantaciones de cítricos en Israel, *Fusarium solani* se hallaba ausente en la mayor parte de los suelos donde *Trichoderma viride* es abundante y cuando éste está ausente *F. solani* se instala fácilmente.

Manka (1975) propone un método para evaluar la influencia de las comunidades de microorganismos, particularmente las comunidades fúngicas sobre el desarrollo de los fitopatógenos en un ambiente dado.

Purkayastha y Bhattachalya (1982) realizaron experiencias sobre plantas en laboratorio con la micoflora antagónica de *Colletotrichum corchori*, a fin de hallar un mecanismo de control biológico de la “antracnosis del yute”, producida por éste, que fuera más efectivo que el control químico.

b. Sinergismo

Se considera sinergismo cuando dos organismos o factores ambientales, que actúan simultáneamente, producen un cambio mas grande que la suma de

cada uno de ellos.

Se considera sinergismo en los hongos del suelo a la interacción interespecifica que aumenta la velocidad de descomposición de un determinado sustrato. Se pone de manifiesto cuando se co-cultivan y pueden degradar polímeros de plantas que solos no pueden hacerlo o que lo realizan en bajo grado, el sinergismo aumenta la velocidad de descomposición de madera (Hulme y Shields, 1975; Blanchette y Shaw, 1978), hojas (Dix y Simpson, 1984), papel de filtro (celulosa) (Deacon, 1985) y la velocidad de defenolización de lignina industrial.

En estas asociaciones la velocidad de la hidrólisis de la celulosa aumenta porque las celulasas son enzimáticamente inducidas. Están reguladas por glucosa y otros carbohidratos por un mecanismo de feedback.

La producción de celulasas cesa si los niveles de glucosa son altos pero si los productos de la hidrólisis de la celulosa la utilizan otros microorganismos la cantidad de glucosa no alcanza los niveles críticos y la producción de celulasas continúa.

Se demostró experimentalmente que la velocidad de celulólisis puede aumentar en una comunidad mixta, debido a la interacción complementaria entre las glucanasas extracelulares del complejo celulasa de distintas especies.

Wood (1969) demostró que cuando la celobiohidrolasa de *Trichoderma koningii* o de *Fusarium solani* se mezcla con filtrado de cultivos de hongos celulolíticos débiles o que poseen solamente actividad endoglucanasa aumenta la hidrólisis de las fibras de algodón .

El sinergismo es mayor entre celobiohidrolasas y endoglucanasa de diferente origen cuando los organismos son capaces de completar la hidrólisis de la celulosa (Wood 1980).

OBJETIVOS

Los objetivos de este trabajo son:

- 1) Caracterizar la flora fúngica del suelo del bosque de *Pinus taeda*.
- 2) Describir en función de sus frecuencias, las comunidades en cada uno de los horizontes, utilizando métodos multivariados de ordenación. Determinando los parámetros que determinan la distribución de las especies.
- 2' Describir en función de las frecuencias de las especies las comunidades que caracterizan los horizontes orgánicos, minerales, utilizando ...
- 2'' Describir en función de las frecuencias de las especies las comunidades que caracterizan las estaciones en cada uno de los horizontes orgánicos y minerales .
- 2''' Describir en función de las frecuencias de las especies las comunidades que caracterizan las estaciones en cada uno de los horizontes.
- 3) Determinar la colonización del suelo por micelio correlacionándola con parámetros del suelo.
- 4) Establecer las relaciones entre los organismos del suelo y un patógeno vegetal aislado en el lugar.
- 5) Determinar la actividad del suelo correlacionándola con la biomasa fúngica.

MATERIALES Y

MÉTODOS

CARACTERIZACION DEL LUGAR DE MUESTREO

a. Ubicación Geográfica

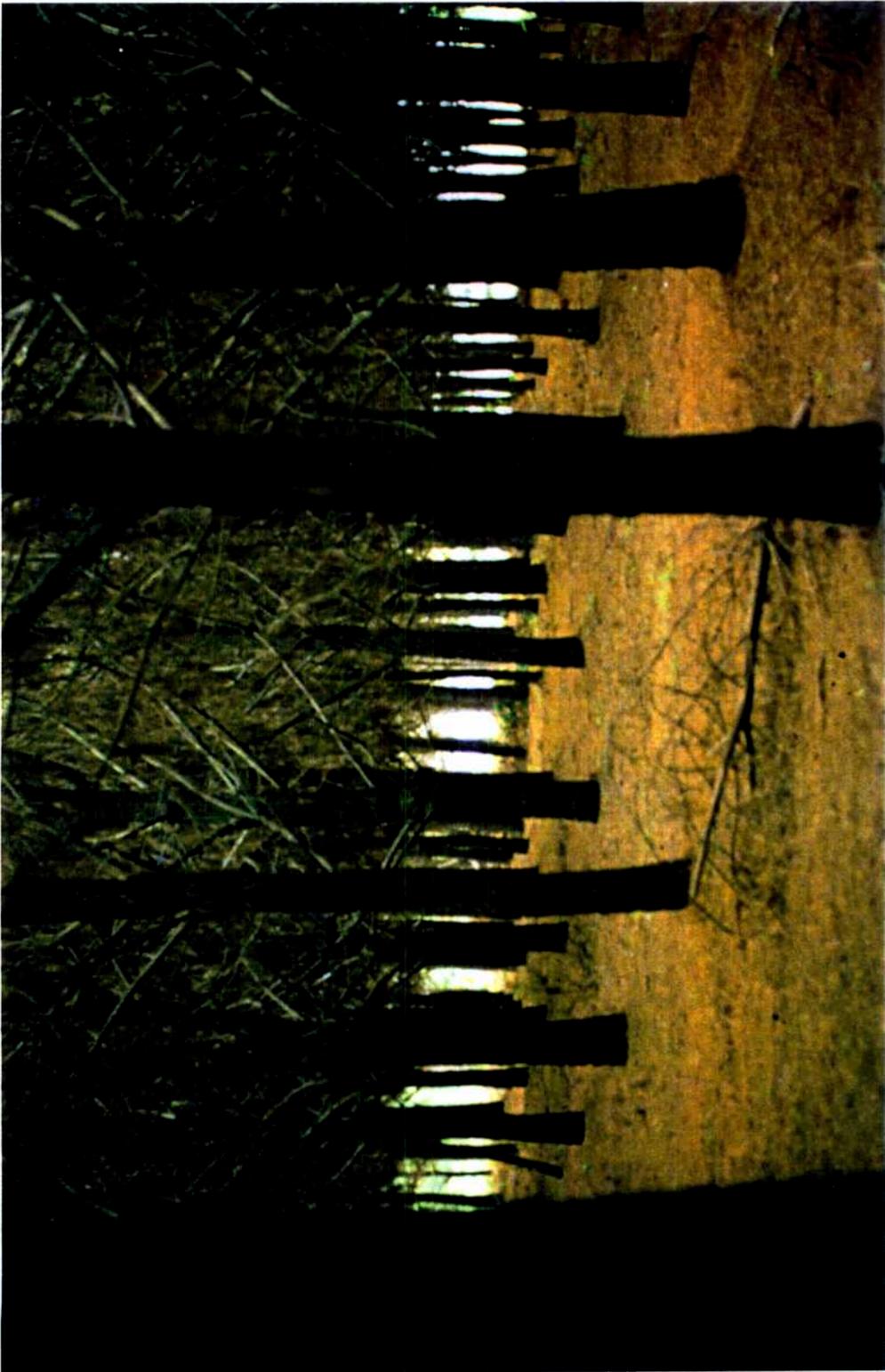
El área en estudio es una isla del delta inferior del Paraná situada sobre el río Paraná de Las Palmas, cerca de la confluencia de los ríos Paraná y Uruguay, entre las Provincias de Entre Ríos y Buenos Aires a $58^{\circ} 57' W$ y $34^{\circ} 09' S$ donde se encuentra ubicada la Estación Experimental Agropecuaria, INTA - Delta del Paraná. Sobre el albardón se encuentra una plantación experimental de *Pinus taeda* identificada como "Ensayo de semilla", que fue implantada en el año 1966. (Lam. 1)

b. Geomorfología

El Delta del Paraná constituye una unidad geológica de composición uniforme en cual por su estructura, caracteres de simetría, control tectónico de fallas morfología y apoyo en el estuario del Río de Plata, se clasifica como Alaucodelta o Delta lineal (Borrello 1968).

c. Clima

El Delta de la Provincia de Buenos Aires posee clima subtropical marítimo, con pocas heladas en invierno y lluvias todo el año. Debido a la influencia de los ríos de La Plata y Paraná, el clima se hace más moderado resultando ser dentro de la provincia de Buenos Aires la región con menos número de días con posibilidad de heladas (Papadakis 1980).



Las características más importantes son:

Temperatura media anual: 16.1 °C

Temperatura máxima media anual: 22.2 °C

Temperatura mínima media anual: 9.9 °C

Precipitación anual promedio: 999.5 mm.

Frecuencia media de días con lluvia en el año: 54

La **fig. 10** muestra la variación de la temperatura y precipitación durante el tiempo de muestreo.-

d. Fitogeografía

La provincia de Buenos Aires se halla situada fitogeográficamente en la Región neotropical, en su extremo norte sobre la ribera del Río de La Plata se halla un estrecho apéndice de la Provincia Paranense perteneciente al Dominio Amazónico (Cabrera 1968).

e. Suelo

La textura del suelo varía de limo-arcillosos a arena muy fina. Son suelos alóctonos de sedimentación, en general fértiles pero compactos y mal aireados, pobres en calcio, pero que permiten en general el crecimiento vegetal (Burkart 1957).

Son de llanura baja y muestran la combinación de tres tipos:

- 1) Los de los albardones que bordean las islas, formados por capas aluvionales superpuestas.
- 2) Hacia adentro de la isla adquiriendo caracteres de Gley Húmico.-

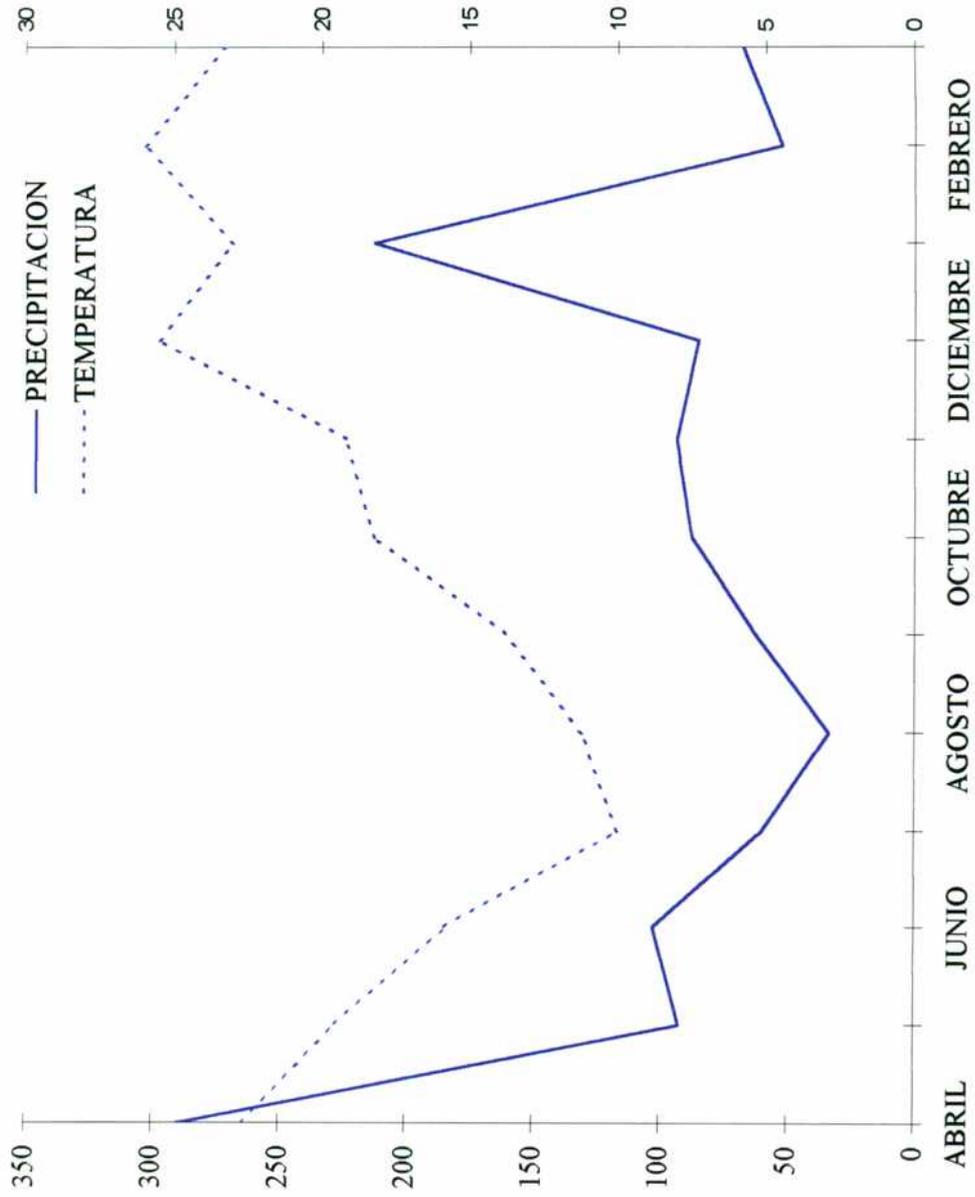


Fig. 10. Variación de la temperatura (°C) media mensual y precipitación (mm) durante el período de muestreo.- Los datos fueron tomados en la Estación Experimental INTA Delta.-

3) En la depresión central por el depósito de restos vegetales en descomposición anaerobia son semipantanosos (suelos negros anegados). Constan de una cubierta orgánica parcialmente descompuesta sobre un horizonte gris azulado del Gley (Cappannini 1968).

e.1. Características Físicas del Suelo

Se realizaron análisis mecánicos del suelo para determinar el porcentaje de los distintos tamaños de partículas, con el fin de poder ubicar dentro del cuadro de texturas (Soil Survey Manual Handbook 18 1951) la correspondiente a cada horizonte.

En la **tabla 1** se observan los resultados del análisis granulométrico de los distintos horizontes minerales en que fue dividido el perfil. De los resultados obtenidos se ve claramente que se trata de diferentes capas que han sido depositadas por el río.

e.1.1. Humedad del Suelo (Variación vertical y estacional).

Se tomaron muestras de cada horizonte, las que se llevaron a estufa de 105 °C hasta peso constante. Por diferencia de peso se calculó el porcentaje de agua que contenía cada horizonte. (**Tabla 2**)

Horizonte	Arena (%)	Limo gr. (%)	Limo fin. (%)	Limo (% TOT.)	Arcilla (%)	Textura
AC	14	25	25	50	36	Fc.Ar.Limoso
II	6,7	57	10,4	67,4	25,9	Frc.Limoso
III	10,2	42,2	23,8	66	23,8	Frc.Limoso
IV	82,3	10,1	2,5	12,6	5,1	Areno-Frc.

Tabla 1. Análisis Físico del Suelo.

Muestra	Otoño		Invierno		Primavera		Verano	
	Humedad	Desv est.	Humedad	Desv est.	Humedad	Desv est.	Humedad	Desv est.
O1	21.63	± 0,640937	16.57	± 1,155725	12.97	± 0,564269	12.64	± 1,017988
O2	71.61	± 1,292834	69,04	± 4,278427	57,84	± 6,18101	30,39	± 1,823312
AC	26,61	± 1,509242	25,42	± 1,22277	20,54	± 0,274704	19,14	± 0,829781
II	20,07	± 0,697979	19,48	± 0,987983	13,86	± 1,434262	12,07	± 0,80098

e.2. Características Químicas del Suelo

Se tomaron muestras de cada horizonte, las que fueron enviadas al laboratorio de Análisis Agropecuarios de la Sociedad Rural Argentina para un análisis químico completo.

Los resultados del análisis químico del perfil figuran en la **tabla 3**.

Los resultados de la determinaciones químicas de los horizontes estudiado en la diferentes estaciones del año figuran en la **tabla 4**.

e.2.1. Materia Orgánica, Nitrógeno, pH del Suelo (Variación vertical y estacional).

De los horizontes en estudio se tomaron muestras y se enviaron para su análisis al laboratorio de Análisis Agropecuarios de la Sociedad Rural Argentina, para determinar la variación estacional del contenido de Materia Orgánica, del Nitrógeno, del pH del suelo.

Los datos obtenidos se muestran en la **tabla 4**

La materia orgánica es mas alta en le horizonte O₁ disminuyendo en profundidad, mientras que el porcentaje de nitrógeno es mayor en el O₂. ;o que permite un mejor desarrollo de los microorganismos.

El pH se mantiene mas o menos constante a lo largo del año en cada horizonte. Siendo menor en los horizontes orgánicos esto posiblemente se deba a la composición química de las acículas. Mientras que en los horizontes minerales aumenta considerablemente debido a la gran proporción de partículas coloidales las cuales permiten un gran intercambio catiónico con la solución del suelo.

Análisis	Horiz.O1	Horiz. O2	Horiz.AC	Horiz. II	Horiz. III	Horiz. IV
% Carbono orgánico	48,6	37,9	4,48	0,89	1,46	0,146
Materia orgánica	97,2	75,8	9,96	1,78	2,92	0,292
Nitrógeno Total	0,7	1,5	0,296	0,061	0,099	0,016
C/N	69,42	25,26	15,13	14,59	14,74	9,12
pH (en agua)	4,7	5,3	4,5	4	4,1	4,3
Resistencia de pasta saturada ohms.cm			2896	784	2975	12426
Conductividad del extracto doble saturación milimhos/cm						
Salinidad (sales solubles)						
Cationes intercambiables meq/100gr.			No Hay	Hay	Hay	No Hay
Calcio	22,5	29	9,8	5,2	5,6	1,3
Magnesio	13,33	12,5	5,6	3,1	3,4	0,88
Sodio			0,47	1,2	1,7	0,15
Potasio	7,4	8,7	0,47	0,13	0,16	0,03
Capacidad de intercambio Catiónico meq/100gr			22,3	12,8	15,9	4,2
Fósforo extractable mq/100g	5,16	6,4	0,29	0,42	0,3	0,67
Relación K/Mg	0,55	0,69	0,08	0,04	0,05	0,03

Tabla 3. Análisis Químicos del Perfil del Suelo

Horizonte	O1			O2			AC			II						
	Otoñ.	Inv.	Prim.	Ver.	Otoñ.	Inv.	Prim.	Ver.	Otoñ.	Inv.	Prim.	Ver.				
Estación	48,5	48,7	45,8	48,6	37,9	40,4	38,7	37,9	2,92	2,37	2,47	4,48	0,34	0,33	0,35	0,89
Carbono Orgánico	96,9	97,4	91,6	97,2	75,8	80,7	77,4	75,8	5,84	4,74	4,94	8,96	0,68	0,65	0,7	1,78
Nitrogeno %	0,69	0,61	0,8	0,7	1,4	1,03	0,97	1,5	0,23	0,2	0,18	0,3	0,03	0,04	0,03	0,06
Relación C/N	70,2	79,8	57,3	69,4	27,1	39,2	39,9	25,3	12,8	12,2	13,6	15,1	10	7,27	10,3	14,6
pH (en agua)	4,9	4,5	4,6	4,7	4,6	4,4	4,7	5,3	6,4	6	6,4	4,5	6,3	6	6,9	4

e.3. Perfil y Clasificación del Suelo

En el suelo del muestreo se pueden distinguir los siguientes horizontes:

(Lam. 2 y Fig. 11)

Horizonte O₁ 0-5 cm.

Amarillo rojizo (7.5YR5/8) en seco

Pardo (7.5YR4/4) en húmedo

Restos vegetales muy poco descompuestos principalmente acículas de pino
contenido de M.O. 96,8 %, de N 0.69 %, relación C/N 70.2; pH 4.9;

límite inferior claro y ondulado.-

Horizonte O₂ 5-10 cm.

Pardo (5.5YR4/4) en seco

Pardo oscuro (7.5YR3/2) en húmedo

restos vegetales poco o nada diferenciables;

contenido de MO 80.7%; De N 1,5 %; relación C/N 39.2; pH 4.4; limite inferior claro
y ondulado.

Horizonte AC 10-35 cm.

Pardo (10YR4/2) en seco;

Pardo oscuro(10YR2/1) en húmedo

Franco-arcillolimoso; bloque subangular medio, moderado, friable, ligeramente
plástico y adhesivo

contenido de MO 9.96 %; de N 0,29 %; relación C/N 15,1; pH 4,5 ausencia de sales
raíces presentes

limite inferior abrupto y ondulado



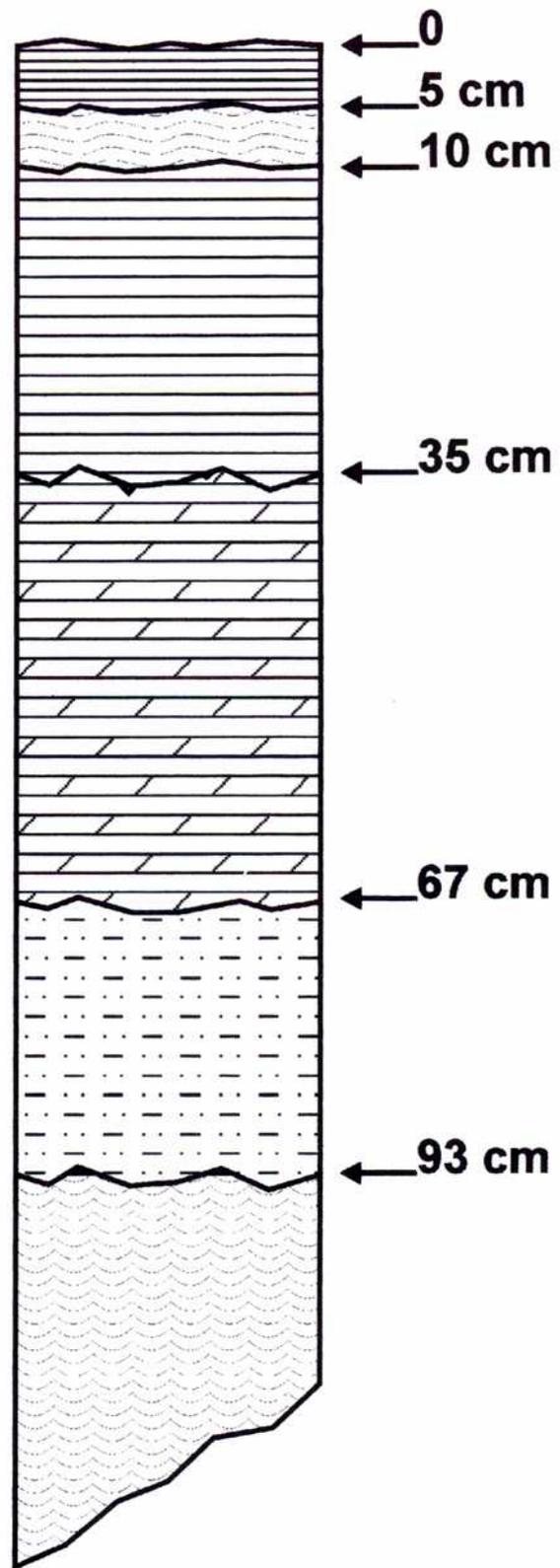


Fig. 11. Esquema del perfil del suelo

Horizonte II 35-69 cm.

Pardo (10YR6/4) en seco

Pardo amarillento (10YR5/6) en húmedo

franco limoso; bloque subangular medio, moderado, ligeramente duro, friable, plástico y adhesivo

contenido en MO 1.78 %; de N 0.061 %; relación C/N 14.6; pH 4.0; presencia de moteados ferruginosos

raíces presentes gruesas.

limite inferior gradual y ondulado.-

Horizonte III 69-93 cm.

Pardo (10YR6/4) en seco;

Pardo amarillento (10YR5/6) en húmedo

franco limoso, bloque subangular, medio, moderado, ligeramente duro firme, plástico y adhesivo, contenido de MO 2.92 %; de N 0.099 %; relación C/N 14.7; pH 4.1

presencia de sales solubles y abundante cantidad de moteados ferruginosos

raíces escasas.

limite inferior gradual y ondulado.-

Horizonte IV 93--- cm.

Pardo (10YR7/3) en seco

Pardo claro (10YR6/3) en húmedo

areno franco, bloque subangular medio, moderado, ligeramente duro, friable, no adhesivo, contenido de MO 0.29 %; de N 0.16 %; relación C/N 9.1 pH 4.3

ausencia de sales

raíces escasas

El suelo ha sido clasificado como un Fluvisol según la clasificación de la FAO. Tratándose por lo tanto de un suelo poco evolucionado de origen aluvial,

MUESTREO

Para la toma de muestras se realizaron doce calicatas de 50 cm de lado y 60 cm de profundidad, las mismas se hallaban reunidas en grupos de cuatro y ubicadas según los puntos cardinales alrededor de tres árboles tomados al azar en el interior del bosque. En cada una de las calicatas se muestrearán los horizontes orgánicos O₁ y O₂ y los minerales AC y II.

Las muestras se tomaron estérilmente de la parte media de cada horizonte, los dos primeros con pinza y de los otros con espátula. Las muestras así obtenidas fueron guardadas en bolsas de polietileno esterilizadas con formol gaseoso. Las tomadas alrededor de cada árbol fueron reunidas en una sola, las mismas fueron conservadas a bajas temperaturas, siendo procesadas dentro de la semana de haber sido extraídas.

a. Análisis Cuantitativos

a.1. Humedad de la Muestra

De cada muestra se realizaron 5 submuestras de 2 g cada una se las colocó en pesafiltros y llevó a estufa de 105 °C hasta peso constante.

Se calculó por diferencia de peso el porcentaje de humedad presente en la muestra.

$$\text{Porcentaje Humedad: } \frac{P_i - P_f}{P_i} \times 100$$

Pi

Se calculó la humedad media a partir de esta se calcula el peso seco promedio.

$$\text{Peso Seco (g)} = \frac{100 - H}{100}$$

a.2. Cantidad de Micelio.

Se fijaron dos gramos de cada muestra en 50 ml de solución de Bouin-Hollande tan pronto se regresaba del campo. Se realizaron placas de agar según el método de Jones y Mollison (1948), modificado por Visser y Parkinson (1975) y por Domsch et al. (1979), para lo cual se diluyó el material fijado con 50 ml de agua y se homogeneizó durante tres minutos a 10.000 rpm., 30 ml de esta suspensión se diluyó con 30 ml de una solución estéril de agar Oxoid N° 3 al 1,5% y se mantuvo en baño de agua a 60 °C.

Para la realización de las placas se tomo una gota de la suspensión que fue colocada en una cámara de Neubauer. Se cubrió con un cubre objeto sobre el cual se colocó una pesa de 5 g, para obtener una película de 0,1 mm. de espesor. La cámara se sumergió en agua fría para obtener una película mas firme.

Una vez solidificada se retiró el cubreobjeto y la película fue transferida a una portaobjeto seco y se recortaron los bordes obteniéndose una placa de 1 cm de lado. Se colocaron dos placas por portaobjeto, se dejaron secar y se agregó una gota de gelatina glicerina y un cubreobjeto. Se confeccionaron 10 placas por cada muestra.

Las láminas fueron observadas en un microscopio de contraste de fase con 400 aumentos. La longitud fúngica fue medida por el método de la intersección, para lo cual se utilizó una cuadrícula colocada en el ocular, contando el número de veces que las hifas cortaban las líneas (Olson 1950).

Se realizaron veinte lecturas diferentes por placa, haciendo un total de doscientas lecturas por submuestra. Se calculó luego el promedio por placa y el promedio final de cortes de las diez placas por muestra. La longitud fue calculada mediante la formula:

$$\frac{\text{Largo en m}}{\text{g mat. seco}} = \frac{\text{N}^\circ \text{ cortes} \times 1\% \times 0,786 \times 10^3 \times \text{Vol. sol. cm}^3}{\text{Vo. placa} \times \text{aumento} \times \frac{\text{peso seco material}}{\text{Vol. sol. cm}^3}}$$

$$\text{Largo en m./g mat. seco} = 1,348 \text{ m.} \times \frac{\text{N}^\circ \text{ cortes}}{\text{peso seco}}$$

a.3. Diámetro del Micelio

El diámetro hifal fue calculado mediante el método de Bååth y Söderström (1979) a partir del promedio de cincuenta lecturas de diámetro miceliar. Esta medida fue realizada para cada horizonte en las cuatro estaciones.

a.4. Biovolumen y Biomasa

Siguiendo el método propuesto por Parkinson et al. (1971) se calculó el biovolumen. Presumiendo que el micelio es un cilindro perfecto ($\text{Vol} = \pi \cdot r^2 \cdot l$) y que su densidad promedio es similar a otras células microbianas (1.4 a 1.5), se puede calcular el biovolumen a partir de la medida del diámetro hifal y de la longitud.

Por lo tanto el biovolumen es igual a

$$\text{Biovolumen: } \pi \cdot r^2 \cdot l$$

La biomasa se calculó usando el promedio de los valores de densidad (d) y volumen (V) por lo tanto.

Biomasa : $\frac{1.1,5\text{gr. (mg de micelio)}}{\text{g de suelo}}$

a.5. Respiración

La actividad microbiana total se estimó mediante el cálculo de la respiración. La cual fue medida por la caída de presión producida por la absorción de oxígeno en un sistema cerrado durante un periodo de tiempo corto (Katznelson y Rowalt 1957).

Se utilizó un respirómetro de Gilson modelo GR14 refrigerado (Umbreit, Burris & Stauffer 1964). (Fig. 12)

En cada frasco de Warburg se colocó 1 gr de muestra, realizándose 3 réplicas para cada muestra. Se agregó, 0,2ml de KOH al 20% a un trozo de papel de filtro de 2 x 2 cm plegado 2 o 3 veces que se situó en el cilindro que se encuentra en el centro del frasco para absorber el CO₂ desprendido por las muestras.

Los frascos se colocaron en el respirómetro y se los dejó estabilizar durante 24 hs. Este periodo de equilibrio es necesario ya que permite obtener valores mas constantes que si la determinación es inmediata (Parkinson et al. 1971).

Se cerró el manómetro y se realizaron tres lecturas a intervalos de 2 horas cada una.

Se hicieron tres tratamientos a 15°C, 25°C a la humedad propia de la muestra y a 25°C a saturación (60% de capacidad de campo). Entre tratamientos fue necesario dejar estabilizar nuevamente el sistema.

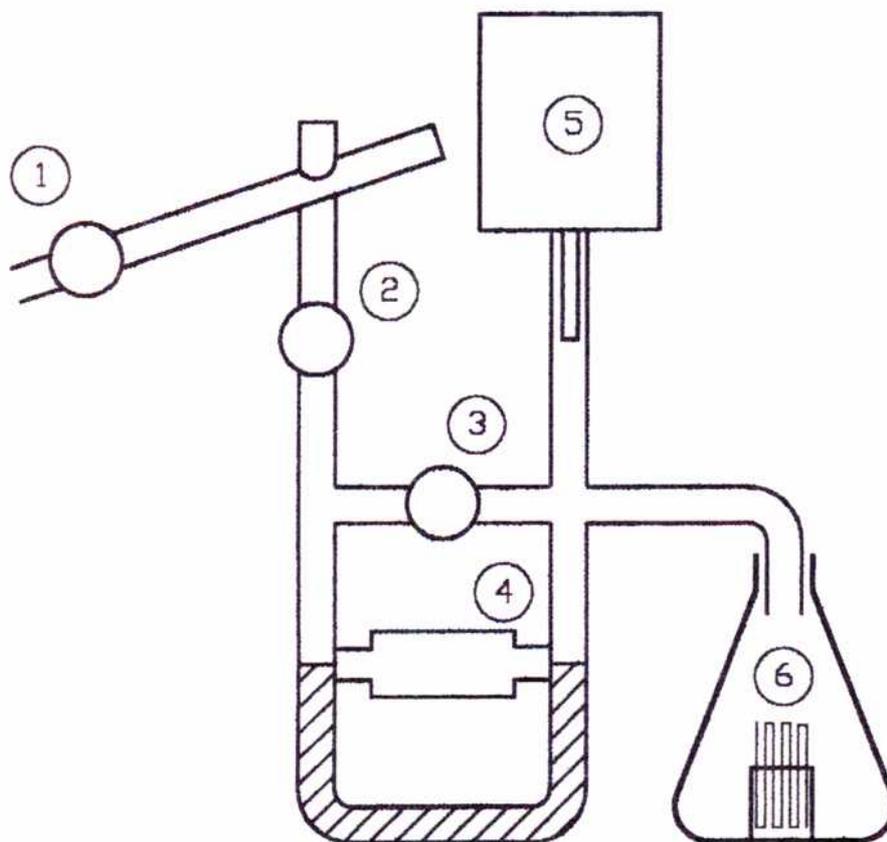


Fig. 12. Esquema del respirómetro de Gilson.

1. Válvula de entrada de oxígeno
2. Válvula de desconexión
3. Válvula de apertura
4. Nivel de ajuste de la columna de mercurio
5. Tornillo micrométrico
6. Frasco de Warburg

Al finalizar las mediciones cada muestra fue retirada de los frascos y se calculó su peso seco.

Los datos de respiración fueron expresados en microlitros (μl) de O_2 consumido por gramo de peso seco por hora.

$$\mu\text{l gas} = \frac{273 (P - P_v) \Delta V_g}{760T}$$

P = Presión barométrica en mm Hg.

P_w = Presión de vapor de agua a la Temperatura T

T = Temperatura (K°) (T ambiente)

ΔV_g = μl gas en el micrómetro.

Vapor presión debajo de 100°C (Handbook of Chemistry and Physics, D-109)

La presión barométrica en cada lectura fue suministrada por el servicio meteorológico nacional.

b. Análisis Cualitativos de los Hongos del Suelo

b.1. Aislamiento de las cepas

Se utilizó el método de lavado de suelo (Parkinson y Willians 1961; Willians, Parkinson y Burges 1965). Este método permite el aislamiento de los hongos que se encuentran en estado vegetativo en cada horizonte, eliminando los que se encuentran como formas de resistencia, esporas o esclerocios.

Para ello se utilizó un aparato de lavado (**fig. 13**), que cual consta de un tubo de acrílico de 5 cm de diámetro por 35 cm de largo, dentro del cual se coloca un soporte que lleva a distancias equivalentes tres tamices de acero inoxidable de 1 mm., 0,75 mm., 0,25 mm. de malla, colocados en orden decreciente. Estos cuales permiten separar a la muestra en tres tamaños de agregados.

El tubo posee en su pared cerca de la base dos orificios, uno se conecta a una fuente de aire estéril y el otro a una fuente de agua estéril (filtro Millipore) y en la base un orificio para permitir la salida del agua de lavado.

La parte superior se cierra con un tapón de goma el cual posee un orificio en el cual se coloca un tubo para permitir la salida de gases y regular la presión dentro del aparato.

El aparato se esteriliza con alcohol y luego se lava varias veces con agua estéril. La muestra se coloca (con espátula estéril) sobre el tamiz superior.

El tubo del aire lleva un filtro de algodón estéril que se conecta a una llave de la cañería de aire comprimido.

En los tubos de entrada y salida de agua se colocan pinzas de Mohr. Se llena con agua estéril hasta el segundo tamiz, aproximadamente 350 ml, luego se deja pasar el aire estéril, produciéndose una vigorosa agitación de la muestra al llegar el agua al tercer tamiz. Luego de dos minutos se cierra el paso de aire y se abre la salida de agua. Este proceso se repite tantas veces como sea necesario.

Para determinar el número de lavados necesarios para cada muestra se las sometió a 45 lavados sucesivos, sembrándose 1 ml del agua de cada lavado en cajas de Petri que contenían extracto de malta (ME) mas antibiótico (Estreptomomicina mas Tetraciclina) se tomaron muestras del 1°, 5°, 10°, 15°, 20°, 25°, 30°, 35°, 40°, y 45 lavado.

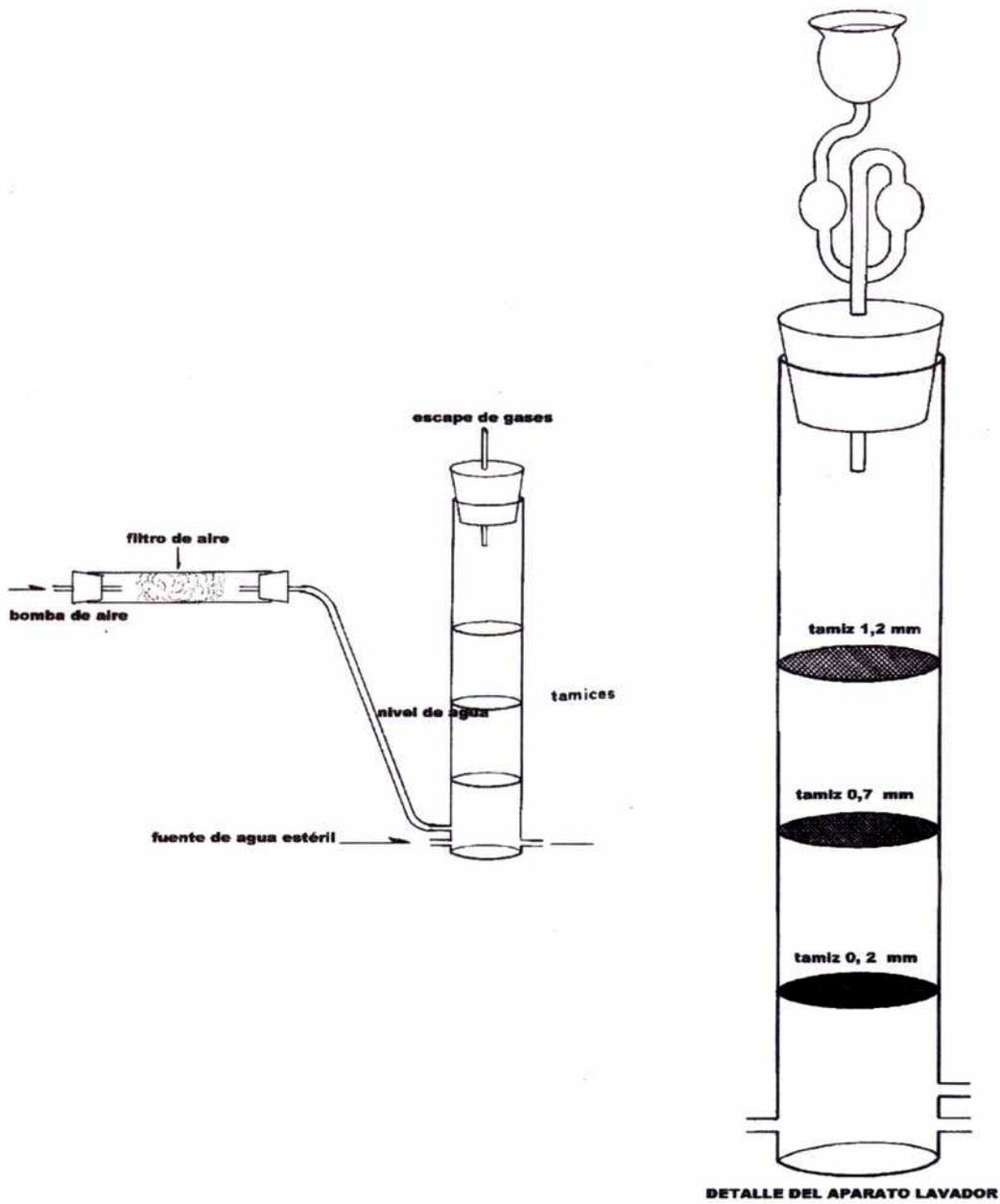


Fig. 13. Esquema del aparato de lavado

Cada muestra de agua se sembró por triplicado. Se las incubó a 25 °C durante 7 días al final de los cuales se contó el número de colonias en cada caja, construyéndose la curva de eficiencia de lavados (Harley y Waid 1955), determinándose el número de lavados después del cual la cantidad de colonias se mantiene constante. Los resultados fueron los siguientes:

15 lavados para el horizonte O₁. (**Fig. 14**)

15 lavados para el horizonte O₂. (**Fig. 15**)

20 lavados para el horizonte AC. (**Fig. 16**)

10 lavados para el horizonte II. (**Fig. 17**)

En el caso del horizonte O₁ se cortaron las acículas en trozos de 2 cm.; del horizonte O₂ se lavaron trozos de los restos más enteros y de los más degradados. De los horizontes minerales se lavó aproximadamente 1 g de suelo, obteniéndose al final partículas de tres tamaños retenidas en los distintos tamices.

Las muestras así lavadas y fraccionadas se secaron a temperatura ambiente, sobre papel de filtro dentro de cajas de Petri estériles.

De las partículas minerales se sembraron 16 de cada tamaño y muestra, lo que hace un total de 144 partículas por cada horizonte.

De los restos orgánicos se cortó 1 mm. de cada extremo sembrándose un total de 120 trozos, 40 de cada muestra.

Cada muestra se sembró a razón de cuatro partículas o trozo por caja de Petri que contenía extracto de malta (ME) mas antibiótico, y se las incubó a temperatura ambiente, obteniéndose en la mayoría de los casos una sola colonia por partícula, la cual fue repicada a tubos de ensayo con ME.

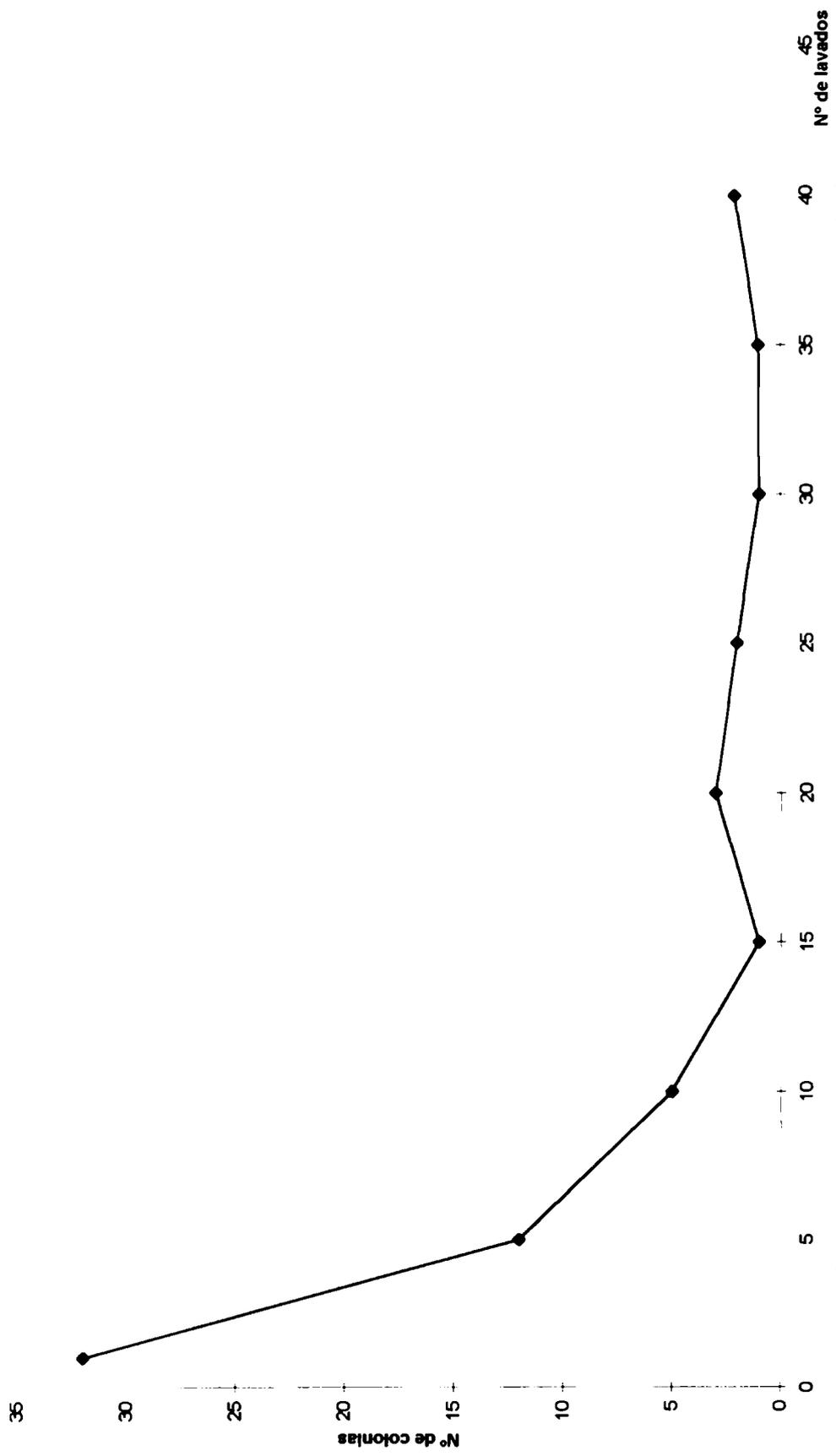


Fig. 14. Curva de Lavado del Horizonte O1. Los valores obtenidos estan expresados como número de colonias aisladas por lavado.

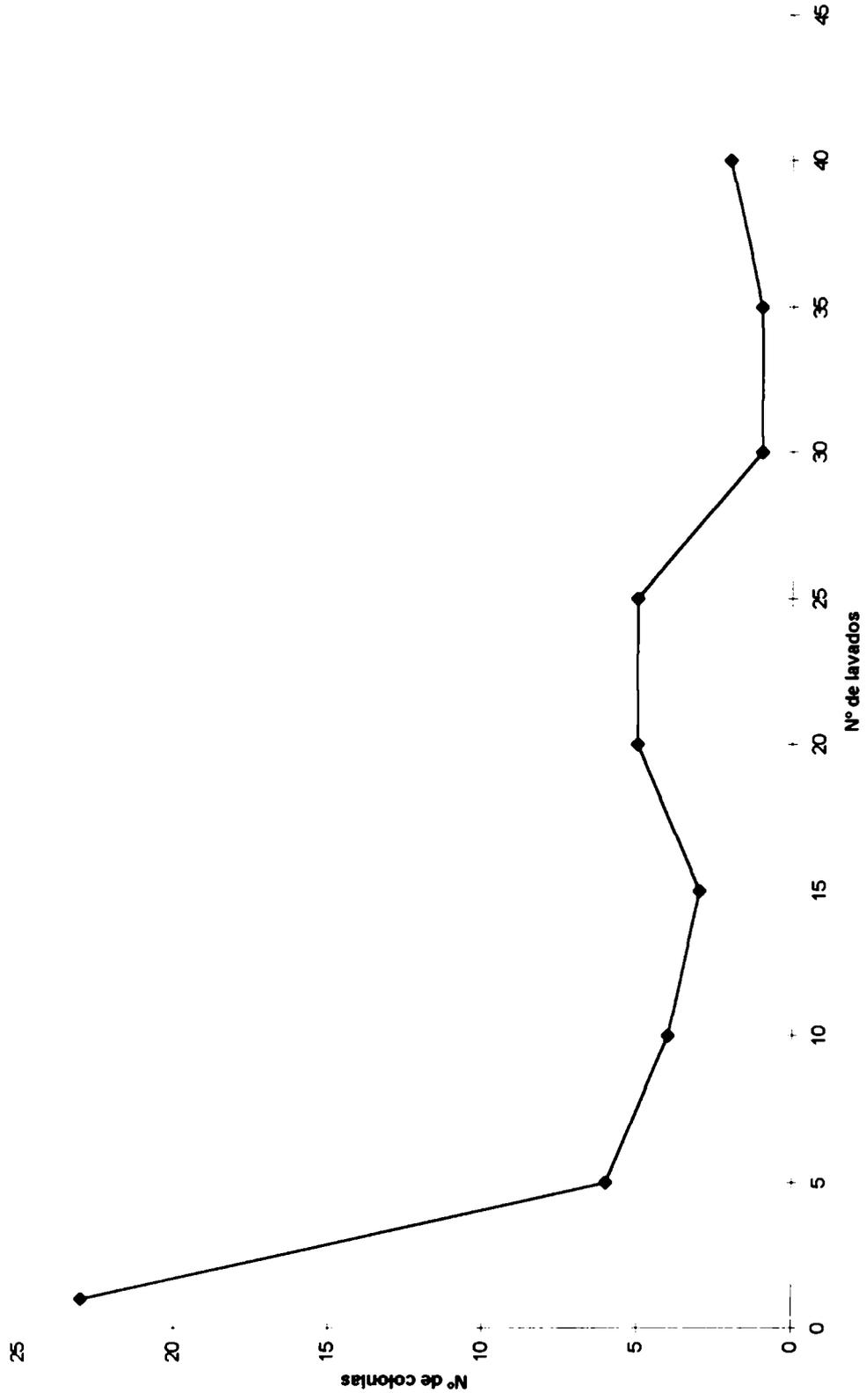


Fig. 15. Curva de Lavado del Horizonte O2. Los valores obtenidos estan expresados como número de colonias aisladas por lavado.-

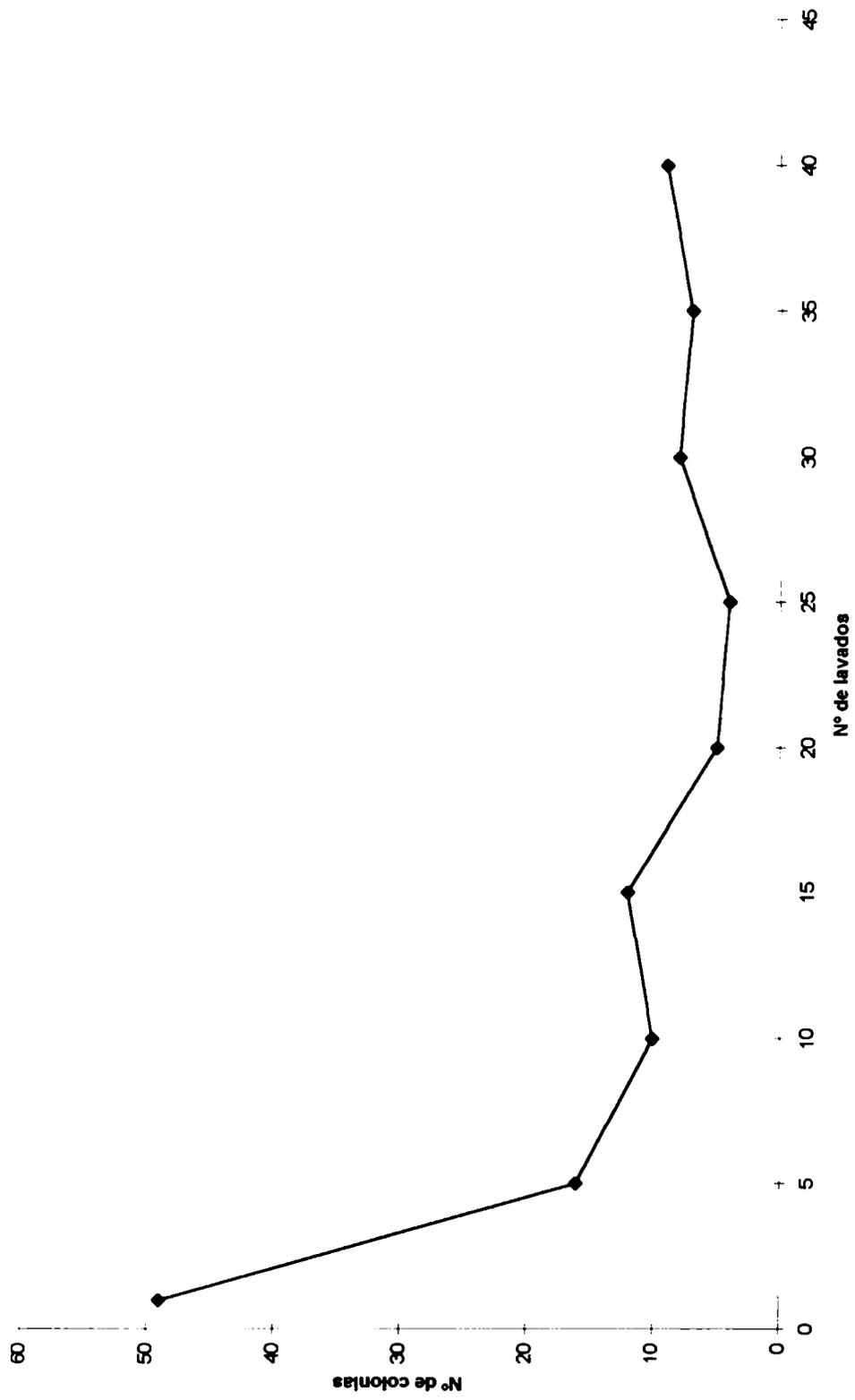


Fig. 16. Curva de Lavado del Horizonte AC. Los valores obtenidos están expresados como número de colonias aisladas por lavado. -

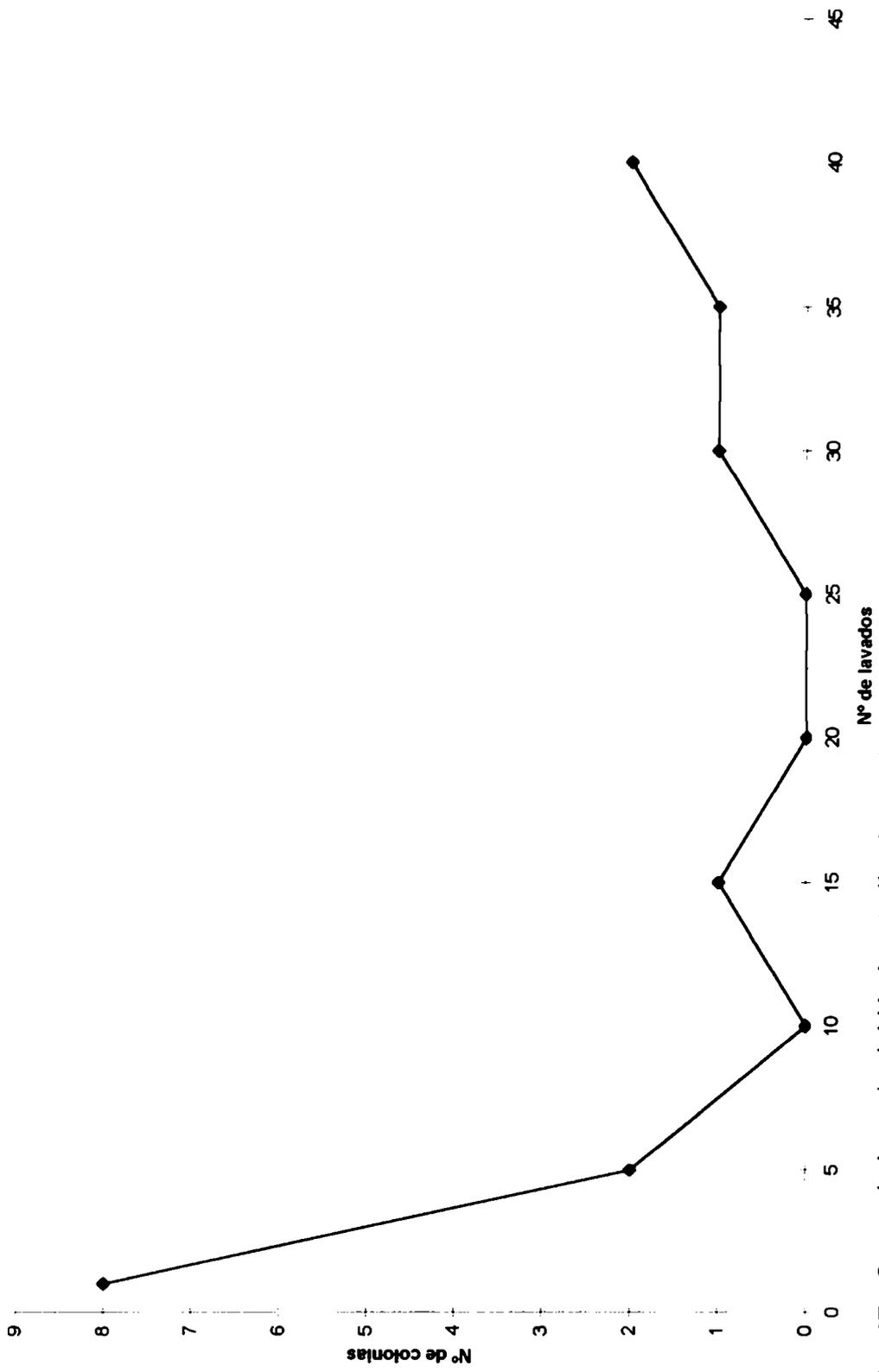


Fig. 17. Curva de Lavado del Horizonte II.- Los valores obtenidos están expresados como número de colonias aisladas por lavado. -

b.2. Determinación de las cepas aisladas

Los aislamientos de cada muestreo fueron cultivados para su determinación a nivel de especie en diferentes medios de cultivo (agar extracto de malta, agar papa glucosado, czapek) según correspondiera. (**Anexo 1**)

Los resultados de cada muestreo se expresaron como porcentaje de frecuencia de aparición del hongo en cada horizonte mediante la siguiente formula:

$$\% \text{ frec. apar.} = \frac{\text{N}^\circ \text{ de partículas en que aparece el hongo} \times 100}{\text{N}^\circ \text{ total de partículas sembradas}}$$

La lista de las especies (**tabal 5**) y su frecuencia se muestran en la **tabla 6**.

Especies

<i>Acremonium roseogriseum</i>	(Saksena) Gams
<i>Acrophialophora levis</i>	Samson, Tarig Mahomeed
<i>Alternaria alternata</i>	(Fr.) Keissler
<i>Alternaria tenuis</i>	Ness
<i>Arthriniium saccharicola</i>	Stevenson
<i>Aspergillus cervinus</i>	(Masee) Neill
<i>Aspergillus fumigatus</i>	Fres
<i>Aspergillus niger</i>	van Tieghem
<i>Aspergillus sp.</i>	
<i>Aspergillus terreus</i>	(Thom) Thom et Church
<i>Aspergillus terricola</i>	Marchal
<i>Aspergillus versicolor</i>	(Vuill.) Tiraboschi
<i>Aureobasidium pullulans</i>	(De bary) Arnaud
<i>Cephalosporium sp.</i>	
<i>Chaetomium funiculum</i>	Cooke
<i>Chaetomium globosum</i>	Kunze ex Steud
<i>Chaetosphaeria vermicularioides</i>	(Sacc. & Roum.) Gams & Hol.-Jech.
<i>Chloridium virescens</i>	(Pers. Ex Pers) Gams & Hol.-Jech.
<i>Chrysosporium pannorum</i>	(Link) Hughes
<i>Cladosporium oxysporum</i>	Berk & Curt
<i>Cladosporium cladosporioides</i>	(Fresen) de Vries
<i>Cladosporium herbarum</i>	(Pers)Link
<i>Cladosporium sphaerospermum</i>	Penz
<i>Coniella fusiformis</i>	Suttom
<i>Coryne sp.</i>	
<i>Cylindrocarpon sp.</i>	
<i>Dipodascus sp.</i>	
<i>Epicoccum purpurascens</i>	Ehremb ex Schecht

<i>Eupenicillium hirayamae</i>	Scott & Stolk
<i>Eupenicillium senticosum</i>	Scott
<i>Fusarium equiseti</i>	(Corda) Sacc.
<i>Fusarium lateritium</i>	Nees
<i>Fusarium melanochlorum</i>	(Casp.) Sacc.
<i>Fusarium moniliforme</i>	Sheldon
<i>Fusarium oxysporum</i>	Schlecht
<i>Fusarium sambucinum</i>	Fuckel
<i>Fusarium solani</i>	(Mart.) Sacc.
<i>Fusarium sp.</i>	
<i>Gliocladium roseum</i>	Bain
<i>Gliomastix est. de Wallrothiella subiculos.</i>	(Sacc.) Verona & Castell
<i>Haplosporella sp.</i>	
<i>Hormonema dematioides</i>	(Bref & Tavel) Muller
<i>Humicola fuscoatra</i>	Traaen
<i>Humicola fuscoatra var fuscoatra</i>	Fassatiová
<i>Humicola fuscoatra var. longispora</i>	Fassatiová
Indeterminados	
<i>Lecythophora sp.</i>	
<i>Menispora ciliata</i>	Sutton
Micelio con cristales	
Micelio dematiáceo estéril	
Micelio hialino estéril	
<i>Monodictys levis</i>	(Wiltshire) Highes
<i>Mortierella isabellina</i>	Oudemans & Konong
<i>Mortierella sp.</i>	
<i>Mucor circinelloides</i>	van Tieghrm
<i>Mucor corticolus</i>	Hagem
<i>Mucor griseo lilacinus</i>	Povah
<i>Mucor hiemalis</i>	Webmer
<i>Mucor sp.</i>	

<i>Mucor subtilissimus</i>	Oudemans
<i>Nigrospora panici</i>	Zimmerm
<i>Nigrospora sphaerica</i>	(Sacc.) Mason
<i>Oidiodendron griseum</i>	Robak
<i>Oidiodendron citrinum</i>	Barron
<i>Oidiodendron maius</i>	Barron
<i>P. verrucosum</i> var. <i>cyclopium</i>	(Westling) Samson
<i>Paecilomyces fumoroseus</i>	(Wize) Brown & Smith
<i>Paecilomyces marquandii</i>	(Masse) Hughes
<i>Paecilomyces</i> sp.	
<i>Penicillium brevicompactum</i>	Dierckx
<i>Penicillium citreonigrum</i>	Dierckx
<i>Penicillium citrinum</i>	Thom
<i>Penicillium funiculosum</i>	Thom
<i>Penicillium jensenii</i>	Zaleski
<i>Penicillium manginii</i>	Duché & Heim
<i>Penicillium paraherquei</i>	Abe ex G. Smith
<i>Penicillium</i> sp.	
<i>Pestalotiopsis oxyanthi</i>	(Thuem.) Stey
<i>Phialophora parasitica</i>	Ajello & al
<i>Phoma epicoccina</i>	Punithalingam, Tulloch & Lea
<i>Phoma</i> sp.	
Picnidio	
<i>Rhizopus arrhizus</i>	Fischer
<i>Scolecobasidium constrictum</i>	Abbott
<i>Scolecobasidium humicola</i>	Barron y Busch
<i>Sphaeropsis sapinea</i>	(F) Dyko & Sutton
<i>Spiropes echidnodis</i>	Ellis
<i>Sporotrichum</i> sp.	
<i>T. trachyspermus</i> var. <i>macrocarpus</i>	Wright & Loewenbaum
<i>Talaromyces flavus</i> var. <i>macroporus</i>	(Klöcker) Stolk & Samson

<i>Talaromyces flavus</i> var. <i>flavus</i>	(Klöcker) Stolk & Samson
<i>Talaromyces</i> sp.	
<i>Talaromyces wortmannii</i>	Benjamin
<i>Thielavia terricola</i> var. <i>minor</i>	(Rayss & Borut) Malloch & Cain
<i>Trichocladium</i> sp.	
<i>Trichoderma aureoviride</i>	Rifai
<i>Trichoderma hamatum</i>	(Bonord) Bain
<i>Trichoderma harzianum</i>	Rifai
<i>Trichoderma koningii</i>	Ouden
<i>Trichoderma longibrachiatum</i>	Rifai
<i>Trichoderma pseudokoningii</i>	Rifai
<i>Trichoderma saturnisporum</i>	Doi & Doi
<i>Trichoderma viride</i>	Pers. Ex Gray
<i>Verticillium chlamydosporium</i>	Goddard
<i>Verticillium fungicola</i>	(Preuss) Hasebr
<i>Xylohypha novae-zelandiae</i>	Hughes - Sugiyama
<i>Xylohypha curta</i>	(Corda) Hughes

Tabla 5. Lista de las especies aisladas.

X(n)	I horizonte		O1						O2						AC						II						
	Estación		O	I	P	V	O	I	P	V	O	I	P	V	O	I	P	V	O	I	P	V	O	I	P	V	
2		<i>Trichoderma harzianum</i>		1,66	5	9,16	12,5	6,66	25,83	5																	
3		<i>Trichoderma hamatum</i>		0,83	5,83		2,5	10	1,66																		
4		<i>Trichoderma koningii</i>	0,83	0,83	1,66		13,33	0,83	5	45																	0,69
5		<i>Trichoderma pseudokoningii</i>					5	4,16		8,33																	0,69
6		<i>Trichoderma longibrachiatum</i>					10		26,66	19,16																	0,69
7		<i>Trichoderma viride</i>			17,5	4,16		0,83																			0,69
8		<i>Trichoderma aureoviride</i>		0,83			5	0,83		22,5																	
9		<i>Trichoderma saturnisporum</i>																									
10		<i>Pestalotiopsis oxyanthi</i>	14,16	45	22,5	48,33	18,33	48,33	25,83	13,33																	
		<i>Haplosporella sp.</i>					0,83																				
11		<i>Mucor circinelloides</i>					1,66	2,5																			
12		<i>Mucor griseo lilacinus</i>					4,16																				
13		<i>Mucor hiemalis</i>	4,16	1,66	0,83	0,83				10,83																	
		<i>Mucor subtilissimus</i>								0,83																	
14		<i>Mucor corticolus</i>								0,83																	2,08
15		<i>Mucor sp.</i>						5																			
16		<i>Fusarium oxysporum</i>	5	11,66	5,83	3,33	0,83	1,66			6,25	17,5	5,83														0,69
17		<i>Fusarium equiseti</i>							1,66				0,69														
18		<i>Fusarium solani</i>									4,16	2,77															
		<i>Fusarium melanochlorum</i>																									1,38
		<i>Fusarium lateritium</i>				0,83																					

b.3. Análisis de las Comunidades Fúngicas.

El análisis de las comunidades fúngicas se realizó por análisis multivariado. Este es la rama de la estadística y del análisis de datos que estudia e interpreta un conjunto de (vectores aleatorios) datos multivariados. Los datos surgen al medir más de una variable sobre cada individuo, persona u objeto. Las variables pueden ser de tipo cualitativo, cuantitativo o una mezcla de ambos, con la propiedad de estar correlacionados y que ninguna de ellas tenga importancia superior a las demás. En estos casos se usan procedimientos o métodos exploratorios multivariados que resumen las tendencias principales en la variación de los datos. (Kenkel y Booth 1992).

Los datos multivariados se expresan normalmente en forma de matrices.

$$\begin{array}{l} X_{11}, X_{12}, \dots, X_{1n} \\ X_{21}, X_{22}, \dots, X_{2n} \end{array}$$
$$X_{p1}, X_{p2}, \dots, X_{pn}$$

Las columnas y las filas representan variables e individuos o casos.

Tanto las variables como los individuos o casos pueden ser de varios tipos, esto da matrices de datos “estructurados”. Por ejemplo para las variables:

especies fúngicas presentes y características ambientales y para los individuos o casos: tipos de hojas, distintas especies arbóreas, horizontes del suelo. Green (1979) trató las variaciones en la estructura de los datos.

En este trabajo se construyó una matriz básica de datos compuesta por 62 variables y 48 casos. Siendo las variables las especies fúngicas aisladas y los casos los horizontes del suelo y las estaciones del año (**Tabla 7**).

Se excluyeron las variables que presentaban 2 colonias o menos por muestreo.

A cada mes de muestreo corresponden 48 casos.

Las frecuencias de cada especie fúngica en cada estación y horizonte se expresaron como un porcentaje del total de partículas sembradas.

Transformación de los datos

Cuando las variables están medidas en distintas escalas o en los casos en que aunque estén medidas en la misma escala se tienen diferencias cuantitativas grandes, como es el caso de la abundancia de especies fúngicas, donde unas pocas especies son abundantes y dominarían el análisis a expensas o detrimento de otras menos abundantes. Para estos casos se recomienda la transformación logarítmica (Kenkel y Booth 1992). En este análisis se aplicó $\text{Log}(x + 0.5)$.

Medidas de asociación

El término asociación se refiere a cualquier medida de semejanza, similitud o distancia, por ejemplo la correlación de 2 especies fúngicas basados en su co-ocurrencia. La asociación se puede medir entre todos los pares de variables y entre todos los pares de individuos o casos. La mayoría de los métodos

O2V3 5 0 32.5 20 25 0 20 0 20 0 0 0 0 2.5 0 0 0 0 10 0 2.5 2.5 0 0 0 0 0 0 0 0 2.5 0 0 0 0 0 0 0
0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 2.5 0 0 0 0
ACO1 0
2.08 0 0 0 0 0 0 0 0
ACO2 0 2.08 0 0 0 0 2.08 0 0 0 0 0 0 6.25 0 6.25 0 0 2.08 0 0 0 0 0 0 0 0 0 4.16 2.08 0 0 6.25 0 0
2.08 0 0 0 0 4.16 0 0 0 0 0 0 0 0 6.25 2.08 0 0 0 0
ACO3 0 4.16 0 0 0 0 2.08 0 0 0 0 0 0 12.5 0 6.25 0 0 6.25 0 6.25 0 0 0 4.16 0 4.16 0 0 0 0 0 0 2.08 0
0 0 0 0 2.08 4.16 0 0 0 0 4.16 0 0 0 0 2.08 2.08 0 0 0 0
ACI2 2.08 2.08 0 2.08 2.08 2.08 0 0 0 0 0 0 8.33 0 0 0 0 4.16 0 35.41 0 0 0 0 0 0 2.08 2.08 0 0 0 0
2.08 0 0 2.08 2.08 0 0 2.08 0 0 0 0 4.16 2.08 0 0 0 0 4.16 4.16 0 0 0 0
ACI3 6.25 2.08 0 2.08 0 0 0 4.16 0 0 0 0 22.92 0 0 0 8.33 0 47.91 0 0 0 0 0 0 2.08 0 0 0 0 2.08
0 0 0 0 2.08 0 0 0 0 6.25 0 2.08 0 0 0 0 0 0 0 0
ACP1 0 0 0 0 8.33 0 0 2.08 0 0 0 0 2.08 2.08 2.08 0 0 2.08 0 62.5 0 0 2.08 6.25 0 0 0 0 0 0 2.08 0
0 0 0 0 4.16 0
ACP2 8.33 4.16 4.16 0 4.16 0 2.08 2.08 0 0 0 0 0 4.16 0 4.16 0 0 0 41.66 0 0 0 2.08 0 0 0 0 0 8.33
4.16 0 2.08 6.25 0 4.16 0
ACP3 4.16 0 0 0 0 2.08 0 0 0 0 0 8.33 0 2.08 0 0 4.16 0 31.25 0 0 6.25 0 0 0 0 0 4.16 2.08 0
0
ACV1 2.08 2.08 4.16 0 0 0 2.08 0 0 0 0 0 0 4.16 0 39.58 0 2.08 0 0 0 2.08 0 2.08 0 0 0 0 2.08 0 0 0 0
2.08 0 2.08 0 0 0 0 0 0 2.08 2.08 0 2.08 0 0 2.08 0
ACV2 0 0 2.08 0 4.16 2.08 0 8.33 2.08 0 0 0 0 0 4.16 0 27.08 0 0 4.16 0 0 0 6.25 0 0 0 6.25
0 2.08 0 6.25 0 0 0 0 0 4.16 4.16 0
ACV3 0 0 4.16 0 0 0 6.25 0 0 0 0 0 0 2.08 0 29.16 0 4.16 4.16 0 0 0 4.16 0 0 0 2.08
2.08 0 4.16 0 0 0 0 0 2.08 0 2.08 4.16 0 0 0 2.08 0
H01 0
2.08 0 0 0 0 0 0 0 0
H02 0 2.08 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 2.08 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 2.08 0 0 0 0 0 0 2.08 0 0 0
0
H03 2.08 0 0 0 2.08 0 0 2.08 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 2.08 0 0 0 0 2.08 0 2.08 2.08 2.08 0 0 0
0
H11 2.08 0
0 0 4.16 0 0 0 0 0 0 0 0
H12 0 2.08 0 2.08 0 0 2.08 0 0 0 0 0 0 4.16 0
0 2.08 4.16 0 0 0 2.08 0 0 0 0 0 0
H13 4.16 0
0 0 0 0 0 4.16 0 0 0 0 0
H1P1 0 0 0 2.08 0 0 0 0 0 0 0 0 6.25 0 0 0 0 0 0 4.16 0
0 0 2.08 0 0 0 6.25 0 0 0 0 0
H1P2 4.16 0 0 0 0 0 0 0 0 0 2.08 0 0 0 8.33 0 0 0 0 0 2.08 0 0 8.33 0 0 0 0 2.08 0 0
0 0 0 0 0 0 0 0 2.08 2.08 0 0 0 0
H1P3 2.08 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 2.08 0 0 0 0 0 4.16 0
0 0 0 0 0 8.33 0 0 0 0 0
H1V1 0 0 0 0 2.08 0 0 0 0 0 6.25 0 0 0 0 2.08 4.16 0 0 0 0 0 2.08 0 0 2.08 0 0
4.16 0 0 0 2.08 0 2.08 0 0 0 16.66 0 0 0 0
H1V2 0 0 2.08 0 0 0 0 0 0 0 0 2.08 0
0 0 2.08 0 0 0 6.25 0 0 0 0 0
H1V3 0 0 0 0 2.08 0 0 0 0 0 0 0 4.16 0 0 0 0 0 12.5 0 0 0 6.25 0 0 0
2.08 0 0 0 0 2.08 2.08 0 0 4.16 0 0 0 0

Referencias de la Matriz Básica de Datos

	Ejemplo:
X(1) Variable identificatoria	X(1): 0101
X(2) <i>Trichoderma harzianum</i>	X(2): 0
X(3) <i>Trichoderma hamatum</i>	X(3): 0
X(4) <i>Trichoderma koningii</i>	X(4): 2.5
X(5) <i>Trichoderma pseudokoningii</i>	X(5): 0
X(6) <i>Trichoderma longibrachiatum</i>	X(6): 0
X(7) <i>Trichoderma viride</i>	X(7): 0
X(8) <i>Trichoderma aureoviride</i>	X(8): 0
X(9) <i>Trichoderma saturnisporum</i>	X(9): 0
X(10) <i>Pestalotiopsis oxyanthi</i>	X(10): 7.5
X(11) <i>Mucor circinelloides</i>	X(11): 0
X(12) <i>Mucor griseo lilacinus</i>	X(12): 0
X(13) <i>Mucor hiemalis</i>	X(13): 0
X(14) <i>Mucor subtilissimus</i>	X(14): 0
X(15) <i>Mucor corticolus</i>	X(15): 10
X(16) <i>Mucor</i> sp.	X(16): 0
X(17) <i>Fusarium oxysporum</i>	X(17): 0
X(18) <i>Fusarium equiseti</i>	X(18): 0
X(19) <i>Fusarium solani</i>	X(19): 0
X(20) <i>Fusarium sambucinum</i>	X(20): 0
X(21) <i>Fusarium moniliforme</i>	X(21): 0
X(22) <i>Fusarium</i> sp.	X(22): 0
X(23) <i>Gliocladium roseum</i>	X(23): 0
X(24) <i>Aspergillus terreus</i>	X(24): 0
X(25) <i>Aspergillus versicolor</i>	X(25): 0
X(26) <i>Aspergillus fumigatus</i>	X(26): 0
X(27) <i>Aspergillus terricola</i>	X(27): 0
X(28) <i>Aspergillus</i> sp.	X(28): 0
X(29) <i>Mortierella isabellina</i>	X(29): 0
X(30) <i>Mortierella</i> sp.	X(30): 0
X(31) <i>Verticillium chlamydosporium</i>	X(31): 0
X(32) <i>Penicillium manginii</i>	X(32): 0
X(33) <i>Penicillium citreonigrum</i>	X(33): 0
X(34) <i>Penicillium jensenii</i>	X(34): 0
X(35) <i>Penicillium paraherquei</i>	X(35): 0
X(36) <i>P. verrucosum</i> var. <i>cyclopium</i>	X(36): 0
X(37) <i>Rhizopus arrhizus</i>	X(37): 0
X(38) <i>Humicola fuscoatra</i>	X(38): 0
X(39) <i>Humicola fuscoatra</i> var. <i>fuscoatra</i>	X(39): 0
X(40) <i>Humicola fuscoatra</i> var. <i>longispora</i>	X(40): 0
X(41) <i>Talaromyces flavus</i> var. <i>macroporus</i>	X(41): 0
X(42) <i>Talaromyces flavus</i> var. <i>flavus</i>	X(42): 0
X(43) <i>Talaromyces wortmannii</i>	X(43): 0
X(44) <i>Talaromyces</i> sp.	X(44): 0
X(45) <i>Scolecobasidium constrictum</i>	X(45): 0
X(46) <i>Phoma epicoccina</i>	X(46): 0
X(47) <i>Oidiodendron griseum</i>	X(47): 0

X(48) <i>Paecilomyces marquandii</i>	X(48): 0
X(49) <i>Cephalosporium</i> sp	X(49): 0
X(50) <i>Paecilomyces</i> sp.	X(50): 0
X(51) <i>Cylindrocarpon</i> sp.	X(51): 0
X(52) <i>Xylohypha curta</i>	X(52): 0
X(53) <i>Cladosporium sphaerospermum</i>	X(53): 0
X(54) <i>Cladosporium oxysporum</i>	X(54): 7.5
X(55) <i>Cladosporium cladosporioides</i>	X(55): 2.5
X(56) <i>Nigrospora sphaerica</i>	X(56): 0
X(57) <i>Gliomastix est. de Wallrothiella subiculosa</i>	X(57): 0
X(58) Micelio dematiáceo estéril	X(58): 17.5
X(59) Indeterminados	X(59): 12.5
X(60) <i>Aureobasidium pullulans</i>	X(60): 45
X(61) Picnidio	X(61): 0
X(62) <i>Epicoccum purpurascens</i>	X(62): 0
X(63) Variable de agrupamiento	X(63): 1

O1: Horizonte O₁
O2: Horizonte O₂
AC: Horizonte AC
II: Horizonte II

O: Otoño
I: Invierno
P: Primavera
V: Verano

1: Muestra N° 1
2: Muestra N° 2
3: Muestra N° 3

multivariados primero calculan la matriz de asociación entre variables o individuos y luego aplican el método multivariado a dicha matriz que da el resultado analítico. Los métodos multivariados analizan las relaciones descriptas por la matriz de asociación.

Métodos de ordenación

Logran una representación de los datos en un espacio de 2 o 3 dimensiones, reteniendo la mayor variación posible. Los métodos de ordenación se basan sobre la idea de que un espacio de p dimensiones puede ser representado en menos dimensiones ya que las p variables están más o menos correlacionadas.

El análisis de componentes principales (PCA) expresa la posición coordinada de n individuos en término de ejes ortogonales. De manera que la variación sobre el eje PC1, se maximiza. PC2 es perpendicular a PC1 y además expresa la máxima variación lineal residual, y así sucesivamente para los ejes siguientes. Los componentes surgen del análisis de la matriz de correlación o covarianza entre variables.

b.4. Análisis discriminante

Su objetivo es discriminar 2 o más grupos de individuos y determinar que variable es mejor discriminante para distinguir los grupos.

Son condiciones para aplicar el análisis discriminante (AD) que la distribución de las variables sea normal o razonablemente simétrica, la matriz de covarianza dentro de los grupos debe ser relativamente homogénea y el número de casos debe ser mayor que el de variables.

Diferentes estaciones del Año

Para estudiar las comunidades fúngicas en las diferentes estaciones se aplicó para cada horizonte PCA Y AD. Siendo la matriz para cada tipo de horizonte de 62 variables por 12 casos.

En el AD se agrega la variable n° 63 de agrupamiento.

c. Antagonismo

Las diferentes especies aisladas de los distintos horizontes en los cuatro muestreos, fueron enfrentadas con el patógeno mas frecuente (*Schizopora carneolutea* Rodw. & Cel.) hallado por la Dra. Silvia Blumenfeld (1983), en el mismo bosque sobre troncos estibados y árbol vivo. Los enfrentamientos se realizaron siguiendo el método propuesto por Manka (1975).

Cada especie aislada de la comunidad (en este caso la edáfica) se sembró en el centro de cajas de Petri con agar extracto de malta y aproximadamente a 2 cm de distancia de un inóculo de igual tamaño del patógeno.

Dichas cajas junto con una control que contenía solo un inóculo del patrón fueron incubadas durante quince días a 23°C, al cabo de los cuales se midió la influencia de cada especie. Se utilizaron dos escalas "A" y "B". En las cuales se designa con la letra "C" a las especies de la comunidad edáfica y con la letra "P" al patógeno.

La escala "A" va desde que la especie "C" impide casi totalmente el desarrollo del patógeno "P" y se le asigna el valor +4 hasta la situación inversa donde es el patógeno el que se desarrolla impidiendo casi totalmente el crecimiento de "C" asignándosele el valor -4. La escala "B" se basa en la comparación del tamaño de la

colonia control del patógeno y del desarrollo del mismo en el enfrentamiento y va desde la colonia "P" completamente no desarrollada con un valor de +4 hasta la colonia "P" completamente desarrollada con valor -4. De donde se ve que los valores positivos indican que la especie probada es inhibidora del crecimiento del patógeno y los valores negativos que es a la inversa.

La suma algebraica de ambas escalas da como resultado el *Efecto biótico Individual* de cada especie. Multiplicando el efecto biótico individual así calculado por la frecuencia de aparición de cada una de las especies en los distintos horizontes por se obtuvo el *Efecto Biótico Total de cada especie*. Se efectuó la suma de los efectos bióticos totales de las especies presentes en cada horizonte para obtener el *Efecto Biótico General* del horizonte calculándose además el mismo en las cuatro estaciones. Con los cuatro resultados se obtuvo el *Efecto Biótico General Anual Promedio*.

ESCALA "A"

- La colonia "C" encuentra a la colonia "P" a lo largo de una línea curva, tal que engloba al menos 2/3 de la colonia "P". +4
- La colonia "C" encuentra a la colonia "P" a lo largo de una línea curva tal que engloba mas de 1/2 pero menos de 2/3 de la colonia "P". +3
- La colonia "C" encuentra a la colonia "P" a lo largo de una línea curva, tal que engloba mas de 1/3 pero menos de 2/3 de la colonia "P". +2
- La colonia "C" encuentra a la colonia "P" a lo largo de una delgada línea curva, tal que engloba no más de 1/3 de la colonia "P". +1
- Ambas colonias se encuentran a lo largo de una línea recta. 0
- La colonia "P" encuentra a la colonia "C" a lo largo de una curva, tal que engloba no más de 1/3 de la colonia "C". -1

- La colonia "P" encuentra a la colonia "C" a lo largo de una línea curva, tal que engloba mas de $1/3$ pero menos de $1/2$ de la colonia "C". -2
- La colonia "P" encuentra a la colonia "C" a lo largo de una línea curva, tal que engloba mas de $1/2$ pero menos de $2/3$ de la colonia "C". -3
- La colonia "P" encuentra a la colonia "C" a lo largo de una línea curva, tal que engloba mas de $2/3$ de la colonia "C". -4

ESCALA "B"

- La colonia "P" completamente no desarrollada +4
- La colonia "P" por lo menos $2/3$ menor que la colonia control peor no completamente no desarrollada. +3
- La colonia P entre $1/2$ y $2/3$ más pequeña que la colonia control. +2
- La colonia "P" entre $1/3$ y $1/2$ más pequeña que la colonia control. +1
- Cada milímetro de la zona de inhibición entre las colonias es causado por la acción de la colonia "C". +1
- La colonia "P" entre $1/3$ y $1/2$ más pequeña que la colonia control -1
- La colonia "P" entre $1/2$ y $2/3$ más pequeña que la colonia control. -2
- La colonia "P" es $2/3$ mas pequeña que la colonia control -3
- La colonia "P" completamente desarrollada. -4

RESULTADOS Y

DISCUSIÓN

a. ESTUDIOS CUANTITATIVIOS

a.1. HUMEDAD DE LAS MUESTRAS.

El porcentaje de humedad de los distintos horizontes en las distintas estaciones del año tuvo por objeto determinar la variación de este parámetro con relación a los horizontes y/o estaciones del año y relacionarlo con los datos obtenidos en las mediciones de longitud de micelio, diámetro hifal, biomasa fúngica.

Los resultados obtenidos figuran en la **Tabla 8**, siendo cada valor la media de tres réplicas con su desviación standard.

La máxima humedad se obtiene en el otoño, estación en la cual se produce el máximo de precipitaciones. El agua caída percola a través del perfil y es retenida por las partículas del suelo provocando un aumento de la humedad del mismo.

Se observa que en todas las estaciones el horizonte que presenta mayor humedad es el horizonte O_2 y decrece gradualmente a medida que aumenta la profundidad del suelo, este aumento se debe al aumento de la fracción coloidal del horizonte.

El horizonte O_1 presenta en todas las estaciones menor humedad que el horizonte O_2 . Esta disminución se debe a la desecación que se produce en superficie por acción del medio ambiente (temperatura y viento).

A los resultados se les aplicó un Anova de 2 factores (estaciones del año vs. horizontes del suelo) obteniéndose diferencias significativas en el porcentaje de humedad entre los niveles de cada factor y en la intersección de dichos factores [F (estaciones) $3,32 = 274,71$, F (horizontes) $3,32 = 71,60$, F(interacción) $9,32 = 100,16$ $P < 0.05$].

Luego se realizaron pruebas de efecto simple dando diferencias

Muestra	Otoño		Invierno		Primavera		Verano	
	Humedad	Desv est.	Humedad	Desv est.	Humedad	Desv est.	Humedad	Desv est.
O1	21,63	± 0,640937	16,57	± 1,155725	12,97	± 0,564269	12,64	± 1,017988
O2	71,61	± 1,292834	69,04	± 4,278427	57,84	± 6,18101	30,39	± 1,823312
AC	26,61	± 1,509242	25,42	± 1,22277	20,54	± 0,274704	19,14	± 0,829781
II	20,07	± 0,697979	19,48	± 0,987983	13,86	± 1,434262	12,07	± 0,80098

significativas entre los horizontes en las estaciones del año y también en cada una de las estaciones del año en los distintos horizontes.

Finalmente se hicieron contrastes según Tukey donde se encontró que no había diferencias significativas entre las estaciones del año para los horizontes O₁, AC y II. Sin embargo en el horizonte O₂ no hay diferencias significativas entre el otoño y el invierno pero sí entre la primavera y el verano; entre estas dos últimas estaciones y el otoño y el invierno.

Si se analizan los horizontes por estación no hay diferencias significativas entre O₁ y II para invierno, primavera y verano y entre O₁, II y AC en el otoño. Se encontraron diferencias significativas entre AC y O₂ entre otoño y verano y primavera e invierno.

a.2. LONGITUD DEL MICELIO

El cálculo de la longitud del micelio fué el primer paso para estimar la importancia del mismo en cada horizonte en las distintas estaciones del año.

En la **tabla 9** se incluyen los valores obtenidos por el método de la placa de agar. Los valores son la media de tres repeticiones y se expresan en metros de micelio por gramo de suelo seco.

Se puede ver que el horizonte O₂ presenta la mayor cantidad de micelio, la cual decrece en profundidad coincidiendo con el decrecimiento de la humedad y la materia orgánica. Los datos obtenidos por Bååth y Söderström (1979); Hunt y Fogel (1983); Persson et al. (1980) en bosques y Schnürer (1985) en suelos arables, coinciden con este resultado.

La explicación de este fenómeno se encuentra en la disminución del sustrato utilizable, siendo el horizonte O₂ el mas rico en materia orgánica disponible. La materia orgánica aumenta además la humedad del horizonte.

Muestra	Otoño		Invierno		Primavera		Verano	
	Micelio	Desv est.	Micelio	Desv est.	Micelio	Desv est.	Micelio	Desv est.
O1	2,48	± 0,32468	4,37	± 0,19	4,22	± 0,1253	3,72	± 0,314802
O2	32,16	± 8,892306	11,67	± 4,021679	14,17	± 3,3651	7,28	± 0,602329
AC	1,71	± 0,175784	2,49	± 0,156205	4,14	± 0,961613	3,57	± 0,76918
II	1,12	± 0,274955	1,57	± 0,460326	2,94	± 0,305123	2,36	± 0,160935

Tabla 9. Longitud del micelio presente en las muestras, de los diferentes horizontes durante el muestreo.- Cada valor es la media de tres repeticiones la longitud del micelio ± d.-

Esto coincide con lo encontrado en distintos sustratos por Widden y Parkinson (1973); Nagel-De-Boois y Jansen (1966); Parkinson et al. (1968) y Godeas (1983).

En el O₁ la menor cantidad de micelio se halla en otoño antes de la caída de las hojas (Godeas 1982). El nuevo material comienza a ser colonizado por los hongos del suelo desplazando a los que crecían sobre la hoja senescente que tiene crecimiento restringido por las condiciones en que se desarrolla. En invierno la colonización es máxima debido a que la población del suelo se ha instalado en la hojarasca y tiene disponible una gran diversidad de metabólicos, aumenta la humedad y los microorganismos pueden instalarse en ella.

En el O₂ el máximo de micelio coincide con el máximo de humedad en otoño y decrece lentamente hacia el verano donde se encuentra el mínimo de ambos humedad y cantidad de micelio.

A los resultados se les aplicó un Anova de dos factores (estaciones del año vs. horizontes del suelo) observándose diferencias significativas entre los niveles de cada factor y en la interacción [F (estaciones) 3,32 = 20,53, F(horizontes) 3,32 = 182,53 y F (interacción) 9,32 = 11,3) P<0,05]. Se realizaron posteriormente pruebas de efecto simple dando diferencias significativas en los horizontes O₁ y O₂ en las distintas estaciones del año y también en el O₁ invierno y primavera en los distintos horizontes.

Los contrastes según Tukey dieron como resultado una falta de estacionalidad en el O₁ (diferencias no significativas) y diferencias significativas entre el verano y el otoño y estos con respecto al invierno y primavera.

Al analizar los horizontes en las tres estaciones (Otoño, invierno y primavera) la humedad diferencia el horizonte O₂ de los tres restantes (O₁, AC, II).

a.2.1. Importancia del largo hifal

El método de la película de agar (Jones y Mollison 1948) es uno de los más usados para estimar el largo hifal de los hongos del suelo. Las variables que se ajustan en cada estudio a realizar son las siguientes:

1. *Aumento utilizado para realizar el conteo de micelio.* Varios autores han tratado de estandarizar la metodología. Bååth y Söderström (1980), observaron que el largo hifal obtenido con 1250 aumentos fue dos veces mayor que utilizando los aumentos 800 x o 500 x. Ingham y Klein, (1984), calcularon la longitud de micelio utilizando cuatro aumentos distintos 150 x, 300 x, 600 x, y 1000 x, encontraron los valores mayores a 150 x y 300 x que a 600 x y 1000 x. Bååth y Söderström (1980) encontraron largos hifales totales que van desde 210 a 8230 m/g de suelo seco mientras que los valores de Ingham y Klein, (1984) eran de menos de 44 m/gr de suelo seco.

Estos últimos autores especulan sobre esta anomalía diciendo que en suelos con poco micelio a grandes aumentos se pueden pasar por alto los fragmentos pequeños de hifas ya que la superficie explorada es menor.

En nuestro caso se utilizó 400 x.

2. *Tiempo de dispersión.* Söderström (1979) muestra la importancia de un tiempo de dispersión para la cuantificación de hifas en el horizonte orgánico de un suelo de bosque de pino.

Encontró que la cantidad de hifas cuantificadas después de una homogeneización de 10 minutos es 60 % mayor que después de 2 minutos. La intensidad, el tiempo y el procedimiento de homogeneización es más importante en un horizonte con más cantidad de materia orgánica donde los hongos pueden crecer y ramificarse entre las partículas. En nuestra experiencia se determinó que los mejores valores se obtenían con una dispersión de 2 minutos.

3. *Metodo de observación .*

- a. Con contraste de fase (Frankland 1974a) permite observar el contenido citoplasmático de células y hacer visibles las de micelio hialino. En nuestra experiencia usamos este método.
- b. Con tinción con azul de anilina fenólica (Jenkinson et al. 1976) que tiñe diferencialmente células con contenido citoplasmático.

a.3. BIOMASA Y RESPIRACION

Debido a que varios autores (Frankland 1975a; Ineson y Anderson 1982) pensaron que la longitud del micelio no era una buena medida de la biomasa fúngica, Schnürer et al. (1985) incorporaron el cálculo de biomasa fúngica utilizando el diámetro hifal medido con aumento de 1000 x, la densidad fúngica tomada como 1,1 gr/cm³ y el contenido de humedad del micelio como 79% (Bakker y Olsen 1983) y expresaron la biomasa en gr de hongo seco/100 gr de suelo seco. Estos mismos cálculos se realizaron en esta experiencia y los resultados se muestran en las **Tablas 10, 11 y 12**.

El horizonte O₂ es el que presenta mayor biomasa a lo largo del muestreo. Los otros tres horizontes no muestran diferencias significativas.

Burges (1958) establece en los suelos forestales una variación estacional, con valores bajos en invierno (debido a las bajas temperaturas del hemisferio norte) y en verano (debido a la desecación) y un incremento en otoño y primavera debido principalmente al aporte de materia orgánica (MO).

Esto no sucede en este experimento ya que las condiciones ambientales (temperatura y humedad) son amortiguadas. No se observa estacionalidad por temperatura, aunque si por humedad (otoño invierno - primavera verano).

Horizonte	Estación	Otoño	Invierno	Primavera	Verano
O ₁		2,1 x 10 ⁻³			
O ₂		3,2 x 10 ⁻³	3,28 x 10 ⁻³	3,6 x 10 ⁻³	3,51 x 10 ⁻³
AC		2,01 x 10 ⁻³	2,25 x 10 ⁻³	2,04 x 10 ⁻³	2,13 x 10 ⁻³
II		1,78 x 10 ⁻³	1,87 x 10 ⁻³	1,61 x 10 ⁻³	1,73 x 10 ⁻³

Tabla 10. Diametro del micelio, en los diferentes horizontes durante el muestreo.

Horizonte	Estación	Otoño	Invierno	Primavera	Verano
O1		8.58 x 10 ⁻³	15.13 x 10 ⁻³	14.61 x 10 ⁻³	12.57 x 10 ⁻³
O2		258.59 x 10 ⁻³	98.56 x 10 ⁻³	144.16 x 10 ⁻³	70.00 x 10 ⁻³
AC		5.37 x 10 ⁻³	9.81 x 10 ⁻³	13.52 x 10 ⁻³	12.59 x 10 ⁻³
II		2.76 x 10 ⁻³	4.26 x 10 ⁻³	5.91 x 10 ⁻³	5.48 x 10 ⁻³

Tabla 11. Biovolumen de las muestras, en los diferentes horizontes durante el muestreo.

Horizonte	Estación	Otoño	Invierno	Primavera	Verano
O ₁		9,44 x 10 ⁻³	16,64 x 10 ⁻³	16,07 x 10 ⁻³	13,83 x 10 ⁻³
O ₂		284,45 x 10 ⁻³	108,42 x 10 ⁻³	158,58 x 10 ⁻³	77,00 x 10 ⁻³
AC		5,91 x 10 ⁻³	10,80 x 10 ⁻³	14,87 x 10 ⁻³	13,85 x 10 ⁻³
II		3,04 x 10 ⁻³	4,69 x 10 ⁻³	6,5 x 10 ⁻³	6,03 x 10 ⁻³

Tabla 12. Biomasa de las muestras, en los diferentes horizontes durante el muestreo.

Puede verse que a lo largo del perfil hay una relación entre humedad y biomasa.

La humedad es citada frecuentemente como un factor primario (relacionada con el contenido de materia orgánica) que controla la biomasa fúngica (Parkinson et al. 1968; Söderström 1979; Lodge 1993; Lodge et al. 1994). La temperatura extrema (Flanagan y Van Cleve 1977) y los ciclos normales de humedad y desecación (Lodge et al. 1994) constituyen reguladores naturales de la mineralización de los nutrientes y por lo tanto de la productividad forestal..

Todas las mediciones de biomasa aumentan con el contenido de materia orgánica disponible. La correlación entre la materia orgánica y el tamaño de la biomasa microbiana se ha medido en otros ecosistemas (van Er y Meyer - Reil 1982). La distribución del tamaño de las bacterias esta relacionada con el nivel de crecimiento de la población. Las células pequeñas tienen una relación superficie/volumen grande que se adapta a condiciones de pocos nutrientes lo que le permite una mejor interacción con el sustrato (Kjelleberg et al. 1982)

Esta relación ha sido encontrada por Schnürer et al. (1985), en suelos agrícolas y por nosotros en este trabajo viéndose los menores diámetros hifales en el horizonte AC.

a. 3.1. Importancia de la respiración.

Los datos de la cantidad de oxígeno consumido que figuran en la **tabla 13**, corresponden a la masa microbiana total.

Según diferentes autores (Shield et al. 1973; Flanagan y Van Cleve 1977; Vancura y Kunc 1977; Nannipiere et al. 1978; Anderson y Domsch

1980) los hongos contribuyen con el 80 al 90% de la respiración total de la biomasa. El resto corresponde a las bacterias.

Es por ello que si bien solo se ha medido la respiración total, la correspondiente a la población fúngica si bien es menor, vamos a suponer que esta guarda la misma proporción en los diferentes horizontes y en las distintas estaciones.

Las variables abióticas más comúnmente usadas para explicar los patrones de respiración en el suelo son la temperatura y la precipitación (Howard y Howard 1979; Orchard y Cook 1983; Salonijs, 1983). Estas dos variables ambientales ejercen su influencia por efecto directo sobre la evolución del CO₂ y también indirectamente alterando otros parámetros abióticos tal como la difusión gaseosa.

Los resultados obtenidos (al variar la temperatura o al variar la humedad de la muestra a una misma temperatura). Se muestra en la **Tabla 13**.

Al analizarla se ve que si bien un aumento de 10°C en la temperatura (15°C y 25°C con la humedad natural de la muestra) provoca un aumento en la actividad microbiana absoluta en los dos horizontes orgánicos, es el agregado de agua lo que permite la expresión de los microorganismos del horizonte O₁ alcanzando en este los valores más altos.

La actividad microbiana se expresa en este horizonte a 25°C y 60% de capacidad de campo la variación en estado creciente de invierno, primavera, otoño, verano.

Se puede determinar que los factores que están influyendo sobre la biomasa en los horizontes orgánicos, son en primer lugar la temperatura y luego la humedad esto coincide con los resultados obtenidos por Witkamp (1966). El rol de la temperatura, está dirigido en general a elevar la actividad respiratoria, mientras que la humedad actúa como modificador secundario produciendo directamente variaciones en la disponibilidad del sustrato y la actividad enzimática de los hongos (Cowling y MacLean 1981).

Muestra 15°C	Otoño		Invierno		Primavera		Verano	
	Respiración	Desv est.						
O1	0,9636	0,0548	0,1012	0,0809	0,08118	0,0663	0,1565	0,1616
O2	0,7871	0,2111	0,2455	0,1226	1,0454	0,1924	0,5483	0,2454
AC	0,1546	0,0392	0,1292	0,1641	0,0285	0,0198	0,199	0,0659
II 25°C	0,0815	0,0206	0,0235	0,019	0,0256	0,0179	0,142	0,0504
O1	2,4598	0,1404	0,0647	0,0523	0,5776	0,3471	0,2729	0,2639
O2	1,6183	0,5242	0,6183	0,2782	1,9046	0,553	1,3228	1,004
AC	0,2029	0,1116	0,3259	0,4212	0,0536	0,0316	0,1676	0,103
II 25°C Sat.	0,1007	0,0533	0,027	0,0345	0,0534	0,0212	0,1839	0,3541
O1	5,9869	0,3662	3,5501	0,4298	4,2564	0,8208	8,9939	2,8176
O2	1,8512	0,3048	2,6794	0,6055	2,3069	0,1815	2,2446	0,515
AC	0,3659	0,0889	0,0721	0,038	0,0129	0,0112	0,3675	0,2714
II	0,2699	0,0913	0,0218	0,021	0,0313	0,0439	0,2835	0,1294

Tabla 13. Cantidad de Oxígeno consumido por gr de Peso Seco de cada muestra por Hora, de los diferentes horizontes durante el muestreo.- Cada valor es la media de tres repeticiones \pm d.-

Otro factor importante es la caída de las hojas. Esta modifica el contenido de humedad y la cantidad y calidad de los nutrientes.

Söderström (1979a) estudiando los horizontes minerales encontró que la temperatura y la humedad no son los factores que influyen en la tasa de respiración lo que influye es la cantidad de materia orgánica disponible.

A lo largo del perfil podemos considerar que se establece una sucesión de microorganismos que reemplaza a la flora fúngica que tenía la hojarasca al llegar al suelo.

Como se produce este proceso?

La sucesión puede ser considerada como un proceso de 3 pasos: arribo, establecimiento y reemplazo, aunque esta simplificación puede falsear la complejidad verdadera del proceso.

Al comienzo de los estudios ecológicos los investigadores como Garret (1956) pensaron que la llegada de los microorganismos estaba dada por esporas, debido a que estas son unidades discretas y fácilmente cuantificables. La llegada de las esporas a un sustrato en particular puede ser considerado un proceso de selección que depende de la distancia en que se encuentre el recurso de la fuente de infección, la topografía, la estación, el ciclo de vida y el mecanismo de dispersión del organismo (pasivo o activo) y también la velocidad relativa del aire por la que la spora es transportada. Un atributo importante es la rapidez con que el hongo colonizador forma el tubo germinativo y la rapidez penetración en el sustrato.

Se despreció el potencial que tenía el micelio en la colonización, la invasión producida de esta forma es un proceso pasivo en el cual los hongos a través de sus atributos de explorar, reconocer, crecer hacia el sustrato, actúa como una unidad coordinada en la conservación de su masa y energía, (Cooke y Rayner 1984; Rayner y Boddy 1988). Estos autores puntualizaron las ventajas para los hongos saprobios para su establecimiento en un sustrato a través de la colonización por micelio. Estas son: captura de sustrato de manera

rápida y efectiva; sinergismo entre hifas individuales, con reducción de los problemas asociados a incompatibilidad somática, la cual es común en casos de hifas que provienen de distintas esporas. En los sustratos continuos como es la hojarasca del suelo; donde el contacto es estrecho este tipo de invasión es el mas probable. La proximidad es uno de los requisitos fundamentales. (Carrithers y Rayner 1979).

En una situación pionera como es la caída de la hoja, la competición entre micelios no es inmediata sólo se produce cuando estos al crecer se aproximan. Al depositarse las esporas sobre la hojarasca se ha visto que existe estimulación o inhibición en la germinación, aparece al poco tiempo la incompatibilidad somática con otros individuos debido a la competición por sustrato y la acción de los microartopodos que influyen en el establecimiento de las especies ruderales no adaptadas a esta nueva situación.

El inóculo potencial de un hongo saprofítico fue definido por Garrett (1956) como la energía de crecimiento de un hongo en condiciones de colonizar un sustrato cuando arriba a su superficie. Esto está gobernado por factores tales como densidad de propágulos, edad de las hifas, y condiciones del ambiente que incluyen efecto de los predadores y además por la difusión de los nutrientes desde el sustrato. El éxito de la colonización depende del balance entre la habilidad saprofítica y el inóculo potencial y donde una habilidad saprofítica pobre puede ser compensada por inóculo potencial alto.

Esta situación se da en los horizontes orgánicos O_1 , O_2 , (Frankland 1992) pero se puede observar marcadamente por los parámetros medidos en el O_2 ya que los factores externos oscurecen los resultado obtenidos en O_1 . O bien que parte de la biomasa fúngica medida en el horizonte O_2 no es funcional.

Reemplazo, ocurre cuando un hongo tiene ventaja sobre otro. Es propio de los individuos que tienen menos requerimientos nutricionales ya que ocupan un sustrato modificado donde han sido utilizados los constituyentes

mas fácilmente degradables por los ocupantes tempranos de la sucesión (Flankland 1992).

Si pensamos que parte de la materia orgánica es lavada hacia el interior del perfil, los hongos que la colonizan en los horizontes minerales tienen en general crecimiento mas lento que se traduce en respiración mas baja y menos cantidad de biomasa miceliana.

b. ESTUDIOS CUALITATIVOS

b.1. ANÁLISIS DE LAS COMUNIDADES FÚNGICAS (Resultados).

b.1.1. Análisis General

En el análisis de componentes principales (ACP) efectuado sobre la matriz de frecuencias fúngicas, 62 especies por 48 muestras, los primeros cinco componentes explicaron el 42.45 % de la variación entre las muestras, con relación a las especies presentes y sus valores de frecuencia.

Las contribuciones de las especies pueden verse en la **Tabla 14**.

El componente 1 segrega 7 muestras correspondientes al horizonte AC, 5 al horizonte I y 1 al horizonte O₂ caracterizados por la presencia de las especies *Aspergillus versicolor*, *Humicola fuscoatra* var *longispora*, *Trichoderma saturnisporum* y *Xylohypha curta* de las muestras ubicadas en el extremo negativo caracterizadas por la presencia de la especie *Pestalotiopsis oxyanthi*. Los tres muestreos de verano del horizonte AC se ubican en el extremo positivo del componente 1 (**Fig. 18**).

El componente 2 segrega 9 muestras del horizonte O₁, 2 del horizonte O₂ y 4 del horizonte AC caracterizadas por la presencia de *Fusarium sambucinum*, *Trichoderma viride*, *Paecilomyces marquandii*, de las muestras ubicadas en el sector negativo del componente 2 y caracterizadas por la presencia de la especie *Trichoderma longibrachiatum*. (**Fig. 19**)

El componente 4 segrega 1 muestra del horizonte O₂, 9 muestras del horizonte AC y 9 del horizonte II ubicadas en el sector positivo del componente y caracterizadas por la presencia de las especies *Fusarium equiseti*, *Aspergillus terricola*, y el resto de las muestras se ubican en el extremo negativo y están caracterizadas por la especie *Pestalotiopsis oxyanthi* (**Fig. 18**).

La combinación del componente 1 (C1) por el componente 4 (C4) (**fig. 18**) segrega las muestras del horizonte AC y del horizonte II. Esta combinación es la que mejor separa los censos de los horizontes O₁ y O₂ (horizontes orgánicos) del resto.

Las muestras del horizonte AC se segregan en dos grupos uno de ellos otoño y primavera se ubica en el extremo positivo del componente C4 y el otro invierno-verano en el extremo positivo del componente C1.

Las muestras del horizonte II se agrupan cercanas al 0 de los componentes C1 y C4.- Las de O₁ y O₂ se agrupan en el sector negativo formados por los componentes C1 y C4.

La combinación del componente 2 (C2) por el componente 4 (C4) (**fig. 19**) es la que mejor segrega las muestras de los horizontes O₁, O₂, AC y II.

Las muestras del horizonte O₁ de primavera-verano se agrupan en el extremo positivo del componente C2 y las de otoño-invierno cercanas al origen del componente C2.

Las muestras del horizonte AC de otoño-primavera se agrupan en el extremo positivo del componente C4 y las muestras de invierno cercanas al origen del componente C4.

Las muestras del horizonte II se agrupan en el extremo negativo del componente C2.

Las muestras del horizonte O₂ se agrupan en el sector negativo de ambos componentes C2 y C4.

Los censos fueron analizados mediante análisis discriminante (AD) utilizando como *variable de agrupamiento los horizontes del suelo*.

El análisis discriminante dio como resultado 3 funciones, las cuales explicaron el 100% de la varianza total. (**Tabla 15**)

La primera función estuvo asociada con *Aureobasidium pullulans* y *Paecilomyces marquandii*. La segunda función con *Aureobasidium pullulans*, *Paecilomyces marquandii* y *Pestalotiopsis oxyanthi* (-) y la tercera función con *Fusarium equiseti* y *Humicola fuscoatra* var. *longispora*.

La distribución de las muestras en relación a las dos primeras funciones discriminantes (**fig. 20**) muestra que los censos del horizonte O₁ están asociados a valores positivos de la variable canónica 1 (V1), los censos del horizonte O₂ están asociados con valores negativos de la variable canónica 2 (V2) y los censos de los horizontes minerales AC y II están asociados con valores positivos de V2 y negativos de V1.

La clasificación general obtenida del análisis discriminante muestra que el 95,8 % de las muestras fueron bien clasificadas. (**Tabla 16**)

Dos muestras del horizonte AC fueron asignadas al horizonte II.

	C1	C2	C3	C4	C5
X(2) <i>Trichoderma harzianum</i>	-0.190	0.256	-0.587	-0.131	0.288
X(3) <i>Trichoderma hamatum</i>	0.056	0.169	-0.216	0.170	0.585
X(4) <i>Trichoderma koningii</i>	0.029	-0.203	-0.426	-0.387	0.259
X(5) <i>Trichoderma pseudokoningii</i>	0.008	-0.162	-0.243	-0.114	0.650
X(6) <i>Trichoderma longibrachiatum</i>	-0.222	0.404	-0.622	-0.166	0.048
X(7) <i>Trichoderma viride</i>	0.019	0.844	-0.145	-0.032	0.011
X(8) <i>Trichoderma aureoviride</i>	-0.275	-0.263	-0.209	-0.023	0.240
X(9) <i>Trichoderma saturnisporum</i>	0.733	-0.073	-0.107	0.362	-0.021
X(10) <i>Pestalotiopsis oxyanthi</i>	0.429	0.411	-0.080	0.557	0.252
X(11) <i>Mucor circinelloides</i>	-0.120	-0.116	-0.027	-0.110	0.717
X(12) <i>Mucor griseo lilacinus</i>	-0.128	-0.165	-0.101	-0.193	0.623
X(13) <i>Mucor hiemalis</i>	-0.211	0.114	-0.067	-0.311	-0.170
X(14) <i>Mucor subtilissimus</i>	-0.032	-0.154	-0.213	-0.074	-0.245
X(15) <i>Mucor corticolus</i>	-0.080	-0.084	-0.035	-0.084	0.554
X(16) <i>Mucor sp.</i>	-0.063	0.529	0.255	0.408	0.035
X(17) <i>Fusarium oxysporum</i>	-0.214	-0.225	-0.440	-0.062	-0.274
X(18) <i>Fusarium equiseti</i>	-0.100	-0.075	-0.050	0.785	-0.039
X(19) <i>Fusarium solani</i>	-0.149	0.607	0.177	-0.152	-0.068
X(20) <i>Fusarium sambucinum</i>	-0.128	0.890	-0.160	-0.125	-0.091
X(21) <i>Fusarium moniliforme</i>	0.314	0.070	-0.351	0.254	0.024
X(22) <i>Fusarium sp.</i>	-0.170	-0.217	-0.464	-0.232	-0.309
X(23) <i>Gliocladium roseum</i>	0.649	-0.075	-0.158	0.492	-0.050
X(24) <i>Aspergillus terreus</i>	-0.232	-0.229	-0.455	-0.266	-0.022
X(25) <i>Aspergillus versicolor</i>	0.778	-0.080	-0.021	-0.251	-0.081
X(26) <i>Aspergillus fumigatus</i>	0.490	-0.107	-0.076	0.013	-0.187
X(27) <i>Aspergillus terricola</i>	0.121	-0.069	-0.136	0.673	-0.049
X(28) <i>Aspergillus sp.</i>	-0.151	-0.203	-0.114	-0.224	0.668
X(29) <i>Mortierella isabellina</i>	-0.130	-0.003	-0.092	-0.005	0.745
X(30) <i>Mortierella sp.</i>	0.122	-0.204	-0.296	-0.374	0.131
X(31) <i>Verticillium chlamyosporium</i>	0.012	-0.078	-0.019	-0.031	0.608
X(32) <i>Penicillium manginii</i>	0.652	-0.087	-0.062	0.048	-0.080
X(33) <i>Penicillium citreonigrum</i>	-0.149	-0.181	0.131	0.300	-0.109
X(34) <i>Penicillium jensenii</i>	-0.027	-0.044	-0.149	0.419	0.006
X(35) <i>Penicillium paraherquei</i>	-0.081	-0.194	-0.069	0.455	-0.150
X(36) <i>P. verrucosum var. cyclopium</i>	-0.140	-0.147	0.445	0.104	-0.062
X(37) <i>Rhizopus arrhizus</i>	0.396	-0.047	-0.103	0.485	-0.069
X(38) <i>Humicola fuscoatra</i>	0.531	-0.100	-0.100	0.130	0.195
X(39) <i>Humicola fuscoatra var. fuscoatra</i>	-0.127	-0.062	0.108	0.316	-0.042
X(40) <i>Humicola fuscoatra var. longispora</i>	0.752	0.043	-0.092	0.007	0.067
X(41) <i>Talaromyces flavus var. macroporus</i>	0.062	-0.086	-0.220	0.495	-0.163
X(42) <i>Talaromyces flavus var. flavus</i>	-0.044	-0.146	0.199	0.025	-0.094
X(43) <i>Talaromyces wortmannii</i>	0.128	0.010	0.047	0.366	0.079
X(44) <i>Talaromyces sp.</i>	0.016	-0.030	0.006	0.465	-0.022
X(45) <i>Scolecobasidium constrictum</i>	-0.242	-0.219	-0.493	-0.271	-0.271
X(46) <i>Phoma epicoccina</i>	-0.126	0.012	0.457	-0.114	-0.032
X(47) <i>Oidiodendron griseum</i>	0.017	-0.158	0.177	-0.061	-0.134
X(48) <i>Paecilomyces marquandii</i>	-0.130	0.867	-0.168	-0.123	-0.094
X(49) <i>Cephalosporium sp.</i>	0.519	-0.134	-0.041	-0.188	-0.204
X(50) <i>Paecilomyces sp.</i>	0.583	0.087	-0.052	0.345	0.151
X(51) <i>Cylindrocarpon sp.</i>	0.519	-0.003	0.008	0.011	-0.121
X(52) <i>Xylohypha curta</i>	0.688	-0.114	0.019	-0.135	-0.093
X(53) <i>Cladosporium sphaerospermum</i>	-0.143	-0.125	0.435	-0.064	-0.143
X(54) <i>Cladosporium oxysporum</i>	-0.188	0.094	0.707	-0.249	-0.176
X(55) <i>Cladosporium cladosporioides</i>	-0.157	0.011	0.658	-0.239	-0.124
X(56) <i>Nigrospora sphaerica</i>	0.356	-0.107	0.022	-0.070	0.013
X(57) <i>Gliomastix est. de Wallrothiella subiculosa</i>	-0.065	0.495	0.227	-0.094	-0.364
X(58) Micelio dematiáceo estéril	-0.195	0.572	0.267	-0.116	-0.112
X(60) <i>Aureobasidium pullulans</i>	-0.192	0.136	0.697	-0.271	-0.162
X(62) <i>Epicoccum purpurascens</i>	-0.090	0.513	-0.048	-0.103	-0.085
Autovalor	5.903	5.565	5.014	4.842	4.568
% Variable Explicada	13.28	10.47	6.91	6.04	5.75

Contribuciones de las especies fúngicas utilizadas para caracterizar los factor

Tabla 14. Contribuciones de la especies fúngicas a los primeros 5 componentes (F1 – F5) derivados del Análisis de Componentes Principales efectuado para los Horizontes Orgánicos y Minerales durante el muestreo

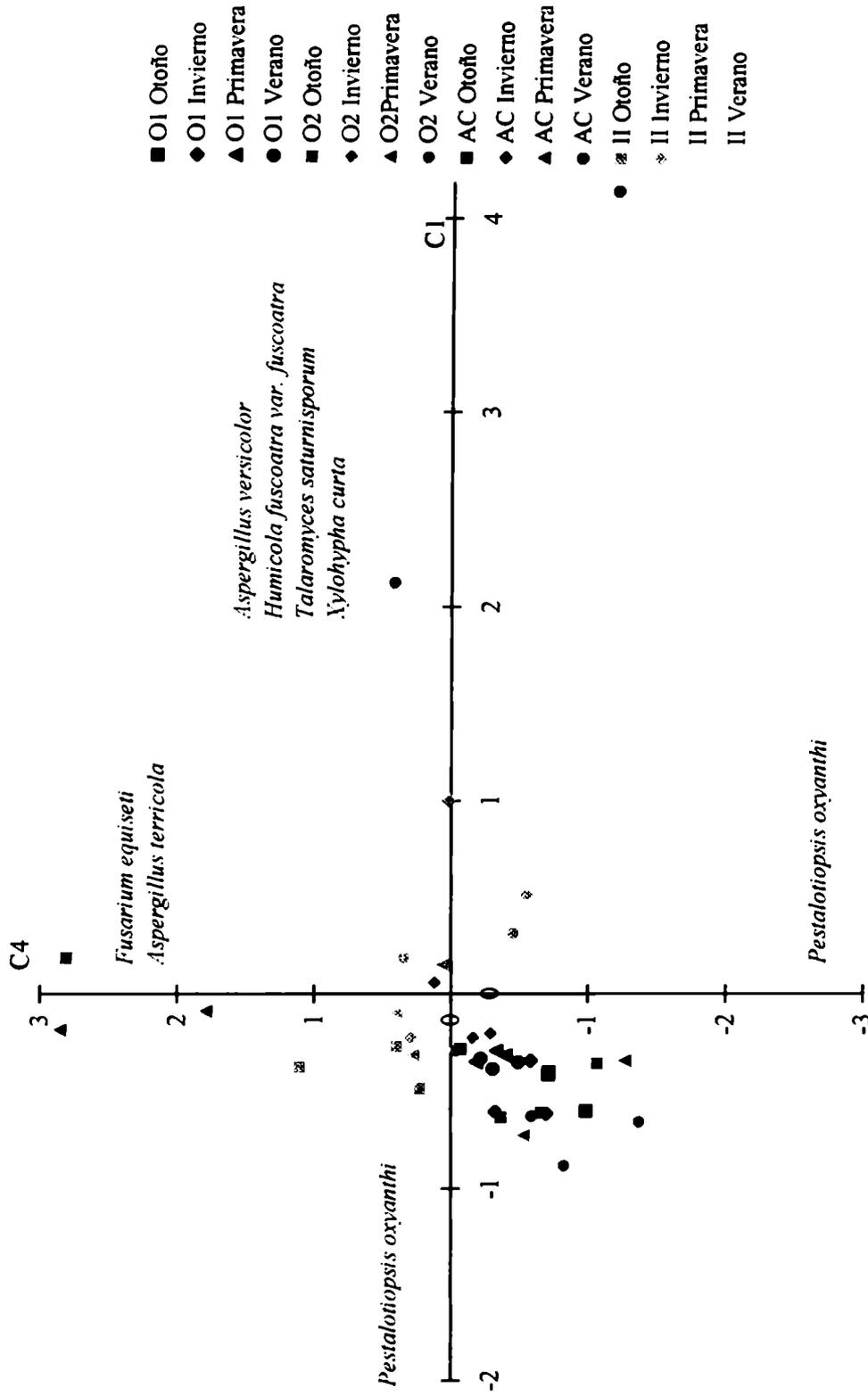


Fig. PCA distribución de las muestras en el espacio de los componentes C1 y C4 para el perfil del suelo.

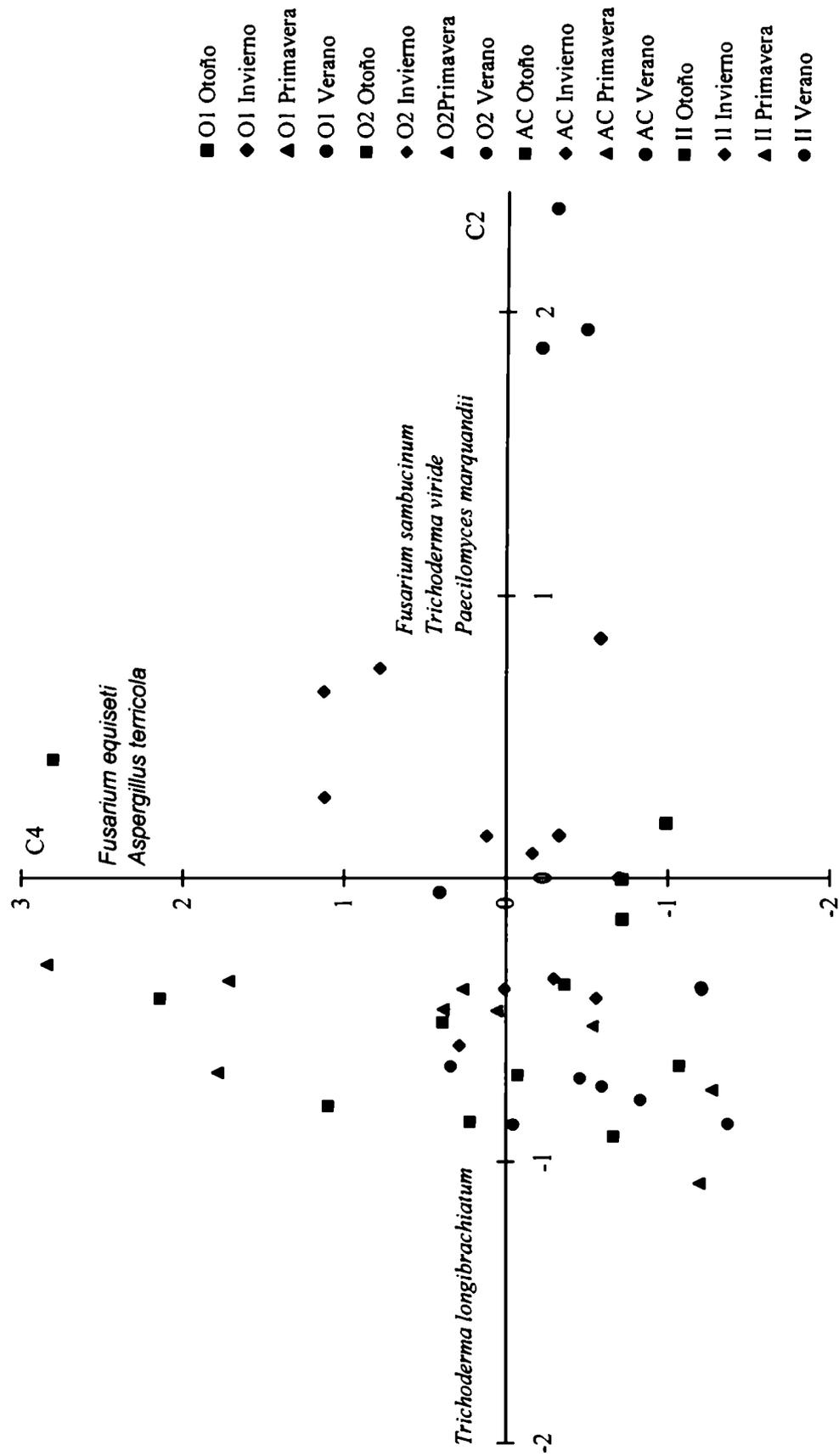
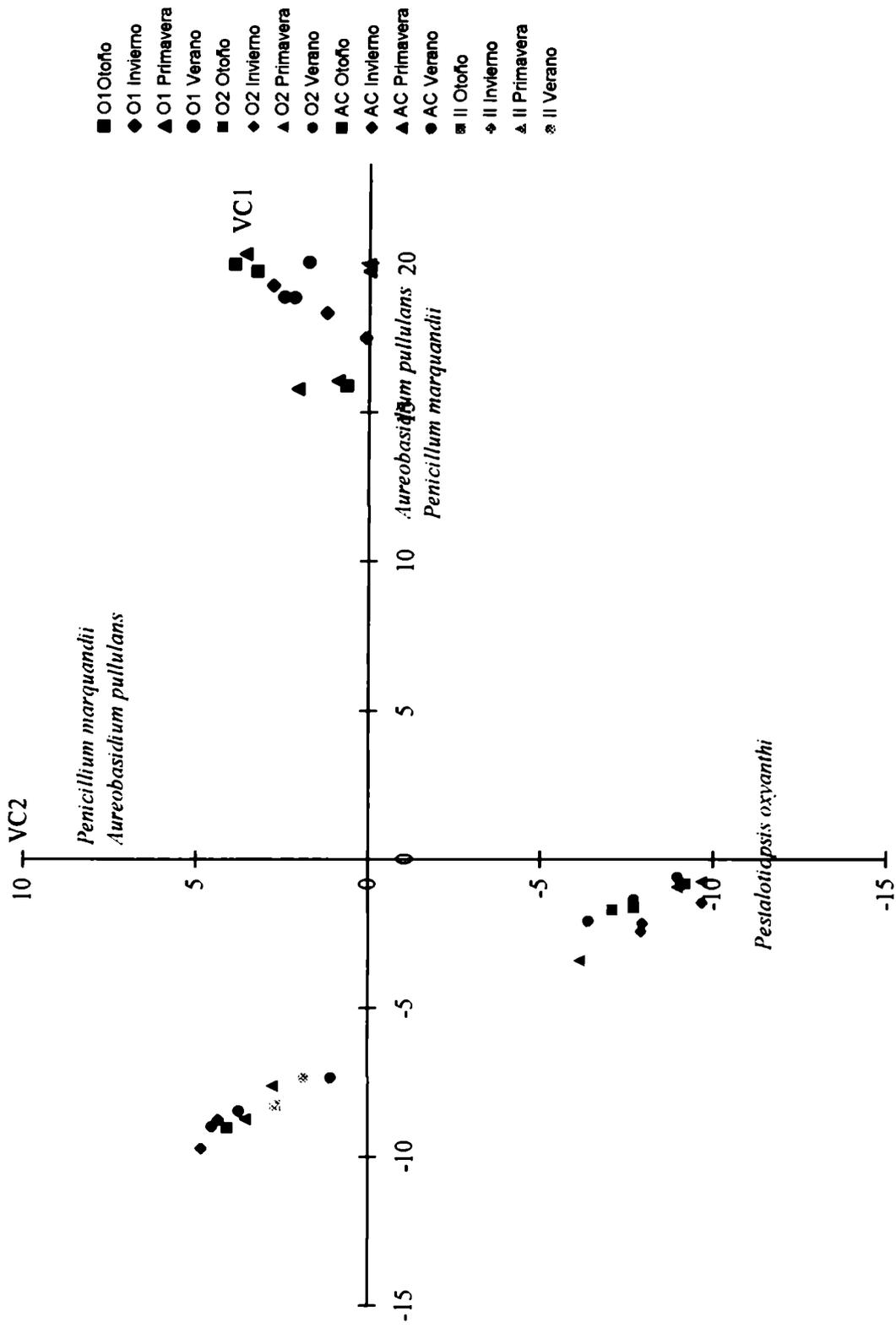


Fig. PCA distribución de las especies en el espacio de los componentes C2 y C4 para el perfil del suelo.

Variable	Coeficiente estandarizado para las variables canónicas		
	F1	F2	F3
<i>Trichoderma koningii</i>	0,64066	-0,54779	0,21982
<i>Pestalotiopsis oxyanthi</i>	0,70006	-1,27492	0,15084
<i>Fuarium equiseti</i>	-0,16382	0,30345	1,10191
<i>Humicola fuscoatra</i> var. <i>fuscoatra</i>	-0,54006	0,80006	0,97609
<i>Paecilomyces marquandii</i>	4,63614	1,99631	0,11664
<i>Aureobasidium pullulans</i>	5,69164	2,31908	0,15109
<i>Epicoccum purpurascens</i>	0,98866	0,75375	-0,00407
Varianza explicada acumulada	83	99	100

Tabla 15. Coeficiente estandarizado para las variables canonicas. Varianza explicada.



Grupo	% Clasificación correcta	N° de casos clasificados			
		O ₁	O ₂	AC	II
O ₁	100	12	0	0	0
O ₂	100	0	12	0	0
AC	83,3	0	0	10	2
II	100	0	0	0	12
Total	95,8	12	12	10	14

Tabla 16. Clasificación del **Análisis discriminante** basado en las frecuencias de los hongos del suelo, usando los **horizontes** como variable discriminante.

a.1.2. Análisis de Los Horizontes Orgánicos

En el análisis de componentes principales (ACP) efectuado sobre la matriz de frecuencias fúngicas, 62 especies por 24 muestras, los primeros cinco componentes explicaron el 58.08 % de la variación entre las muestras, con relación a las especies presentes y sus valores de frecuencia.

Las contribuciones de las especies pueden verse en la **Tabla 17**.

El componente 1 segrega 8 muestras correspondientes al horizonte O₁ y 2 al horizonte O₂ ubicadas en el extremo positivo del componente y caracterizadas por la presencia de las especies *Fusarium sambucinum*, *Paecilomyces marquandii* y *Trichoderma viride* el resto de las muestras están ubicadas en el extremo negativo y están caracterizadas por la presencia de la especie *Trichoderma longibrachiatum*. (**Fig. 21**)

El componente 2 segrega 6 muestras correspondientes al horizonte O₁ y 2 al horizonte O₂ ubicadas en el extremo positivo y caracterizadas por la presencia de las especies de *Cladosporium oxysporum*, *Aureobasidium pullulans* y *Cladosporium cladosporioides*; en el sector negativo del componente 2 están ubicadas las muestras caracterizadas por la presencia de la especie *Trichoderma harzianum*. (**Fig. 21**)

El componente 5 segrega 5 muestras correspondientes al horizonte O₁ y 6 al horizonte O₂ las muestras que están ubicadas en el extremo positivo están caracterizadas por la presencia de las especies *Pestalotiopsis oxyanthi*, *Trichoderma hamatum*, *Humicola fuscoatra var longispora* y *Talaromyces sp.* El resto de las muestras están ubicadas en el extremo negativo del C5 y están caracterizadas por la presencia de las especies *Mucor hiemalis* y *Mucor subtilissimus*. (**Fig. 22**)

La combinación del componente 1 (C1) por el componente 2 (C2) (**fig. 21**) segrega las muestras del horizonte O₁ en dos grupos, de las muestras del horizonte O₂.

Las muestras del horizonte O₁ las separa en dos grupos uno de ellos (primavera y verano) se ubica en el extremo positivo del componente C1 y el otro (otoño-invierno) en el extremo positivo del componente C2.

La mayoría de las muestras del horizonte O₂ se agrupan en el extremo negativo del componente C1 y C2.

La combinación del componente 1 (C1) por el componente 5 (C5) (**fig. 22**) segrega las muestras de los horizontes O₁ y O₂, en dos grupos cada uno:

a) las del horizonte O₁ de primavera-verano se agrupan en el extremo positivo del componente C1 y la mayoría de las de otoño-invierno en el sector negativo del componente C1 cercanas al origen.

b) las del horizonte O₂ de primavera, verano y otoño se agrupan en el extremo negativo del componente C1 y las de invierno en el extremo positivo del componente C5.

Los censos de los horizontes orgánicos fueron analizados mediante análisis discriminante (AD) utilizando como *variable de agrupamiento los horizontes*.

El análisis discriminante dió como resultado 1 función la cual explicó el 100% de la varianza total. (**Tabla 18**)

La función estuvo asociada con *Mucor sp.* y *Gliomastix* est de *Wallrothiella subiculosa* y *Fusarium moniliforme* (-).

La distribución de las muestras en relación a las dos primeras funciones discriminantes muestra (**fig.23**) que los censos del horizonte O₁ están asociados a valores positivos de la variable canónica 1 (V1) y los censos del horizonte O₂ están asociados a valores negativos de V1.

La clasificación general obtenida del análisis discriminante muestra que el 100 % de las muestras fueron bien clasificadas. (Tabla 19)

Los censos de los horizontes orgánicos fueron analizados mediante análisis de discriminante (AD) utilizando como *variable de agrupamiento las estaciones*.

El análisis de discriminante dio como resultado 7 funciones, las cuales explicaron el 100% de la varianza total. Las tres primeras explicaron el 98.6 % de la varianza total. (Tabla 20)

La primera función estuvo asociada con *Trichoderma hamatum*, *Fusarium solani* y *Fusarium sambucinum* (-). La segunda con *Phoma epicoccina* (-), *Fusarium solani* (-) y *Cladosporium oxysporum*. La tercera con *Trichoderma hamatum*, *Phoma epicoccina* (-) y *Cladosporium oxysporum*.

Se observa la separación de los dos horizontes entre sí y también por estaciones, en especial para el horizonte O₁.

La distribución de las muestras en relación a las dos primeras funciones discriminantes muestra (fig. 24) que los censos de otoño del horizonte O₁ está asociado a valores positivos de las variables canónicas 1 y 2 (V1 y VC2), los censos de verano del horizonte O₁ está asociado a valores positivos de la variable canónicas 2 (VC2) y valores negativos de la variable canónica 1 (VC1), los censos de primavera del horizonte O₁ está asociado a valores negativos de las variables canónicas 1 y 2 (V1 y VC2), los censos de invierno del horizonte O₁ está asociado a valores positivos de la variable canónica 1 (VC1) y a valores negativos de la variable canónica 2 (VC2). Los censos del horizonte O₂ de otoño e invierno están asociados con valores positivos de las variables canónicas 1 y 2 (V1 y V2) y los censos de primavera y verano con valores positivos de V2 y negativos de V1.

La clasificación general obtenida del análisis de discriminante muestra que el 100 % de las muestras fueron bien clasificadas. (**Tabla 21**)

	C 1	C 2	C 3	C 4	C 5
X(2) <i>Trichoderma harzianum</i>	0.046	0.770	0.106	-0.148	0.104
X(3) <i>Trichoderma hamatum</i>	-0.080	-0.270	0.407	0.009	0.547
X(4) <i>Trichoderma koningii</i>	-0.615	-0.300	0.060	-0.090	-0.358
X(5) <i>Trichoderma pseudokoningii</i>	-0.421	-0.296	0.556	-0.014	0.029
X(6) <i>Trichoderma longibrachiatum</i>	0.729	-0.408	-0.032	-0.214	-0.337
X(7) <i>Trichoderma viride</i>	0.838	-0.248	-0.166	-0.275	0.059
X(8) <i>Trichoderma aureoviride</i>	-0.353	-0.188	0.256	0.059	-0.494
X(10) <i>Pestalotiopsis oxyanthi</i>	0.337	-0.259	-0.061	0.357	0.662
X(11) <i>Mucor circinelloides</i>	-0.105	-0.071	0.758	-0.040	0.189
X(12) <i>Mucor griseo lilacinus</i>	-0.210	-0.109	0.565	-0.033	-0.170
X(13) <i>Mucor hiemalis</i>	0.020	-0.099	-0.214	0.243	0.650
X(14) <i>Mucor subtilissimus</i>	-0.210	-0.218	-0.104	-0.009	0.552
X(15) <i>Mucor corticolus</i>	-0.065	-0.084	0.614	-0.049	0.250
X(16) <i>Mucor sp.</i>	0.481	0.393	-0.261	0.389	0.203
X(17) <i>Fusarium oxysporum</i>	-0.386	-0.271	-0.299	-0.073	-0.073
X(19) <i>Fusarium solani</i>	0.546	0.006	-0.205	0.449	-0.045
X(20) <i>Fusarium sambucinum</i>	0.855	-0.224	-0.237	-0.291	-0.011
X(21) <i>Fusarium moniliforme</i>	-0.170	-0.474	-0.253	-0.095	-0.124
X(22) <i>Fusarium sp.</i>	-0.494	-0.219	-0.424	-0.220	0.269
X(23) <i>Gliocladium roseum</i>	0.033	-0.169	0.056	-0.117	0.221
X(24) <i>Aspergillus terreus</i>	-0.575	-0.282	-0.261	-0.154	0.237
X(28) <i>Aspergillus sp.</i>	-0.181	-0.116	0.745	-0.057	0.296
X(29) <i>Mortierella isabellina</i>	-0.065	-0.140	0.743	-0.061	-0.072
X(30) <i>Mortierella sp.</i>	-0.374	-0.212	0.049	-0.166	-0.316
X(31) <i>Verticillium chlamydosporium</i>	-0.029	-0.053	0.783	-0.054	0.023
X(32) <i>Penicillium manginii</i>	-0.319	-0.048	-0.226	-0.219	0.175
X(36) <i>P. verrucosum var. cyclopium</i>	-0.131	0.319	-0.076	0.747	0.006
X(38) <i>Humicola fuscoatra</i>	0.039	0.004	0.657	-0.031	0.157
X(40) <i>Humicola fuscoatra var. longispora</i>	-0.143	-0.115	-0.037	0.089	0.546
X(44) <i>Talaromyces sp.</i>	-0.143	-0.115	-0.037	0.089	0.546
X(45) <i>Scolecobasidium constrictum</i>	-0.436	-0.338	-0.348	-0.122	-0.161
X(46) <i>Phoma epicoccina</i>	-0.042	0.360	-0.089	0.598	0.091
X(47) <i>Oidiodendron griseum</i>	-0.000	-0.000	-0.000	-0.000	-0.000
X(48) <i>Paecilomyces marquandii</i>	0.842	-0.235	-0.230	-0.290	0.012
X(51) <i>Cylindrocarpon sp</i>	0.130	-0.121	-0.094	0.661	-0.078
X(53) <i>Cladosporium sphaerospermum</i>	0.035	0.176	-0.117	0.818	0.013
X(54) <i>Cladosporium oxysporum</i>	0.046	0.938	-0.196	-0.015	-0.086
X(55) <i>Cladosporium cladosporioides</i>	-0.073	0.870	-0.151	0.113	-0.068
X(57) <i>Gliomastix est. de Wallrothiella subiculosa</i>	0.698	0.155	-0.380	0.163	-0.338
X(58) <i>Micelio dematiáceo estéril</i>	0.425	0.539	-0.351	-0.383	-0.013
X(60) <i>Aureobasidium pullulans</i>	0.049	0.905	-0.215	0.234	-0.096
X(62) <i>Epicoccum purpurascens</i>	0.465	-0.205	-0.165	0.265	-0.011
Autovalor	6.820	5.668	5.434	3.690	3.363
% Variable Explicada	21.50	11.63	10.55	7.59	6.81

Contribuciones de las especies fúngicas utilizadas para caracterizar los factores

Tabla 17. Contribuciones de las especies fúngicas a los primeros 5 componentes (F1 – F5) derivados del Análisis de Componentes Principales efectuado para los Horizontes Orgánicos durante el muestreo.

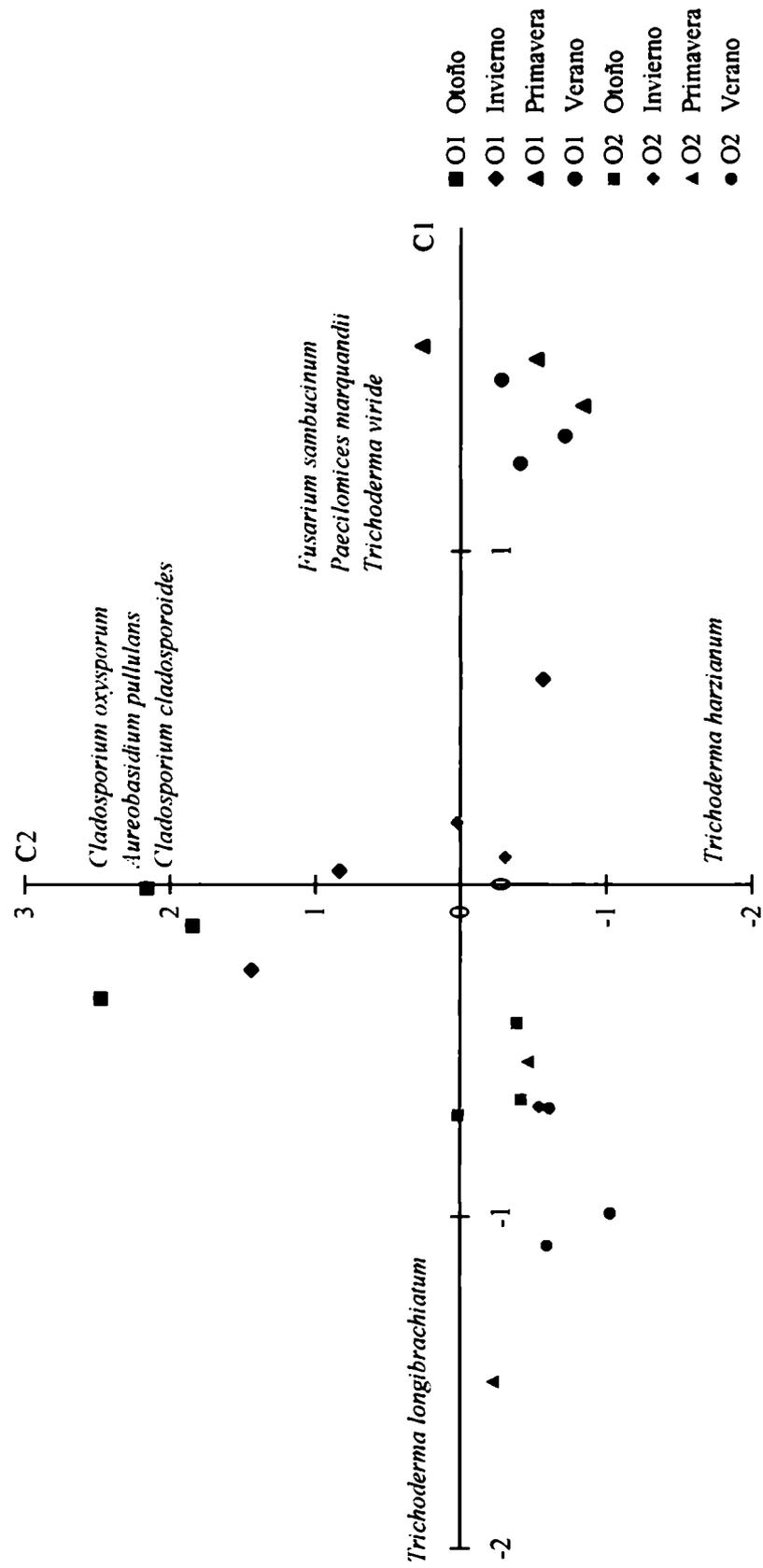


Fig. 21. PCA distribución de las muestras en el espacio de los componentes C1 y C2 para los horizontes orgánicos.

Variable	Coeficiente estandarizado para las variables canónicas
	F1
<i>Mucor sp.</i>	0.94881
<i>Fusarium moniliforme</i>	-0.6095
<i>Gliomastix est. de W. subiculosa</i>	0.85738
Varianza explicada acumulada	100

Tabla 18. Coeficiente estandarizado para las variables canonicas. Varianza explicada.

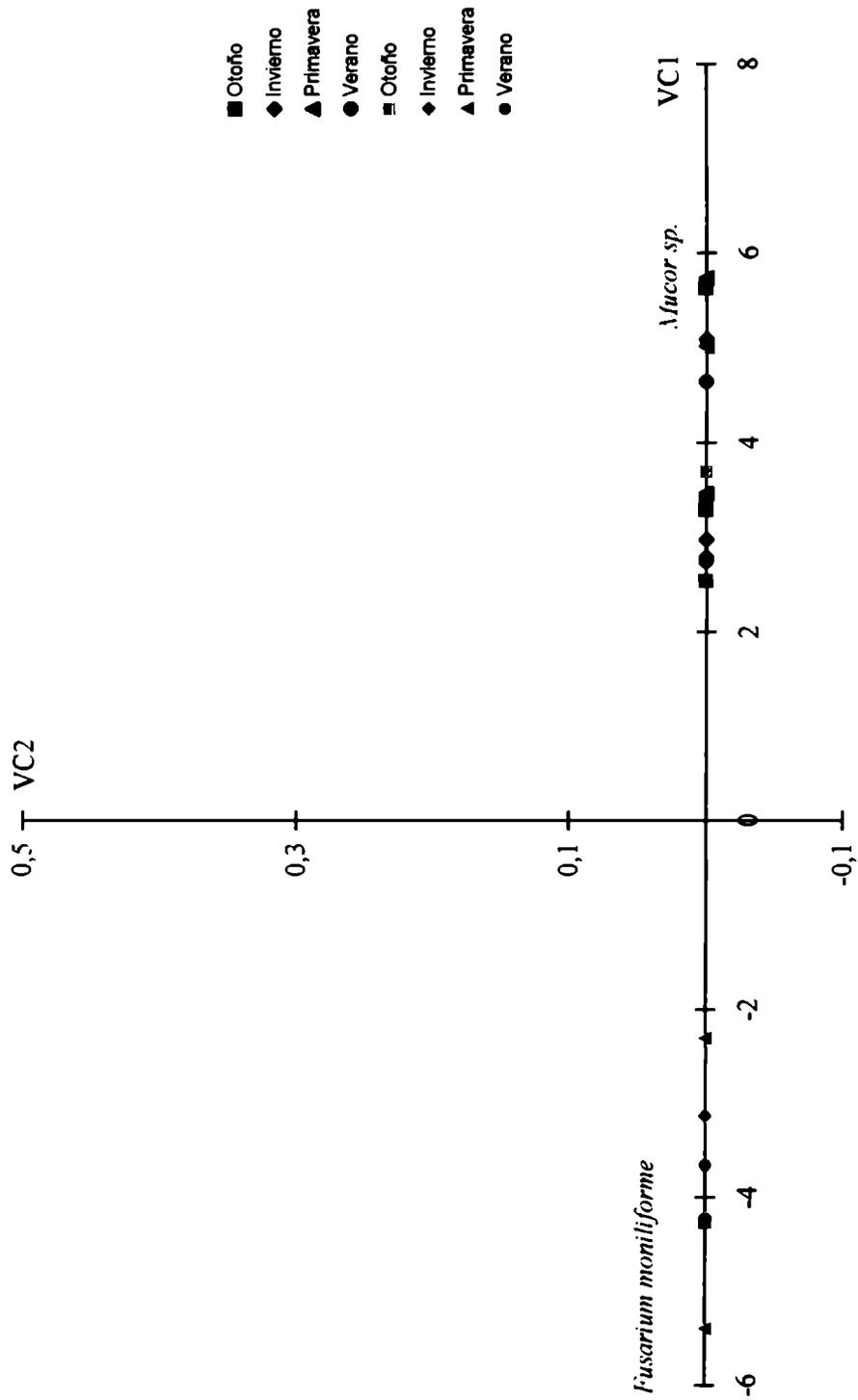


Fig. 23. Análisis de la función discriminante de los datos de frecuencias en el espacio de la variables canónicas (VC1, VC2).

Grupo	% Clasificación correcta	N° de casos clasificados	
		O ₁	O ₂
O ₁	100	12	0
O ₂	100	0	12
Total	100	12	12

Tabla 19. Clasificación del **Análisis discriminante** basado en las frecuencias de los hongos de los horizontes orgánicos, usando los **horizontes** como variable discriminante.

Variable	Coeficiente estandarizado para las variables canónicas		
	F1	F2	F3
<i>Trichoderma hamatum</i>	5,13504	-1,14891	5,60717
<i>Fusarium solani</i>	5,79685	-4,35531	-0,0314
<i>Fusarium sambucinum</i>	-4,03148	-2,26089	-0,57423
<i>Phoma epicoccina</i>	-0,14919	-5,18484	-4,58155
<i>Cladosporium oxysporum</i>	3,60672	3,23351	3,92609
Varianza explicada acumulada	69,96	92,25	98,6

Tabla 20. Coeficiente estandarizado para las variables canonicas. Varianza explicada.

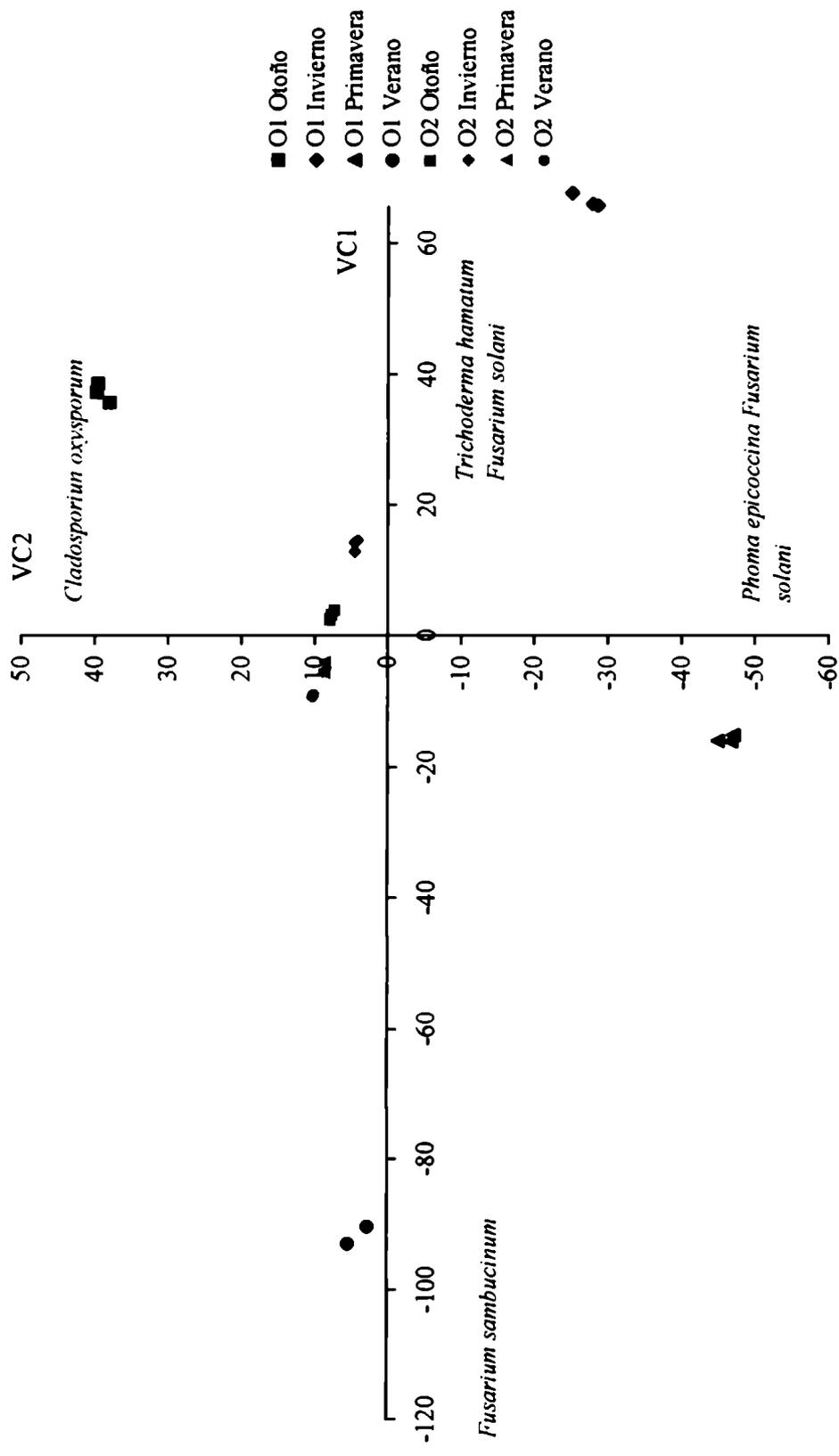


Fig. 24. Análisis de la función discriminante de los datos de frecuencias en el espacio de la variables canónicas (VC1, VC2).

Grupo	% Clasificación Correcta	N° de casos clasificados							
		ACI				O2			
		O1O	O1I	O1P	O1V	O2O	O2I	O2P	O2V
O1O	100	3							
O1I	100		3						
O1P	100			3					
O1V	100				3				
O2O	100					3			
O2I	100						3		
O2P	100							3	
O2V	100								3
TOTAL	100	3	3	3	3	3	3	3	3

Tabla 21. Clasificación del **Análisis discriminante** basado en las frecuencias de los hongos de los horizontes orgánicos, usando las estaciones como variable discriminante.

b.1.2. Análisis de Los Horizontes Minerales

En el análisis de componentes principales (ACP) efectuado sobre la matriz de frecuencias fúngicas, 62 especies por 24 muestras, los primeros cinco componentes explicaron el 53.01 % de la variación entre las muestras, con relación a las especies presentes y sus valores de frecuencia.

Las contribuciones de las especies pueden verse en la **Tabla 22**.

El componente 1 segrega 6 muestras correspondientes al horizonte AC, 4 al horizonte II ubicadas en el extremo positivo y caracterizadas por la presencia de las especies *Aspergillus versicolor*, *Trichoderma koningii*, *Xylohypha curta*, *Trichoderma saturnisporum* el resto de las muestras están ubicadas en el extremo negativo y están caracterizadas por la presencia de las especies *Talaromyces sp.*, *Penicillium verrucosum var cyclopium*, *Humicola fuscoatra var. fuscoatra*. (**Fig. 25**)

El componente 2 segrega 6 muestras del horizonte AC y 1 del horizonte II ubicadas en el extremo positivo y caracterizadas por la presencia de las especies de *Mucor sp.*, *Trichoderma hamatum*, Micelio dematiaceo estéril *Paecilomyces sp.*, *Fusarium moniliforme*, y de las ubicadas en el sector negativo del componente 2 y caracterizadas por la especie *Cladosporium sphaerospermum*. (**Fig. 25**)

El componente 3 segrega 7 muestras del horizonte AC y 2 del horizonte II ubicadas en el extremo positivo y caracterizadas por la presencia de las especies *Trichoderma longibrachiatum*, *Talaromyces flavus var. macroporus*, *Aspergillus terricola*, *Penicillium jensenii*, y en el sector negativo se ubican el resto de las muestras. (**Fig. 26**)

La combinación del componente 2 (C2) por el componente 3 (C3) (**fig. 26**) segrega las muestras del horizonte AC en dos grupos de las del horizonte II.

Las muestras del horizonte AC las segrega en dos grupos uno de ellos otoño y invierno se ubica en el extremo positivo del C2 y el otro invierno-verano en el eje positivo del C3.

Las muestras del horizonte II se agrupan en el cuadrante negativo de los componentes C3 por C2.

La combinación del componente 1 (C1) por el componente 2 (C2) (**fig. 25**) segrega las muestras del horizonte AC en cuatro grupos correspondientes a las cuatro estaciones. Las muestras de verano se ubica en el extremo positivo del C1. Las muestras de otoño-invierno se ubican sobre el extremo positivo del componente C2. Mientras que las de primavera se ubican cercanas al 0 de los componentes C1 y C2 asociadas a los del horizonte II las cuales se hallan agrupadas todas las estaciones en dicha zona.

Los censos de los horizontes minerales fueron analizados mediante análisis discriminante (AD) utilizando como *variable de agrupamiento los horizontes*.

El análisis discriminante dio como resultado 1 función la cual explicó el 100% de la varianza total. (**Tabla 23**)

La función estuvo asociada con *Gliocladium roseum* y *Humicola fuscoatra* var. *fuscoatra*.

La distribución de las muestras en relación a dicha función discriminante muestra (**fig. 27**) que los censos del horizonte AC están asociados a valores positivos de la variable canónica 1 (V1) y los censos del horizonte II están asociados a valores negativos de V1.

La clasificación obtenida del análisis discriminante muestra que el 95,8 % de las muestras fueron bien clasificadas. (**Tabla 24**)

Una muestra del horizonte AC fue asignada al horizonte II.

Los censos de los horizontes minerales fueron analizados mediante análisis discriminante (AD) utilizando como *variable de agrupamiento las estaciones*.

El análisis discriminante dio como resultado 7 funciones, las cuales explicaron el 100% de la varianza total. Las tres primeras explicaron el 99.01 % de la varianza total. (Tabla 25)

La primera función estuvo asociada con *Gliomastix* est. de *Wallrothiella subiculosa*, *Humicola fuscoatra* var. *longispora* y *Penicillium manginii*.

La segunda función estuvo asociada con *Fusarium equiseti*, *Mucor* sp., *Gliomastix* est. de *Wallrothiella subluculosa*.

La tercera función estuvo asociada con *Penicillium paraherquei*.

La distribución de las muestras en relación a las dos primeras funciones discriminantes muestra (fig. 28) que los censos de invierno, primavera y verano del horizonte AC están relacionados con valores negativos de VC1. Los de primavera y verano están con los valores positivos de VC2 mientras que los de invierno con valores negativos de VC2. Los censos de otoño del horizonte AC se encuentran junto con los del horizonte II.

Los censos del horizonte II de otoño e invierno están asociados con valores positivos de las variables canónicas 1 y 2 (V1 y V2) y los censos de primavera y verano están asociados con valores positivos de V1 y negativos de V2.

La clasificación general obtenida del análisis de discriminante muestra que el 95.8 % de las muestras fueron bien clasificadas. (Tabla 26)

Una muestra de otoño del horizonte AC fue mal clasificada y pasada al horizonte II.

Los horizontes minerales debido al amortiguamiento de los factores ambientales no muestran una estacionalidad tan marcada.

	C 1	C 2	C 3	C 4	C 5
X(2) <i>Trichoderma harzianum</i>	0.243	0.234	0.142	-0.340	-0.365
X(3) <i>Trichoderma hamatum</i>	0.123	0.743	0.097	-0.006	-0.232
X(4) <i>Trichoderma koningii</i>	0.689	0.017	0.219	0.268	-0.159
X(5) <i>Trichoderma pseudokoningii</i>	0.172	0.514	-0.244	0.077	-0.157
X(6) <i>Trichoderma longibrachiatum</i>	-0.026	-0.075	0.801	0.339	0.108
X(7) <i>Trichoderma viride</i>	-0.042	0.188	-0.101	0.765	-0.300
X(8) <i>Trichoderma aureoviride</i>	-0.258	0.110	0.524	-0.167	-0.237
X(9) <i>Trichoderma saturnisporum</i>	0.616	0.235	0.363	0.330	-0.197
X(10) <i>Pestalotiopsis oxyanthi</i>	0.122	-0.077	0.154	0.722	-0.170
X(14) <i>Mucor subtilissimus</i>	-0.145	-0.035	0.170	0.084	0.807
X(16) <i>Mucor sp.</i>	-0.138	0.778	0.291	-0.095	-0.329
X(17) <i>Fusarium oxysporum</i>	-0.018	-0.167	0.492	-0.036	-0.052
X(18) <i>Fusarium equiseti</i>	-0.341	0.363	0.614	-0.186	-0.172
X(21) <i>Fusarium moniliforme</i>	0.254	0.639	-0.032	0.138	-0.294
X(22) <i>Fusarium sp.</i>	-0.145	-0.035	0.170	0.084	0.807
X(23) <i>Gliocladium roseum</i>	0.494	0.315	0.467	0.312	-0.163
X(25) <i>Aspergillus versicolor</i>	0.768	-0.051	-0.059	0.077	0.213
X(26) <i>Aspergillus fumigatus</i>	0.413	-0.171	0.325	0.094	0.181
X(27) <i>Aspergillus terricola</i>	-0.048	0.139	0.681	0.150	-0.406
X(29) <i>Mortierella isabellina</i>	-0.175	0.534	0.038	-0.103	0.012
X(30) <i>Mortierella sp.</i>	0.568	0.032	-0.141	-0.065	0.000
X(31) <i>Verticillium chlamydosporium</i>	-0.083	0.290	-0.119	0.051	-0.002
X(32) <i>Penicillium manginii</i>	0.375	0.287	-0.026	0.499	0.110
X(33) <i>Penicillium citreonigrum</i>	-0.370	-0.048	0.011	-0.054	-0.011
X(34) <i>Penicillium jensenii</i>	0.086	-0.045	0.657	-0.196	-0.185
X(35) <i>Penicillium paraherquei</i>	-0.076	-0.222	0.392	-0.439	-0.286
X(36) <i>P. verrucosum var. cyclopium</i>	-0.443	-0.193	0.001	0.573	-0.288
X(37) <i>Rhizopus arrhizus</i>	0.122	0.438	0.386	0.002	0.371
X(38) <i>Humicola fuscoatra</i>	0.610	-0.092	0.494	0.222	-0.093
X(39) <i>Humicola fuscoatra var. fuscoatra</i>	-0.406	0.245	0.027	0.068	0.043
X(40) <i>Humicola fuscoatra var. longispora</i>	0.597	0.229	0.009	0.664	-0.063
X(41) <i>Talaromyces flavus var. macroporus</i>	-0.062	0.047	0.770	0.015	0.272
X(42) <i>Talaromyces flavus var. flavus</i>	-0.281	-0.309	-0.288	0.229	-0.243
X(43) <i>Talaromyces wortmannii</i>	-0.030	0.464	-0.133	-0.240	-0.101
X(44) <i>Talaromyces sp.</i>	-0.473	0.565	0.080	0.116	0.523
X(47) <i>Oidiodendron griseum</i>	-0.153	-0.338	-0.265	0.179	-0.066
X(49) <i>Cephalosporium sp.</i>	0.435	-0.118	-0.067	-0.019	0.582
X(50) <i>Paecilomyces sp.</i>	0.306	0.725	-0.107	0.374	-0.175
X(51) <i>Cylindrocarpon sp.</i>	0.242	0.104	0.085	0.620	0.407
X(52) <i>Xylohypha curta</i>	0.670	0.017	-0.237	-0.090	0.136
X(53) <i>Cladosporium sphaerospermum</i>	-0.272	0.410	-0.328	-0.017	-0.147
X(54) <i>Cladosporium oxysporum</i>	-0.307	-0.340	-0.239	0.387	-0.203
X(56) <i>Nigrospora sphaerica</i>	0.378	0.020	-0.263	-0.159	-0.073
X(57) <i>Gliomastix est. de Wallrothiella subiculosa</i>	-0.276	0.112	-0.231	0.110	0.521
X(58) Micelio dematiáceo estéril	-0.371	0.726	0.024	0.173	0.118
Autovalor	5.692	5.291	4.926	3.992	3.953
% Variable Explicada	15.45	11.78	9.47	8.67	7.64

Contribuciones de las especies fúngicas utilizadas para caracterizar los factores

Tabla 22. Contribuciones de la especies fúngicas a los primeros 5 componentes (F1 – F5) derivados del Análisis de Componentes Principales efectuado para los Horizontes **Minerales** durante el muestreo.

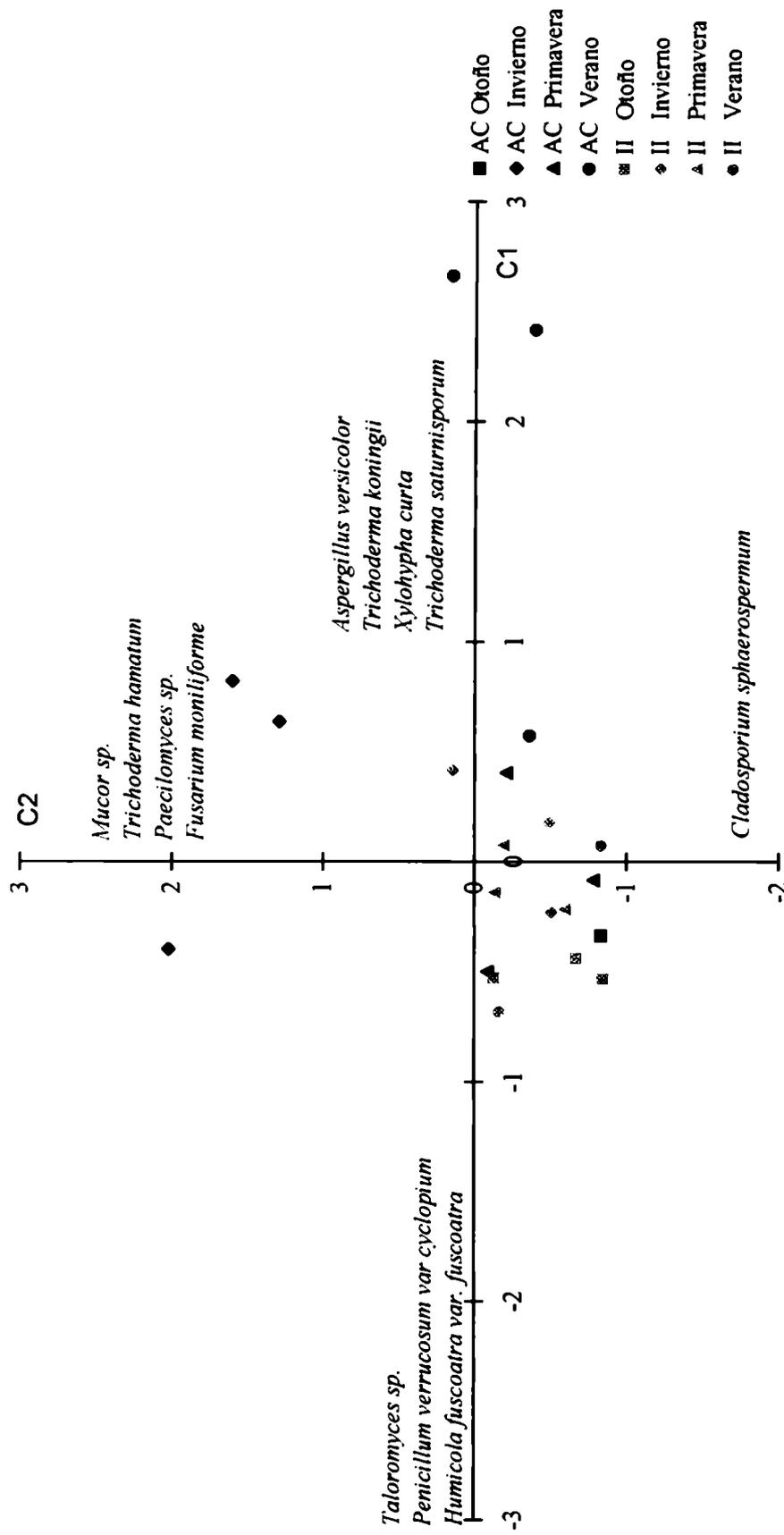


Fig. 25. PCA distribución de las muestras en el espacio de los componentes C1 y C2 para los horizontes minerales.

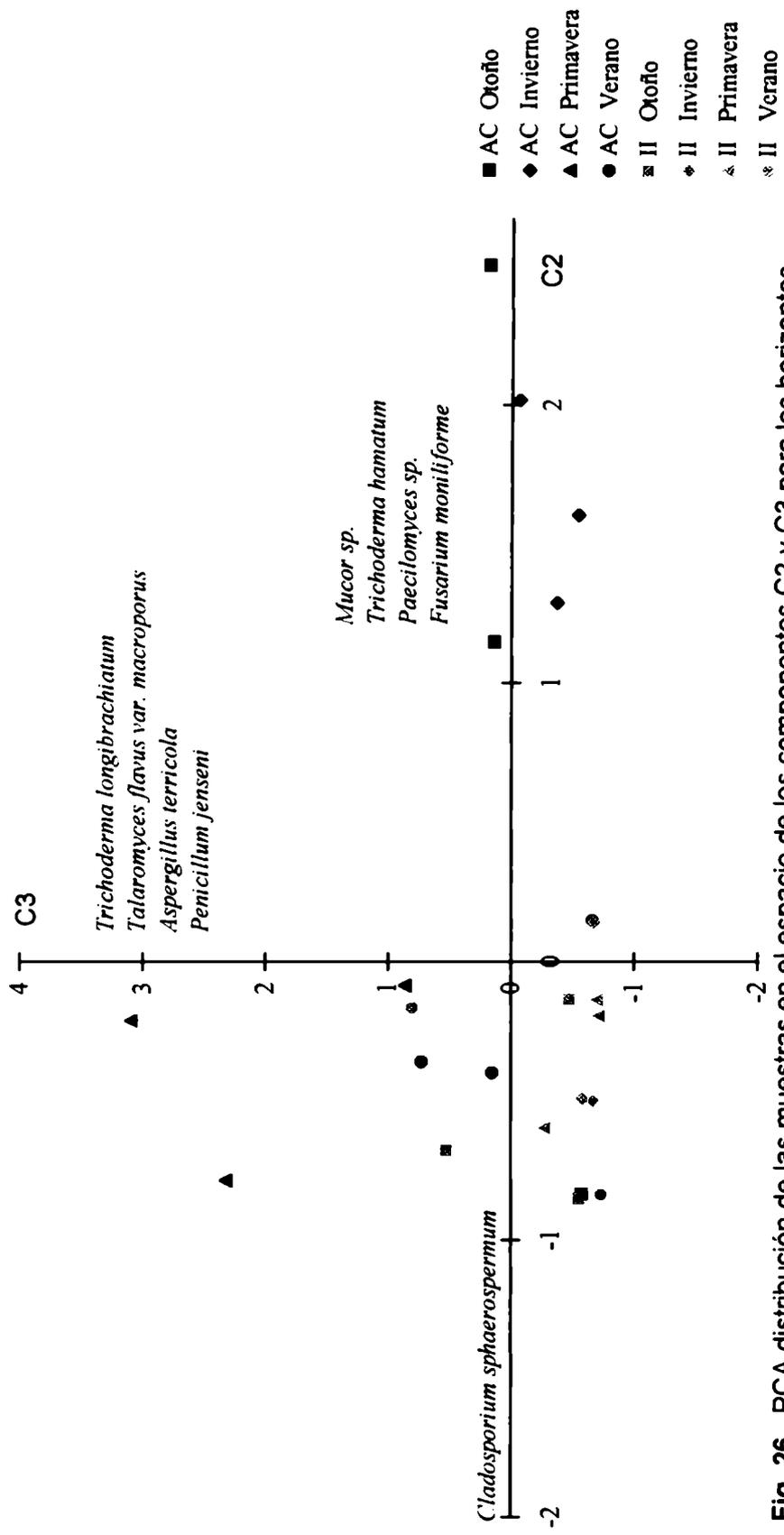


Fig. 26. PCA distribución de las muestras en el espacio de los componentes C2 y C3 para los horizontes minerales

Variable	Coeficiente estandarizado para las variables canónicas
	F1
<i>Gliocladium roseum</i>	1.17705
<i>Humicola fuscoatra</i> var. <i>fuscoatra</i>	0.81262
Varianza explicada acumulada	100

Tabla 23. Coeficiente estandarizado para las variables canonicas. Varianza explicada.

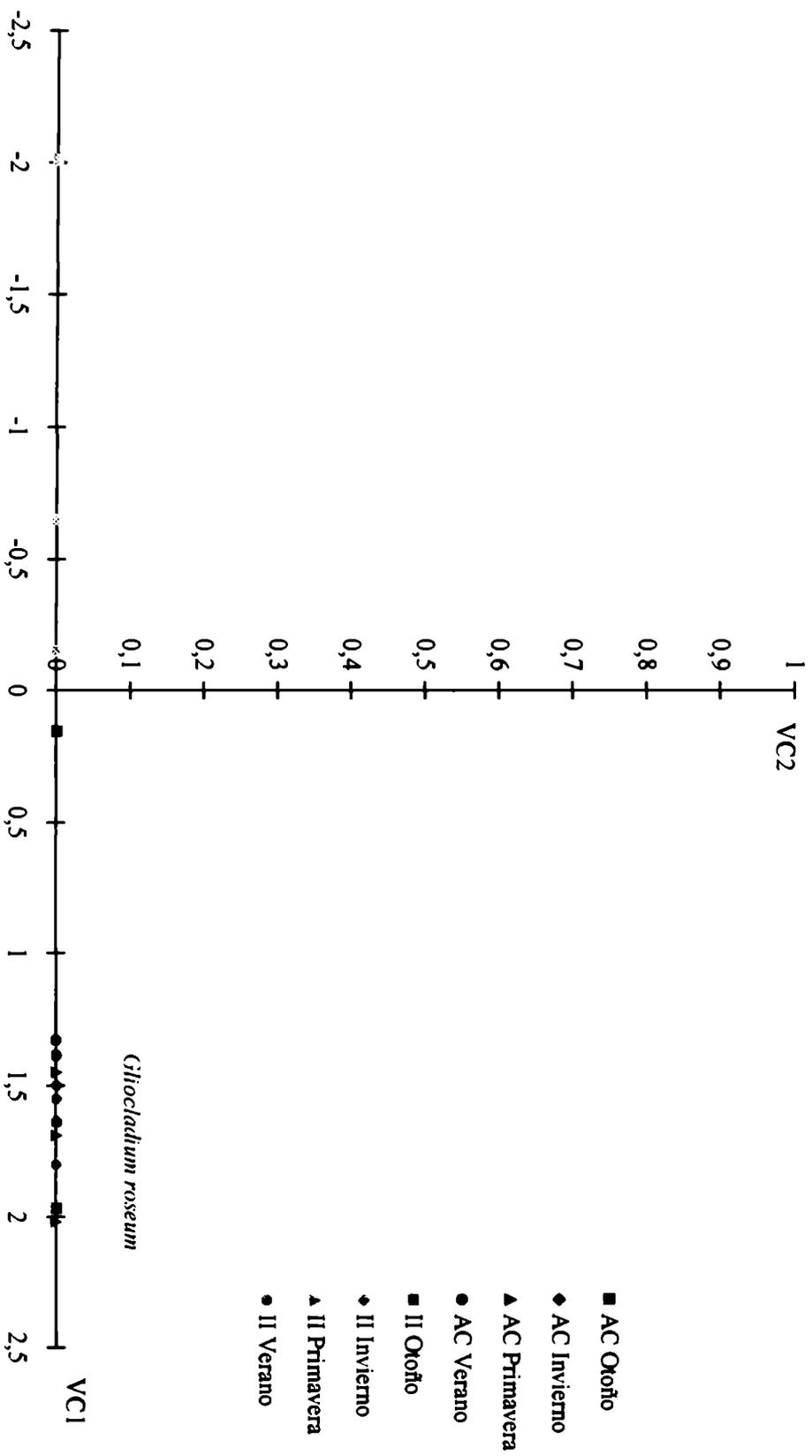


Fig. Análisis de la función discriminante de los datos de frecuencias en el espacio de la variables canónicas (VC1, VC2).

Grupo	% Clasificación correcta	N° de casos clasificados	
		AC	II
AC	91,7	11	1
II	100	0	12
Total	95,8	11	13

Tabla 24 Clasificación del **Análisis discriminante** basado en las frecuencias de los hongos del **suelo**, usando los Horizontes Minerales como variable discriminante.

Variable	Coeficiente estandarizado para las variables canónicas		
	F1	F2	F3
<i>Mucor sp.</i>	-0,00941	-1,70859	0,36135
<i>Fusarium equiseti</i>	-0,10105	2,60521	0,03931
<i>Penicillium manginii</i>	-3,97	-0,04965	-0,11439
<i>Penicillium paraherquei</i>	-0,06621	0,13188	-1,04235
<i>Humicola fuscoatra var. longispora</i>	-5,00344	0,40764	0,02726
<i>Gliomastix est. de W. subiculosa</i>	5,13398	-2,01012	-0,30086
Varianza explicada acumulada	93,46	97,51	99,01

Tabla 25. Coeficiente estandarizado para las variables canonicas. Varianza explicada.

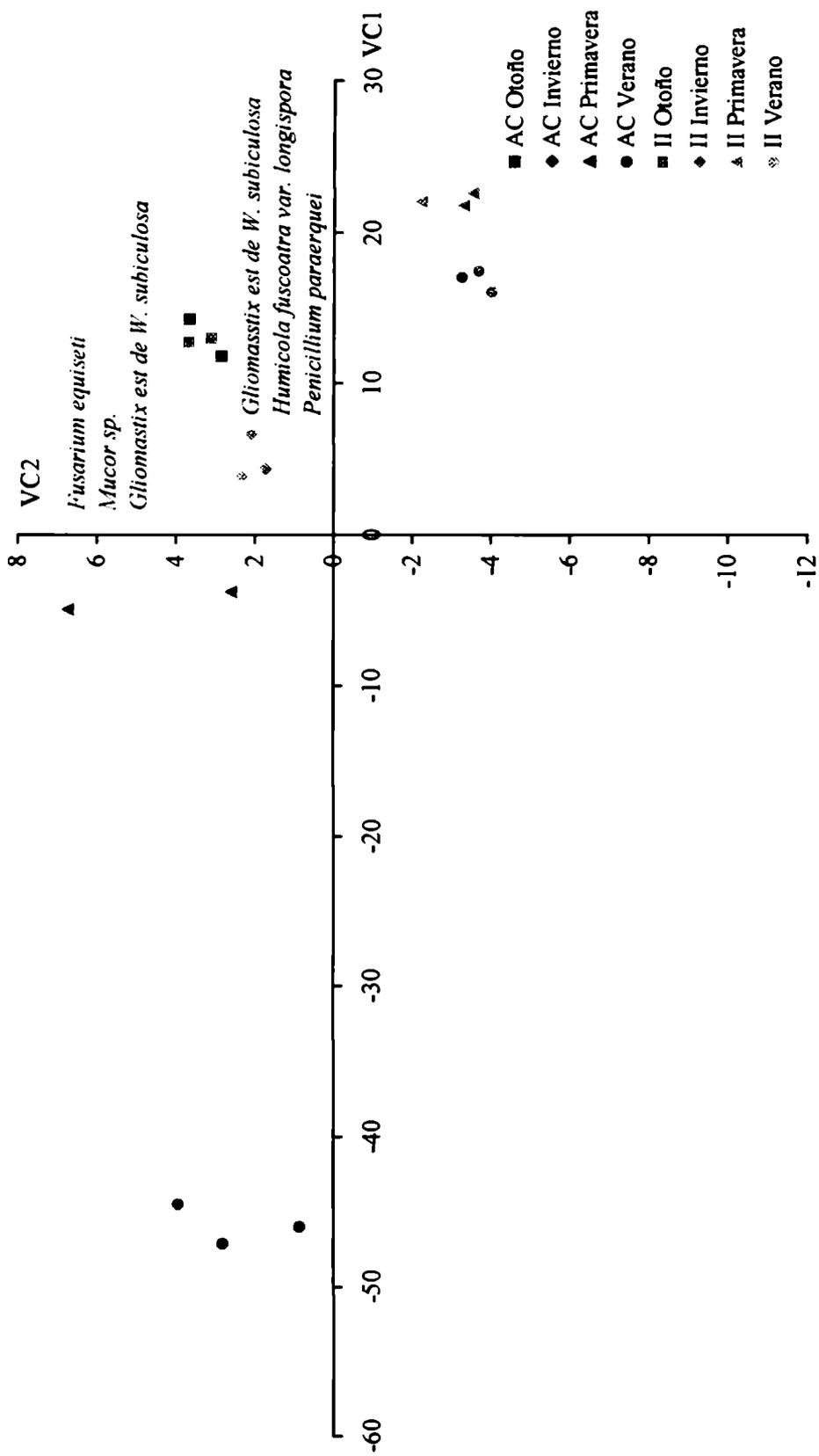


Fig. 28. Análisis de la función discriminante de los datos de frecuencias en el espacio de la variables canónicas (VC1, VC2).

Grupo	% Clasificación Correcta	N° de casos clasificados							
		ACI				O2			
		ACO	ACI	ACP	ACV	IIO	III	IIP	IIV
ACO	66,7	2				1			
ACI	100		3						
ACP	100			3					
ACV	100				3				
IIO	100					3			
III	100						3		
IIP	100							3	
IIV	100								3
TOTAL	95,8	2	3	3	3	4	3	3	3

Tabla 26. Clasificación del **Análisis discriminante** basado en las frecuencias de los hongos de los horizontes minerales, usando las estaciones como variable discriminante.

a.1.4. Análisis de cada uno de los horizontes

a. 1.4.1. Análisis del horizonte O1

En el análisis de componentes principales (ACP) efectuado sobre la matriz de frecuencias fúngicas, 62 especies por 12 muestras, los primeros cinco componentes explicaron el 76.96 % de la variación entre las muestras, con relación a las especies presentes y sus valores de frecuencia.

Las contribuciones de las especies pueden verse en la **Tabla 27**.

El componente 1 segrega 6 muestras. 3 muestras correspondientes a la primavera y 3 al verano ubicadas en el extremo positivo del C1 y caracterizadas por la presencia de las especies *Paecilomyces marquandii*, *Fusarium sambucinum*, *Trichoderma viride* y *Trichoderma harzianum*; el resto de las muestras están ubicadas en el extremo negativo y caracterizadas por la presencia de las especies *Aureobasidium pullulans*, *Cladosporium cladosporioides*, *Cladosporium oxysporum* y *Penicillium verrucosum var. cyclopium*. (**Fig. 28**)

El componente 2 segrega 3 muestras correspondientes al invierno y 2 al verano ubicadas en el extremo positivo y caracterizadas por la presencia en el extremo positivo de las especies de Coelomycete picnidial indeterminado, *Pestalotiopsis oxyanthi*, *Penicillium verrucosum var. cyclopium*, *Phoma epicoccina*, de las ubicadas en el sector negativo del componente 2 y caracterizadas por la ausencia de dichas especies. (**Fig. 29**)

El componente 3 segrega 3 muestras de primavera, 1 de otoño y 1 de invierno ubicadas en el extremo positivo y caracterizadas por la presencia de las especies *Trichoderma koningii*, *Trichoderma hamatum* y *Fusarium solani* de las

ubicadas en el sector negativo del componente 3 caracterizadas por la presencia de *Gliocladium roseum*. (Fig. 30)

La combinación del componente 1 (C1) por el componente 2 (C2) (fig. 29) segrega las muestras del horizonte O₁ en tres grupos: otoño, invierno, primavera y verano.

Las muestras de primavera y verano se ubican en el extremo positivo del C1 y las de otoño e invierno en el extremo negativo. Las de invierno en el sector positivo del componente 2 y las de otoño en el sector negativo de los componentes 1 por 2.

La combinación del componente 1 (C1) por el componente 3 (C3) (fig. 30) segrega las muestras de en tres grupos: primavera, verano y otoño-invierno.

Las muestras de primavera y verano se ubican en el extremo positivo del C1 y las de otoño e invierno en el extremo negativo. Las de primavera en el sector positivo de los componentes 1 y 3 y las de verano en el sector negativo del componente 3.

Los censos del horizonte O₁ fueron analizados mediante análisis discriminante (AD) utilizando como *variable de agrupamiento las estaciones*.

El análisis discriminante dio como resultado 3 funciones, las cuales explicaron el 99.01% de la varianza total. (Tabla 28)

La primera función estuvo asociada con *Trichoderma hamatum* y *Fusarium solani*. La segunda con *Cladosporium oxysporum*, *Phoma epicoccina* (-) y *Fusarium solani* (-). La tercera con *Cladosporium oxysporum*, *Trichoderma hamatum* y *Phoma epicoccina* (-).

La distribución de las muestras en relación a las dos primeras funciones discriminantes muestra (fig. 31) que los censos de otoño están asociados a valores positivos de la variable canónica 2 (V2), los censos de invierno están asociados

con valores positivos de la variable canónica 1 (V1), los censos de primavera están asociados con valores negativos de la variable canónica 2 (V2) y los censos de verano están asociados con valores negativos de la variable canónica 1 (V1).

La clasificación general obtenida del análisis de discriminante muestra que el 100 % de las muestras fueron bien clasificadas. (**Tabla 29**)

	C 1	C 2	C 3	C 4	C 5
X(2) <i>Trichoderma harzianum</i>	0.884	0.154	-0.035	-0.211	0.213
X(3) <i>Trichoderma hamatum</i>	0.201	0.126	0.851	-0.183	-0.002
X(4) <i>Trichoderma koningii</i>	-0.104	-0.201	0.867	0.046	-0.044
X(7) <i>Trichoderma viride</i>	0.871	-0.117	0.359	-0.198	-0.084
X(8) <i>Trichoderma aureoviride</i>	-0.143	0.409	-0.122	0.611	-0.280
X(10) <i>Pestalotiopsis oxyanthi</i>	0.416	0.758	-0.287	0.217	0.189
X(13) <i>Mucor hiemalis</i>	-0.176	0.185	-0.185	-0.528	0.574
X(16) <i>Mucor sp.</i>	-0.144	0.094	0.332	0.769	0.223
X(19) <i>Fusarium solani</i>	0.170	0.382	0.606	0.140	0.237
X(20) <i>Fusarium sambucinum</i>	0.918	-0.105	0.098	-0.186	-0.121
X(21) <i>Fusarium moniliforme</i>	0.452	-0.016	0.121	-0.535	-0.008
X(23) <i>Gliocladium roseum</i>	0.358	0.080	-0.412	0.117	-0.276
X(29) <i>Mortierella isabellina</i>	0.324	-0.012	0.598	0.053	-0.141
X(36) <i>P. verrucosum var. cyclopium</i>	-0.668	0.666	0.082	0.148	0.171
X(46) <i>Phoma epicoccina</i>	-0.457	0.613	0.279	0.313	-0.315
X(47) <i>Oidiodendron griseum</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
X(48) <i>Paecilomyces marquandii</i>	0.937	-0.077	-0.050	-0.117	-0.128
X(51) <i>Cylindrocarpon sp.</i>	-0.101	0.295	-0.112	0.039	0.826
X(53) <i>Cladosporium sphaerospermum</i>	-0.423	0.549	0.263	-0.007	0.369
X(54) <i>Cladosporium oxysporum</i>	-0.823	-0.337	-0.090	-0.026	-0.335
X(55) <i>Cladosporium cladosporioides</i>	0.857	-0.193	0.022	-0.244	-0.159
X(57) <i>Gliomastix est. de Wallrothiella subiculosa</i>	0.310	0.378	0.068	-0.656	-0.135
X(58) Micelio dematiáceo estéril	-0.042	-0.748	0.083	-0.389	-0.410
X(60) <i>Aureobasidium pullulans</i>	-0.935	-0.226	-0.097	0.098	0.002
X(62) <i>Epicoccum purpurascens</i>	0.327	-0.027	0.003	0.143	0.754
Autovalor	7.442	4.308	2.980	2.673	2.607
% Variable Explicada	19.40	15.40	13.41	12.23	10.76

Contribuciones de las especies fúngicas utilizadas para caracterizar los factores

Tabla 27. Contribuciones de la especies fúngicas a los primeros 5 componentes (F1 – F5) derivados del Análisis de Componentes Principales efectuado para el Horizonte Orgánico O₁ durante el muestreo.

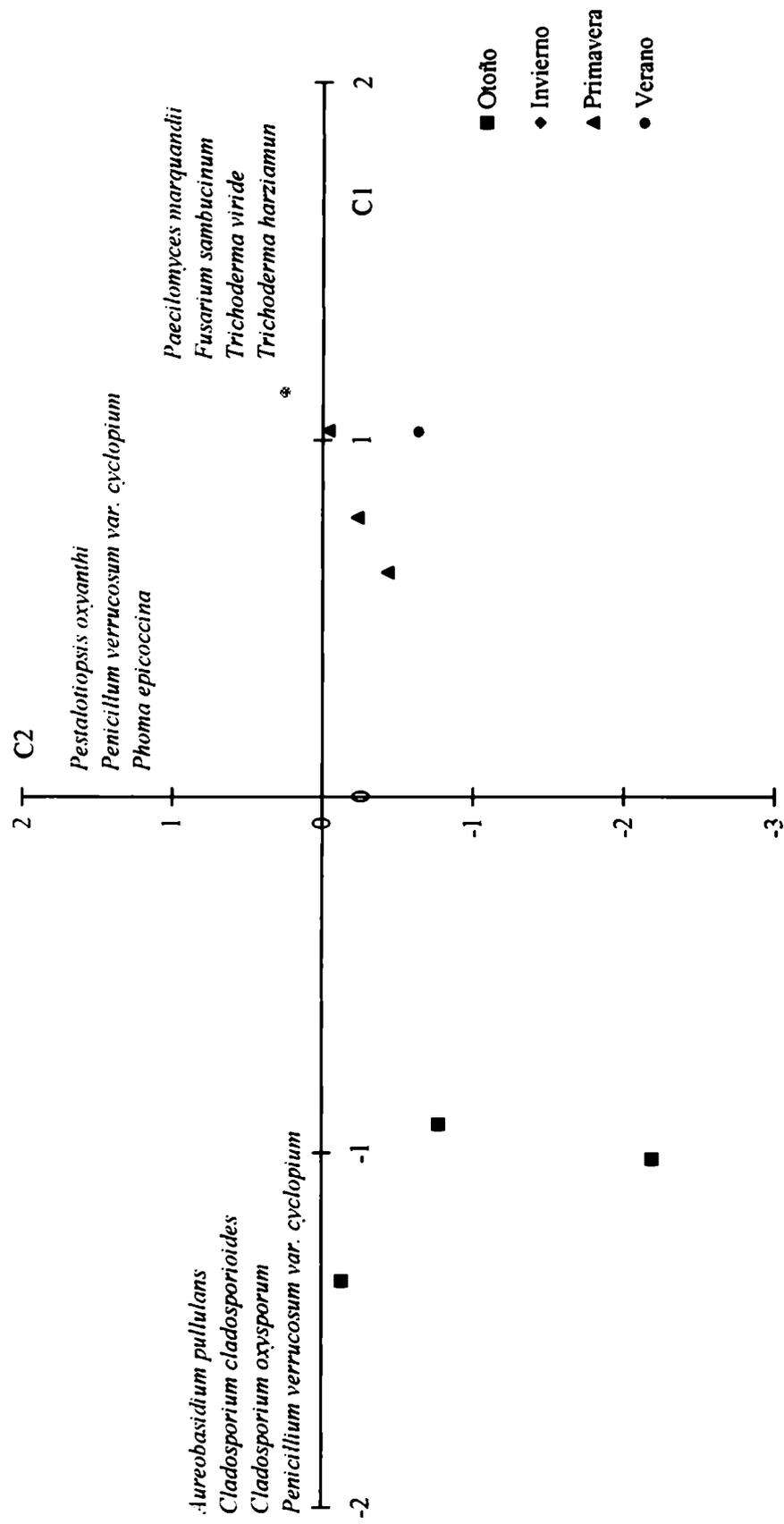


Fig. 29. PCA distribución de las muestras en el espacio de los componentes C1 y C2 para el horizonte O1.

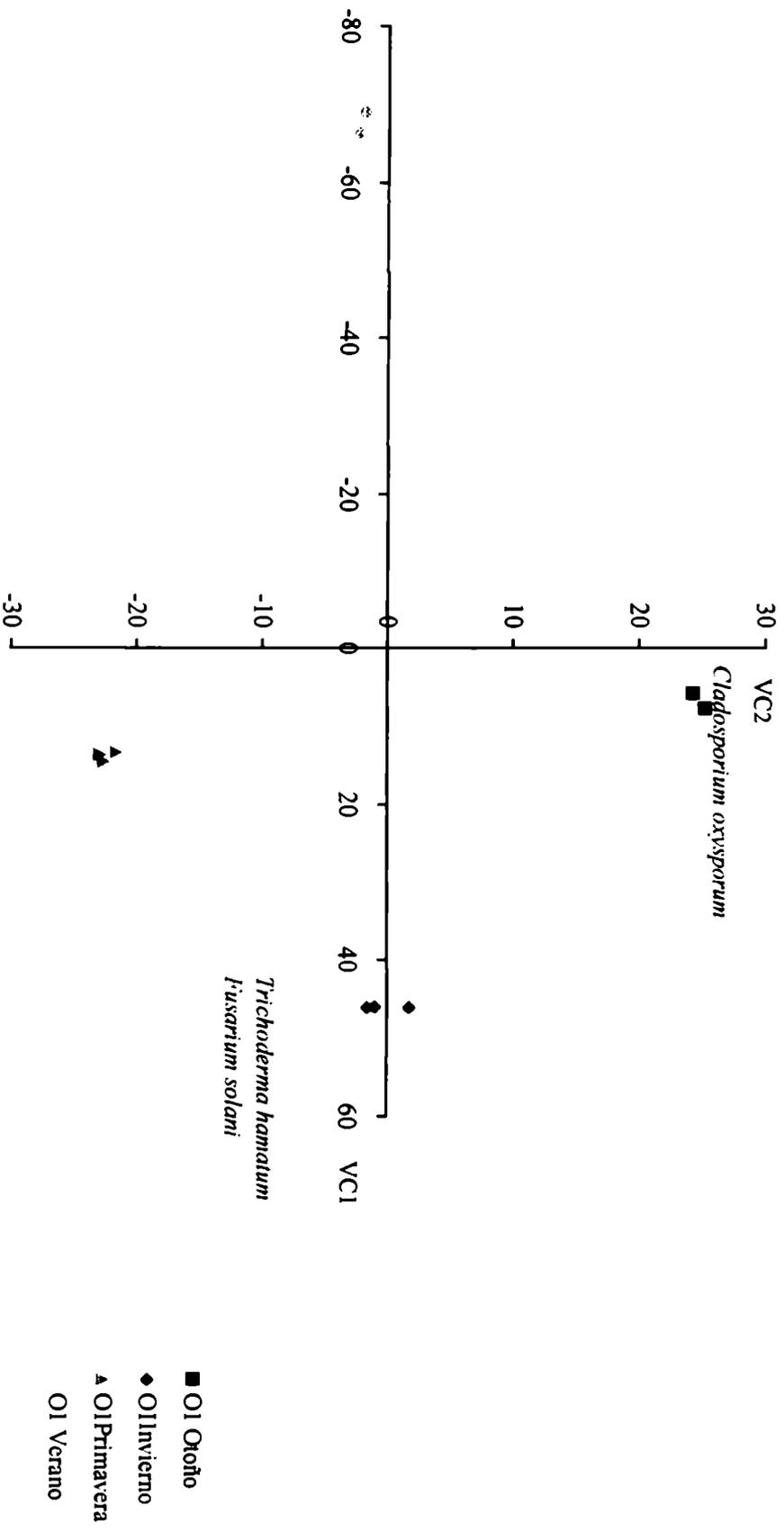


Fig. 31. Análisis de la función discriminante de los datos de frecuencias en el espacio de la variables canónicas (VC1, VC2).

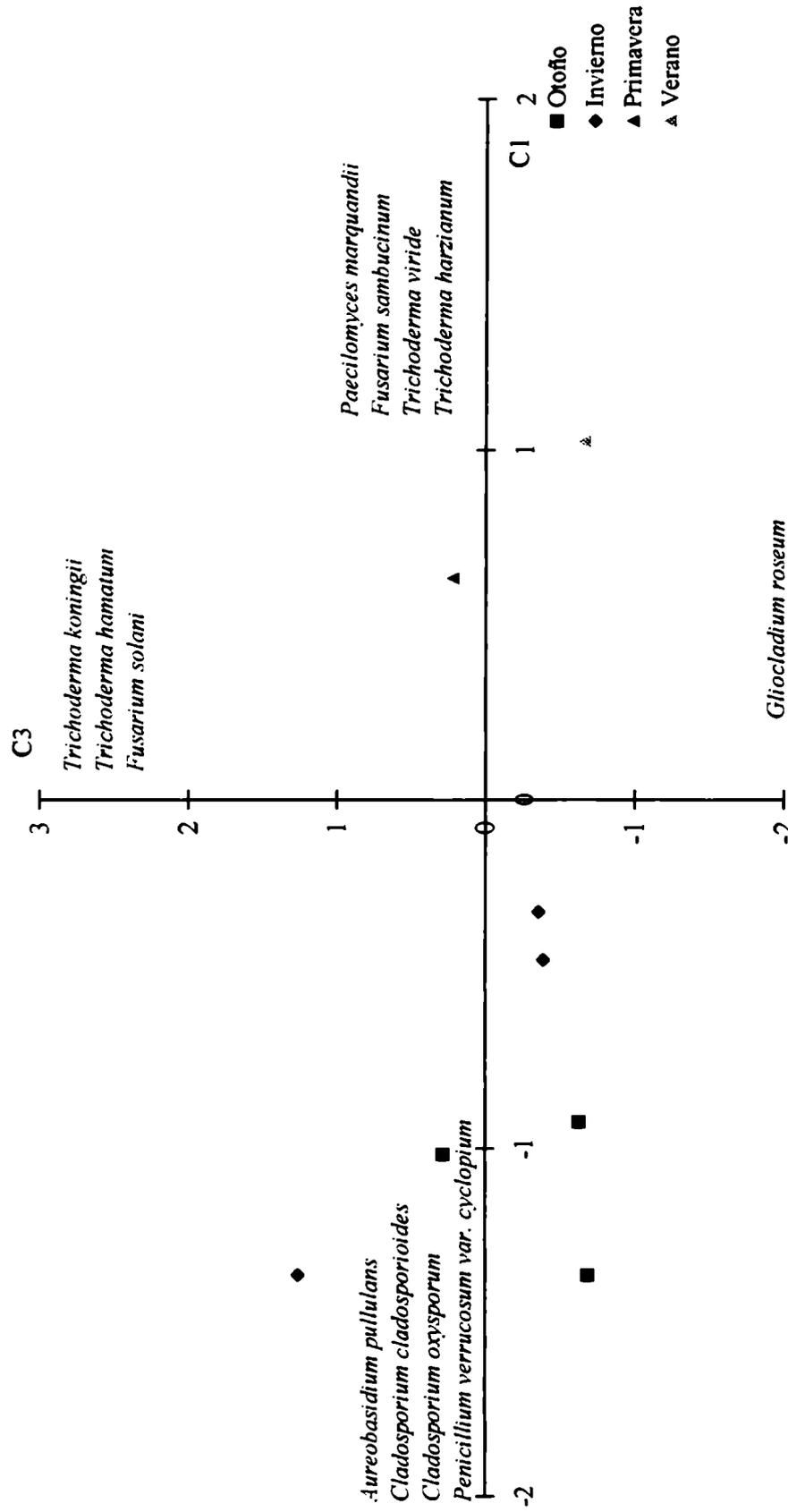


Fig. 30. PCA distribución de las muestras en el espacio de los componentes C1 y C3 para el horizonte O1.

Variable	Coeficiente estandarizado para las variables canónicas		
	F1	F2	F3
<i>Trichoderma hamatum</i>	6.75718	-1.57587	6.49777
<i>Fusarium solani</i>	8.60604	-2.25045	0.67843
<i>Fusarium sambucinum</i>	-2.41409	-2.13061	-0.48777
<i>Phoma epicoccina</i>	-2.6101	-2.6101	-6.9235
<i>Paecilomyces marquandii</i>	0.31723	0.31723	1.16518
<i>Cladosporium oxysporum</i>	2.47155	2.47155	7.18689
Varianza explicada acumulada	80,97	94,21	99,01

Tabla 28. Coeficiente estandarizado para las variables canonicas. Varianza explicada.

Grupo	% Clasificación correcta	N° de casos clasificados			
		Otoño	Invierno	Primavera	Verano
Otoño	100	3	0	0	0
Invierno	100	0	3	0	0
Primavera	100	0	0	3	0
Verano	100	0	0	0	3
Total	100	3	3	3	3

Tabla 29. Clasificación del **Análisis discriminante** basado en las frecuencias de los hongos del **Horizonte O₁**, usando las estaciones como variable discriminante.

b.1.4.2. Análisis del horizonte O2

En el análisis de componentes principales (ACP) efectuado sobre la matriz de frecuencias fúngicas, 62 especies por 12 muestras, los primeros cinco componentes explicaron el 70.77 % de la variación entre las muestras, con relación a las especies presentes y sus valores de frecuencia.

Las contribuciones de las especies pueden verse en la **Tabla 30**.

El componente 1 segrega 2 muestras correspondientes a la Primavera 2 al verano y 1 al invierno ubicados en el extremo positivo y caracterizadas por la presencia de las especies *Gliomastix estado de Wallothiella subiculosa*, *Mucor hiemalis* y *Mucor subtilissimus* el resto de las muestras están ubicadas en el extremo negativo y caracterizadas por la presencia de la especie *Mucor circinelloides*, *Trichoderma hamatum* y *Mucor corticolus* .(**Fig. 32**)

El componente 4 segrega 2 muestras de otoño y 3 muestras de invierno ubicadas en el extremo positivo caracterizadas por la presencia de las especies *Trichoderma pseudokoningii*, *Penicillium verrucosum var cyclopium*, *Trichoderma aureoviride* y *Trichoderma koningii* de las ubicadas en el sector negativo del componente 4 caracterizadas por la presencia de *Fusarium sp*, *Scolecobasidium constrictum*. (**Fig. 32**)

El componente 5 segrega 3 muestras de otoño y 1 de primavera ubicadas en el extremo positivo del C5 y caracterizadas por la presencia de las especies *Mucor griseo lilacinus*, *Mortierella isabellina* y *Mortierella sp.* de las ubicadas en el extremo negativo y caracterizadas por la presencia de las especies *Gliocladium roseum*, *Trichoderma viride* y *Mucor corticolus*. (**Fig. 33**)

La combinación del componente 1 (C1) con el componente 4 (C4) (**fig. 32**) segrega las muestras en cuatro grupos.

Las muestras de Verano se agrupan en el extremo positivo del C1 y las muestras de primavera en el eje negativo del componente 4, las de otoño sobre el eje negativo del componente 1 y las muestras de invierno sobre el eje negativo del componente 1.

La combinación del componente 4 (C4) por el componente 5 (C5) (**fig. 33**) segrega las muestras de O₂ en cuatro grupos según las estaciones.

Las muestras de otoño y verano se ubican en el eje positivo del C4 cada grupo en un sector diferente. Las muestras de primavera e invierno en el sector negativo de los componentes C4 y C5.

Los censos del horizonte O₂ fueron analizados mediante análisis discriminante (AD) utilizando como *variable de agrupamiento las estaciones*.

El análisis discriminante dio como resultado 3 funciones, las cuales explicaron el 100% de la varianza total. (**Tabla 31**)

La primera función estuvo asociada con *Trichoderma aureoviride*, *Mucor griseo lilacinus* y *Aspergillus sp* (-). La segunda con *Trichoderma pseudokoningii*, *Trichoderma longibrachiatum* (-), y *Aspergillus sp*. La tercera con *Trichoderma aureoviride* *Aspergillus sp*. y *Gliomastix* est. de *Wallrothiella subiculosa* (-).

La distribución de las muestras en relación a las dos primeras funciones discriminantes muestran (**fig. 34**) que los censos de otoño y verano están asociados a valores positivos de la variable canónica 1 (VC1) los de verano mas cerca del origen, los censos de invierno están asociados a valores positivos de la variable canónica 2 (VC2), los censos de primavera están asociados a valores negativos de la variable canónica 1 y 2 (VC1 y VC2).

La clasificación general obtenida del análisis discriminante muestra que el 100% de las muestras fueron bien clasificadas. (**Tabla 32**)

	C 1	C 2	C 3	C 4	C 5
X(2) <i>Trichoderma harzianum</i>	-0.028	0.087	0.011	-0.350	-0.075
X(3) <i>Trichoderma hamatum</i>	-0.668	0.509	-0.124	-0.290	0.024
X(4) <i>Trichoderma koningii</i>	0.529	-0.181	0.236	0.581	0.385
X(5) <i>Trichoderma pseudokoningii</i>	-0.238	0.280	-0.188	0.757	0.010
X(6) <i>Trichoderma longibrachiatum</i>	0.514	-0.515	0.486	0.089	0.344
X(7) <i>Trichoderma viride</i>	-0.357	-0.011	-0.108	-0.123	-0.580
X(8) <i>Trichoderma aureoviride</i>	0.342	-0.434	-0.278	0.628	-0.164
X(10) <i>Pestalotiopsis oxyanthi</i>	-0.524	0.497	0.166	-0.370	-0.356
X(11) <i>Mucor circinelloides</i>	-0.709	-0.086	-0.362	0.117	-0.092
X(12) <i>Mucor griseo lilacinus</i>	-0.312	0.028	-0.099	0.264	0.791
X(13) <i>Mucor hiemalis</i>	0.766	-0.289	-0.423	0.134	-0.072
X(14) <i>Mucor subtilissimus</i>	0.597	-0.175	-0.277	0.095	-0.009
X(15) <i>Mucor corticolus</i>	-0.636	-0.245	-0.237	0.147	0.556
X(16) <i>Mucor sp.</i>	-0.004	0.920	0.010	0.146	0.082
X(17) <i>Fusarium oxysporum</i>	0.421	-0.159	0.102	-0.347	-0.143
X(21) <i>Fusarium moniliforme</i>	0.517	0.239	0.245	0.521	-0.307
X(22) <i>Fusarium sp.</i>	0.118	-0.127	0.664	-0.562	0.045
X(23) <i>Gliocladium roseum</i>	-0.293	-0.108	0.224	0.418	-0.694
X(24) <i>Aspergillus terreus</i>	-0.004	-0.056	0.868	0.025	-0.038
X(28) <i>Aspergillus sp.</i>	-0.254	-0.312	-0.565	0.103	0.509
X(29) <i>Mortierella isabellina</i>	-0.526	-0.026	-0.250	0.252	0.687
X(30) <i>Mortierella sp.</i>	0.221	-0.243	0.117	-0.116	0.513
X(31) <i>Verticillium chlamyosporium</i>	-0.556	-0.193	-0.447	-0.125	0.313
X(32) <i>Penicillium manginii</i>	-0.042	-0.161	0.599	-0.259	0.210
X(36) <i>P. verrucosum var. cyclopium</i>	-0.146	0.071	0.425	0.701	-0.104
X(38) <i>Humicola fuscoatra</i>	-0.521	-0.205	-0.444	-0.142	-0.127
X(40) <i>Humicola fuscoatra var. longispora</i>	0.113	0.925	-0.108	-0.019	-0.063
X(44) <i>Talaromyces sp.</i>	0.113	0.925	-0.108	-0.019	-0.063
X(45) <i>Scolecobasidium constrictum</i>	0.535	-0.164	0.098	-0.512	-0.120
X(57) <i>Gliomastix est. de Wallrothiella subiculosa</i>	0.769	-0.288	-0.423	0.134	-0.071
X(58) Micelio dematiáceo estéril	-0.060	-0.219	0.748	0.317	-0.109
Autovalor	5.960	4.356	4.330	3.771	3.521
% Variable Explicada	21.93	15.06	12.14	11.23	10.41

Contribuciones de las especies fúngicas utilizadas para caracterizar los factores

Tabla 30. Contribuciones de la especies fúngicas a los primeros 5 componentes (F1 – F5) derivados del Análisis de Componentes Principales efectuado para el Horizonte Orgánicos O₂ durante el muestreo.

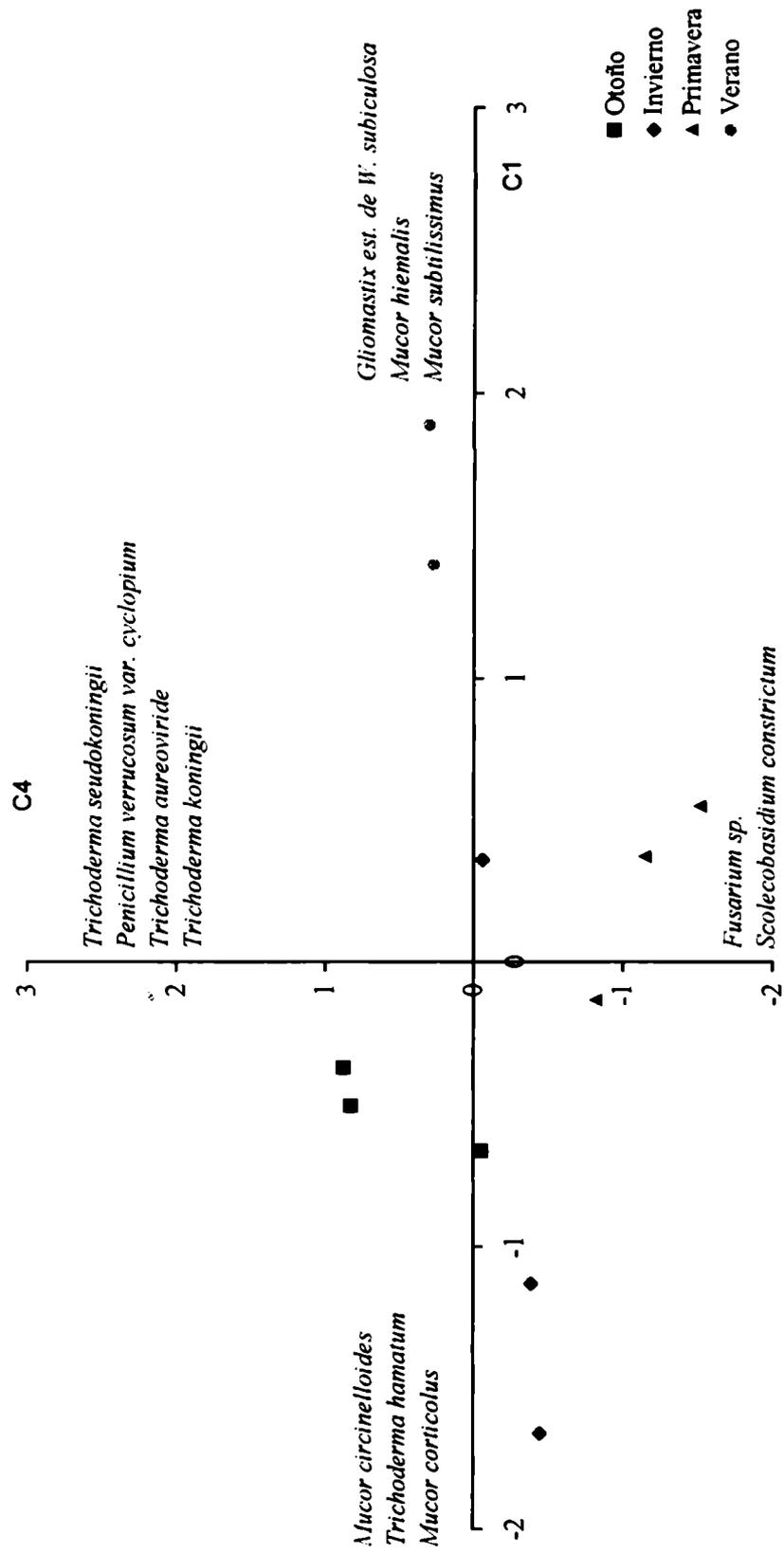


Fig. 32. PCA distribución de las muestras en el espacio de los componentes C1 y C4 para el horizonte O1

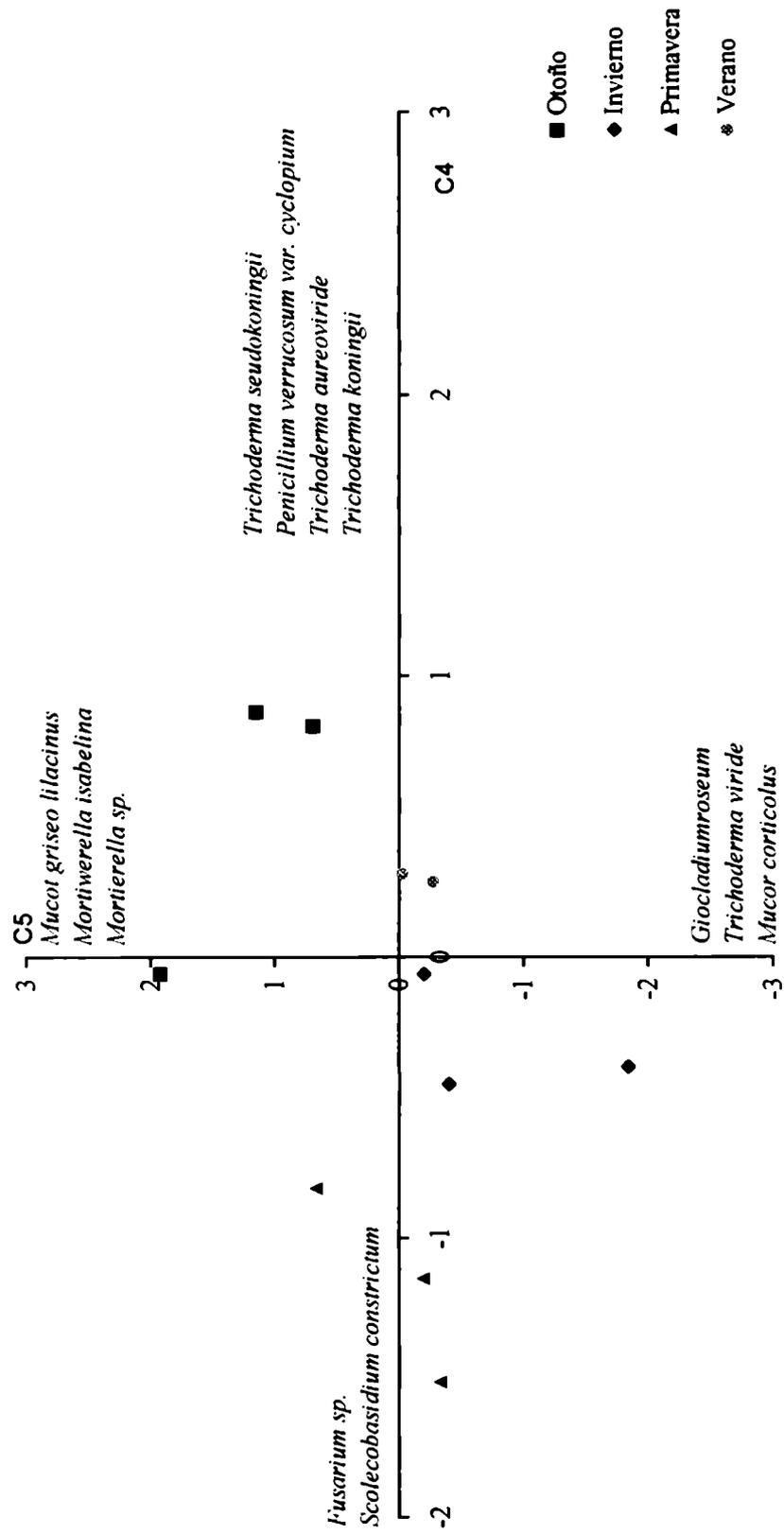


Fig. 33. PCA distribución de las muestras en el espacio de los componentes C4 y C5 para el horizonte O2

Variable	Coeficiente estandarizado para las variables canónicas		
	F1	F2	F3
<i>Trichoderma pseudokoningii</i>	0,29011	2,61604	-0,37267
<i>Trichoderma longibrachiatum</i>	-1,21263	-1,84992	-0,3186
<i>Trichoderma aureoviride</i>	8,25022	0,11392	-0,64215
<i>Mucor griseo lilacinus</i>	7,03655	-0,66148	0,25758
<i>Aspergillus sp.</i>	-8,54899	1,183	0,44107
<i>Gliamastix est. de W. subiculosa</i>	2,82696	1,09147	-0,91537
Varianza explicada acumulada	89,02	98,62	100

Tabla 31. Coeficiente estandarizado para las variables canónicas. Varianza explicada.

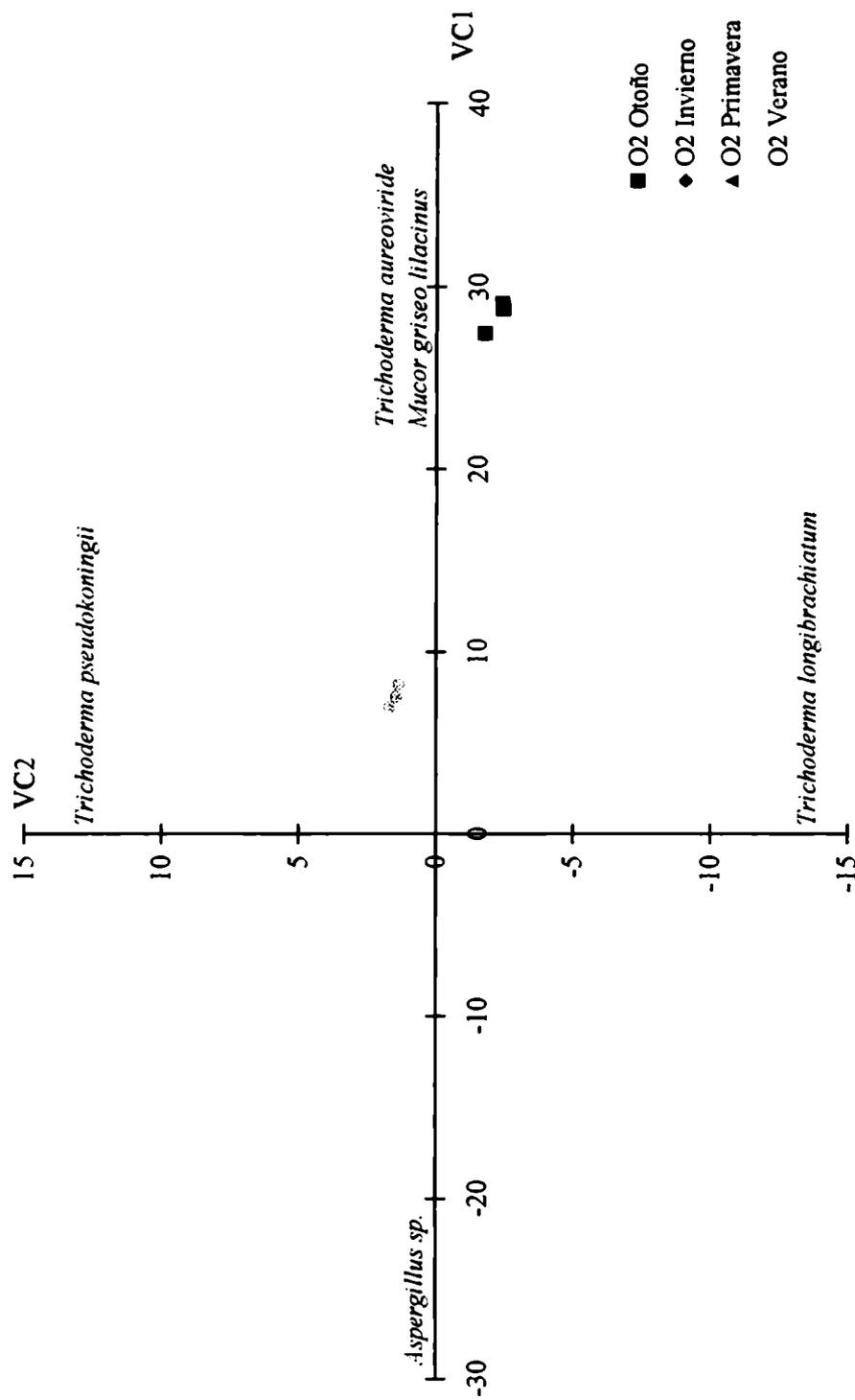


Fig. 34. Análisis de la función discriminante de los datos de frecuencias en el espacio de la variables canónicas (VC1, VC2).

Grupo	% Clasificación correcta	N° de casos clasificados			
		Otoño	Invierno	Primavera	Verano
Otoño	100	3	0	0	0
Invierno	100	0	3	0	0
Primavera	100	0	0	3	0
Verano	100	0	0	0	3
Total	100	3	3	3	3

Tabla 32. Clasificación del **Análisis discriminante** basado en las frecuencias de los hongos del **Horizonte O₂**, usando las estaciones como variable discriminante.

b.1.4.3. Análisis del horizonte AC

En el análisis de componentes principales (ACP) efectuado sobre la matriz de frecuencias fúngicas, 62 especies por 12 muestras, los primeros cinco componentes explicaron el 68.51 % de la variación entre las muestras, con relación a las especies presentes y sus valores de frecuencia.

Las contribuciones de las especies pueden verse en la (**Tabla 33**).

El componente 2 segrega 3 muestras correspondientes al otoño y 2 a la primavera ubicadas en el extremo positivo y caracterizadas por la presencia de las especies *Humicola fuscoatra var fuscoatra*, *Penicillium citreonigrum*, *Trichoderma aureoviride* y *Fusarium equiseti* de las muestras ubicadas en el extremo negativo y caracterizadas por la presencia de las especies *Gliocladium roseum* *Trichoderma saturnisporum* y *Humicola fuscoatra var. longispora*. (**Fig. 35**).

El componente 3 segrega 3 muestras de invierno, 2 del otoño y 1 de primavera ubicadas en el extremo positivo y caracterizadas por la presencia de *Trichoderma hamatum*, *Trichoderma pseudokoningii*, *Mucor sp.* y *Paecilomyces sp.*, de las muestras ubicadas en el sector negativo del componente 3 y caracterizadas por la presencia de las especies *Cladosporium sphaerospermum*, *Fusarium oxysporum* y *Aspergillus fumigatus*. (**Fig. 35**)

El componente 4 segrega 3 muestras de primavera, 1 muestra de invierno y 1 de verano ubicadas en el extremo positivo y caracterizadas por la presencia de las especies *Penicillium jensenii*, *Penicillium paraherquei* y *Talaromyces flavus var macroporus*, de las ubicadas en el extremo negativo y caracterizadas por la presencia de las especies *Cladosporium sphaerospermum*, *Talaromyces sp.* y *Talaromyces wortmannii*. (**Fig. 36**)

La combinación del componente 2 (C2) por el componente 3 (C3) (**fig. 35**) segrega las muestras del horizonte AC en cuatro grupos mostrando una clara separación de las estaciones.

Dos muestras de otoños se ubican en el eje positivo del componente 2.

Las muestras de invierno se ubican en el eje negativo del componente 3.

Las muestras de verano se ubican en el eje negativo del componente 2.

Dos muestras de primavera se agrupan sobre el eje negativo del componente 3.

La combinación del componente 3 (C3) por el componente 4 (C4) (**fig. 36**) segrega las muestras de los horizontes AC en cuatro grupos según las estaciones.

Las muestras de otoño se agrupan en el extremo negativo del componente 4.

Las muestras de invierno se agrupan en el extremo positivo del componente C3.

Las muestras de primavera se agrupan sobre el eje positivo del componente C3.

Las muestras de verano se agrupan sobre el eje negativo componente C3.

Los censos del horizonte AC fueron analizados mediante análisis discriminante (AD) utilizando como variable de agrupamiento las estaciones.

El análisis discriminante dio como resultado 3 funciones, las cuales explicaron el 100% de la varianza total. (**Tabla 34**)

La primera función estuvo asociada con *Trichoderma harzianum*, *Cylindrocarpon sp.*, y *Penicillium paraherquei* (-). La segunda con *Trichoderma pseudokoningii* y *Humicola fuscoatra var. longispora* (-). La tercera con *Trichoderma harzianum* (-) y *Humicola fuscoatra var. longispora* (-).

La distribución de las muestras en relación a las dos primeras funciones discriminantes muestra (**fig. 37**) que los censos de otoño están asociados a valores negativos de la variable canónica 2 (VC2), los censo de invierno a valores positivos de la variable canónica 1 (VC1), los censos de primavera a valores negativos de la variable canónica 1 (VC1), los censos de verano a valores negativos de la variable canónica 2 (VC2).

La clasificación general obtenida del análisis de discriminante muestra que el 100% de las muestras fueron bien clasificadas. (**Tabla 35**)

	C 1	C 2	C 3	C 4	C 5
X(2) <i>Trichoderma harzianum</i>	0.093	-0.174	0.482	0.550	-0.340
X(3) <i>Trichoderma hamatum</i>	0.097	0.130	0.801	0.184	-0.261
X(4) <i>Trichoderma koningii</i>	0.577	-0.303	0.058	0.467	0.279
X(5) <i>Trichoderma pseudokoningii</i>	-0.112	-0.371	0.727	-0.099	-0.066
X(6) <i>Trichoderma longibrachiatum</i>	-0.467	-0.251	-0.175	0.555	0.356
X(7) <i>Trichoderma viride</i>	-0.259	-0.424	0.492	-0.026	0.538
X(8) <i>Trichoderma aureoviride</i>	-0.142	0.739	-0.064	0.511	-0.020
X(9) <i>Trichoderma saturnisporum</i>	0.311	-0.602	-0.006	0.179	0.171
X(10) <i>Pestalotiopsis oxyanthi</i>	-0.196	-0.334	-0.149	-0.029	0.724
X(16) <i>Mucor sp.</i>	-0.437	0.177	0.695	0.077	-0.418
X(17) <i>Fusarium oxysporum</i>	-0.375	-0.193	-0.427	0.137	-0.123
X(18) <i>Fusarium equiseti</i>	-0.359	0.681	-0.024	0.280	-0.261
X(21) <i>Fusarium moniliforme</i>	0.020	-0.360	0.604	-0.323	0.046
X(23) <i>Gliocladium roseum</i>	0.105	-0.680	0.227	0.540	-0.013
X(25) <i>Aspergillus versicolor</i>	0.889	-0.130	-0.190	-0.029	0.122
X(26) <i>Aspergillus fumigatus</i>	0.217	-0.208	-0.422	0.043	0.100
X(27) <i>Aspergillus terricola</i>	-0.602	-0.234	-0.172	0.349	-0.059
X(28) <i>Aspergillus sp.</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
X(29) <i>Mortierella isabellina</i>	-0.166	0.066	0.266	-0.292	-0.371
X(30) <i>Mortierella sp.</i>	0.710	-0.067	-0.052	0.022	-0.087
X(31) <i>Verticillium chlamyosporium</i>	-0.188	-0.063	0.512	-0.041	0.264
X(32) <i>Penicillium manginii</i>	0.434	0.058	0.148	-0.239	0.715
X(33) <i>Penicillium citreonigrum</i>	-0.008	0.862	0.072	-0.186	0.276
X(34) <i>Penicillium jensenii</i>	-0.006	0.186	0.013	0.861	-0.133
X(35) <i>Penicillium paraherquei</i>	-0.339	0.106	-0.336	0.752	-0.275
X(36) <i>P. verrucosum var. cyclopium</i>	-0.238	0.424	-0.138	-0.096	0.632
X(37) <i>Rhizopus arrhizus</i>	0.133	-0.086	0.490	0.179	-0.216
X(38) <i>Humicola fuscoatra</i>	0.511	-0.104	-0.182	0.646	0.313
X(39) <i>Humicola fuscoatra var fuscoatra</i>	-0.008	0.862	0.072	-0.186	0.276
X(40) <i>Humicola fuscoatra var. longispora</i>	0.371	0.502	0.209	-0.048	0.683
X(41) <i>Talaromyces flavus var macroporus</i>	-0.359	-0.037	-0.026	0.669	-0.043
X(43) <i>Talaromyces wortmannii</i>	-0.075	-0.128	0.398	0.334	-0.537
X(44) <i>Talaromyces sp.</i>	-0.215	0.610	0.494	0.352	0.068
X(49) <i>Cephalosporium sp.</i>	0.921	-0.128	-0.177	-0.021	0.090
X(50) <i>Paecilomyces sp.</i>	0.003	-0.488	0.678	-0.297	0.072
X(51) <i>Cylindrocarpon sp.</i>	0.044	-0.349	0.069	-0.073	0.818
X(52) <i>Xylohypha curta</i>	0.841	-0.252	-0.020	-0.115	-0.088
X(53) <i>Cladosporium sphaerospermum</i>	-0.104	0.041	-0.510	-0.406	-0.210
X(56) <i>Nigrospora sphaerica</i>	0.710	-0.067	-0.052	0.022	-0.087
X(57) <i>Gliomastix est. de Wallrothiella subiculosa</i>	0.019	0.446	0.577	-0.309	0.279
X(58) Micelio dematiáceo estéril	-0.241	0.473	0.581	-0.300	0.148
Autovalor	6.132	6.036	5.682	4.911	4.643
% Variable Explicada	19.97	15.96	13.43	10.68	8.47

Contribuciones de las especies fúngicas utilizadas para caracterizar los factores

Tabla 33. Contribuciones de las especies fúngicas a los primeros 5 componentes (F1 – F5) derivados del Análisis de Componentes Principales efectuado para el Horizonte Mineral AC durante el muestreo.

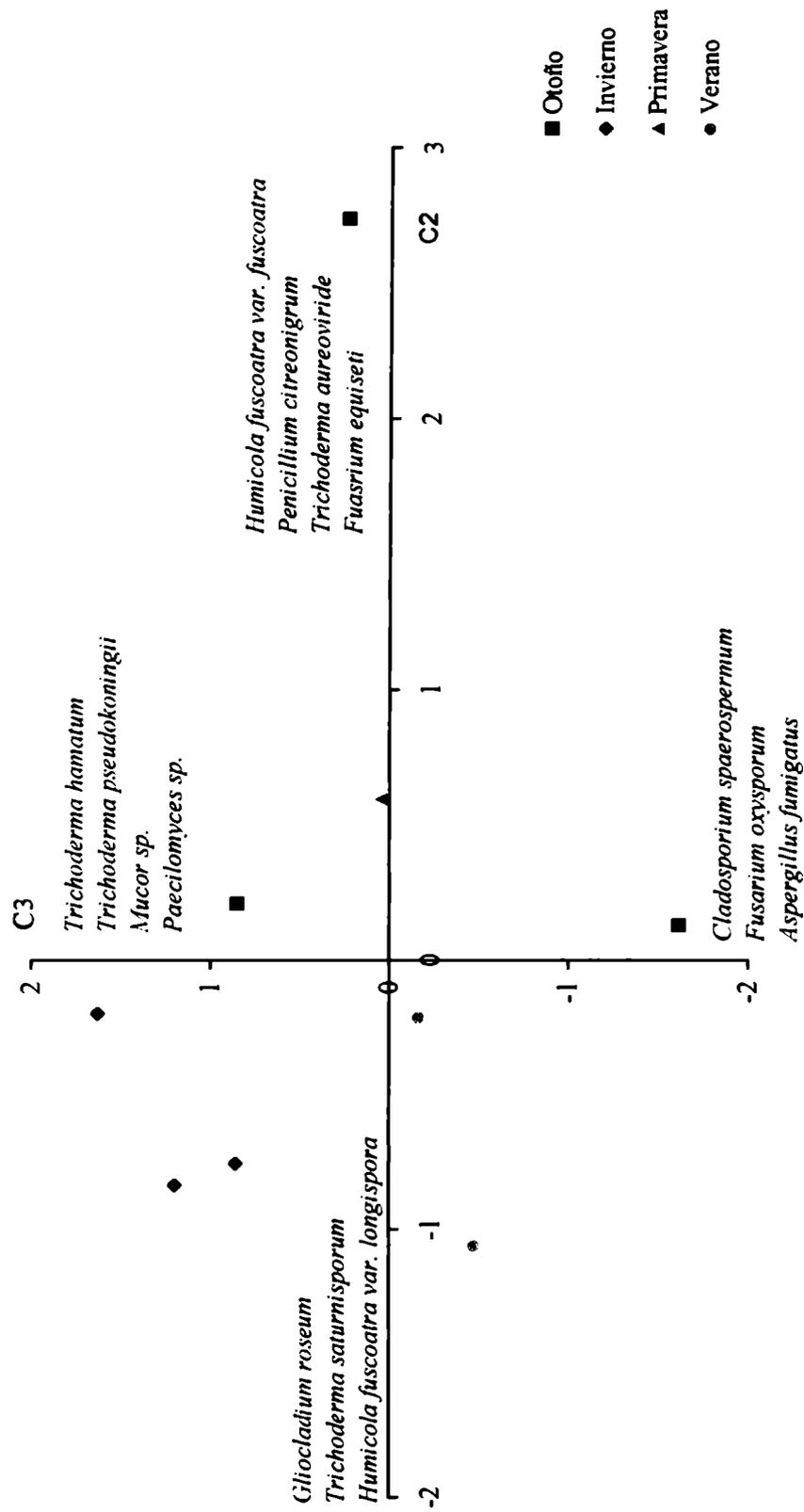


Fig. 35. PCA distribución de las muestras en el espacio de los componentes C2 y C3 para el horizonte AC

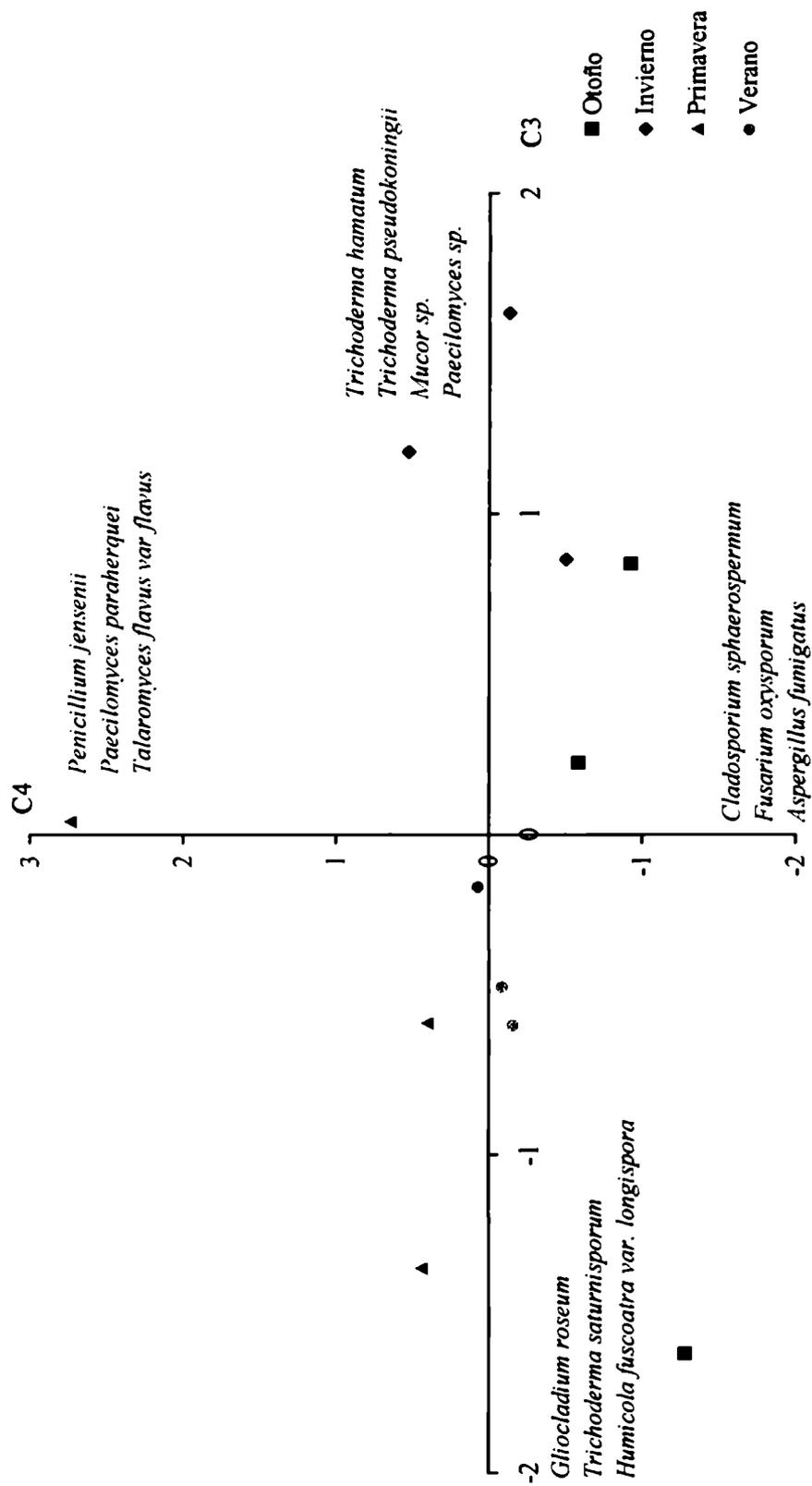


Fig. 36. PCA distribución de las muestras en el espacio de los componentes C3 y C4 para el horizonte AC.

Variable	Coeficiente estandarizado para las variables canónicas		
	F1	F2	F3
<i>Trichoderma harzianum</i>	4.38415	-1.57454	-0.62028
<i>Trichoderma pseudokoningii</i>	2.44228	2.21917	0.08268
<i>Penicillium paraherquei</i>	-3.63409	1.52126	-0.12835
<i>Humicola fuscoatra</i> var. <i>longispora</i>	-2.40541	-2.25704	-0.83452
<i>Cylindrocarpon</i> sp.	4.35936	0.78359	-0.32475
Varianza explicada acumulada	85.97	99.73	100

Tabla 34. Coeficiente estandarizado para las variables canonicas. Varianza explicada.

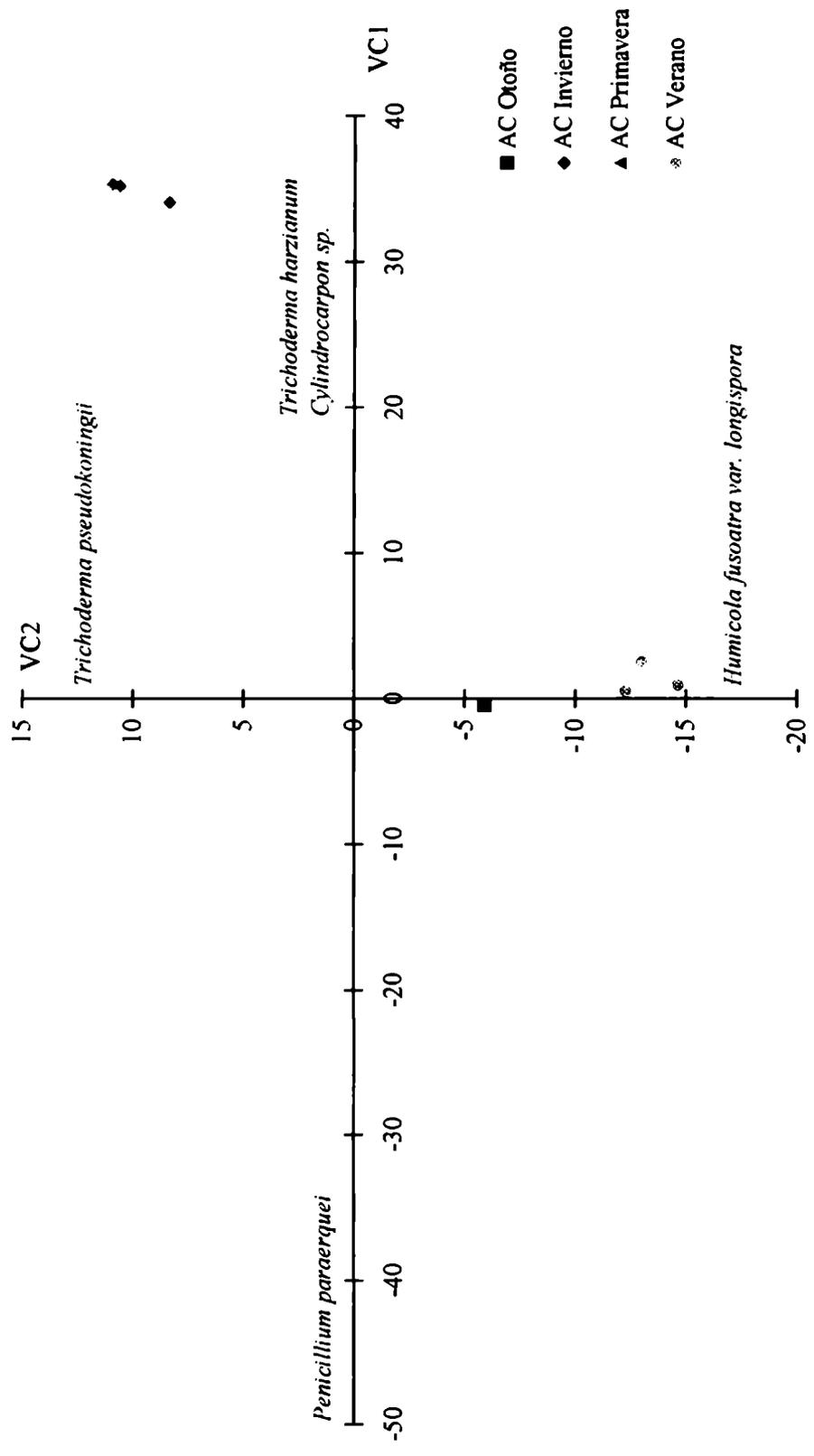


Fig. 37. Análisis de la función discriminante de los datos de frecuencias en el espacio de las variables canónicas (VC1, VC2).

Grupo	% Clasificación correcta	N° de casos clasificados			
		Otoño	Invierno	Primavera	Verano
Otoño	100	3	0	0	0
Invierno	100	0	3	0	0
Primavera	100	0	0	3	0
Verano	100	0	0	0	3
Total	100	3	3	3	3

Tabla 35. Clasificación del **Análisis discriminante** basado en las frecuencias de los hongos del **Horizonte AC**, usando las estaciones como variable discriminante.

b.1.4.4. Análisis del horizonte II

En el análisis de componentes principales (ACP) efectuado sobre la matriz de frecuencias fúngicas, 62 especies por 12 muestras, los primeros cinco componentes explicaron el 60,44 % de la variación entre las muestras, con relación a las especies presentes y sus valores de frecuencia.

Las contribuciones de las especies pueden verse en la **Tabla 36**.

El componente 2 segrega 3 muestras correspondientes a la primavera ubicadas en el extremo positivo y caracterizadas por la presencia de las especies *Mucor sp.*, *Verticillium chlamydosporium*, *Fusarium moniliformis* y *Penicillium pareare* de las muestras ubicadas en el extremo negativo caracterizadas por la presencia de las especies *Gliocladium roseum*, *Cladosporium sphaerospermum* y *Oidiodendron griseum*. (**Fig. 38**).

El componente 3 segrega 1 muestra de invierno, 1 muestra de otoño y 1 muestra de primavera ubicadas en el extremo positivo y caracterizadas por la presencia de *Paecilomyces sp.*, *Cylindrocarpon sp.*, *Trichoderma hamatum* y *Trichoderma pseudokoningii*, de las muestras ubicadas en el extremo negativo del componente 3 caracterizadas por la presencia de las especies *Trichoderma harzianum* y *Gliomastix* est. de *Wallrothiella subiculosa*. (**fig. 39**)

El componente 4 segrega 3 muestras de otoño y 2 muestras de invierno caracterizadas por la presencia en el extremo positivo de las especies *Aspergillus terricola*, *Penicillium citreonigrum*, *Trichoderma longibrachiatum* y *Rhizopus arrhizus*, de las ubicadas en el extremo negativo caracterizadas por las especies *Gliomastix* est. de *Wallrothiella subiculosa*, *Xylohypha curta* y *Trichoderma koningii*. (**Fig. 38**)

La combinación del componente 2 (C2) por el componente 4 (C4) (**fig. 38**) segrega las muestras del horizonte II en cuatro Grupos mostrando una separación de las estaciones.

Las muestras de otoños se ubican sobre el extremo positivo del componente 4.

Las muestras de invierno se ubican sobre el extremo negativo del componente 2.

Las muestras de verano se ubican sobre el extremo negativo del componente 4.

Las muestras de primavera se ubican sobre el extremo positivo 3.

La combinación del componente 3 (C3) por el componente 4 (C4) (**fig. 39**) segrega las muestras de los horizontes AC en cuatro grupos según las estaciones.

Las muestras de otoño se agrupan en el extremo positivo del componente 4.

Dos muestras de invierno se agrupan en el extremo negativo del componente C3.

Las muestras de primavera y verano se agrupan en el negativo del componente C4.

Los censos del horizonte II fueron analizados mediante análisis discriminante (AD) utilizando como *variable de agrupamiento las estaciones*.

El análisis discriminante dio como resultado 3 funciones, las cuales explicaron el 100% de la varianza total. (**Tabla 37**)

La primera función estuvo asociada con *Aspergillus terricola* y *Penicillium paraherquei* (-). La segunda con *Cephalosporium sp* y *Gliomastix est.* de *Wallrothiella subiculosa* (-). La tercera con *Aspergillus terricola* y *Cephalosporium sp* (-).

La distribución de las muestras en relación a las dos primeras funciones discriminantes muestran (**fig. 40**) que los censos de otoño están asociados a valores positivos de la variable canónica 1 (VC1), los censos de invierno a valores positivos de la variable canónica 1 (VC1), los censos de primavera a valores negativos de la variable canónica 1 (VC1), los censos de verano a valores negativos de la variable canónica 2 (VC2).

La clasificación general obtenida del análisis de discriminante muestra que el 83.3% de las muestras fueron bien clasificadas. (**Tabla 38**)

	C 1	C 2	C 3	C 4	C 5
X(2) <i>Trichoderma harzianum</i>	-0.187	0.484	-0.411	0.320	-0.207
X(3) <i>Trichoderma hamatum</i>	-0.090	-0.068	0.788	0.040	-0.027
X(4) <i>Trichoderma koningii</i>	-0.102	-0.288	-0.110	0.485	-0.181
X(5) <i>Trichoderma pseudokoningii</i>	-0.132	0.064	0.720	-0.158	-0.196
X(6) <i>Trichoderma longibrachiatum</i>	0.696	-0.096	-0.114	0.615	0.003
X(7) <i>Trichoderma viride</i>	-0.090	-0.195	-0.132	-0.174	0.915
X(9) <i>Trichoderma saturnisporum</i>	-0.083	-0.090	0.600	0.657	-0.006
X(14) <i>Mucor subtilissimus</i>	0.983	-0.062	-0.013	-0.018	0.004
X(16) <i>Mucor sp.</i>	-0.059	0.926	-0.063	-0.041	0.141
X(21) <i>Fusarium moniliforme</i>	-0.143	0.771	0.016	-0.196	-0.080
X(22) <i>Fusarium sp.</i>	0.983	-0.062	-0.013	-0.018	0.004
X(23) <i>Gliocladium roseum</i>	0.357	-0.393	0.346	-0.333	0.408
X(27) <i>Aspergillus terricola</i>	-0.045	-0.067	-0.140	0.847	0.000
X(31) <i>Verticillium chlamyosporium</i>	-0.059	0.926	-0.063	-0.041	0.141
X(32) <i>Penicillium manginii</i>	-0.018	-0.028	-0.294	-0.066	-0.337
X(33) <i>Penicillium citreonigrum</i>	-0.178	-0.188	-0.180	0.755	-0.062
X(35) <i>Penicillium paraherquei</i>	-0.149	0.760	-0.159	0.140	-0.104
X(36) <i>P. verrucosum var cyclopium</i>	-0.124	-0.219	-0.129	0.230	0.797
X(37) <i>Rhizopus arrhizus</i>	0.696	-0.096	-0.114	0.615	0.003
X(41) <i>Talaromyces flavus var macroporus</i>	0.983	-0.062	-0.013	-0.018	0.004
X(42) <i>Talaromyces flavus var. flavus</i>	-0.113	0.343	-0.152	-0.177	0.886
X(43) <i>Talaromyces wortmannii</i>	-0.199	-0.205	-0.111	0.037	-0.057
X(44) <i>Talaromyces sp.</i>	0.795	-0.076	0.059	-0.006	-0.014
X(47) <i>Oidiodendron griseum</i>	-0.140	0.363	-0.170	-0.525	0.349
X(49) <i>Cephalosporium sp.</i>	0.492	-0.057	-0.273	-0.069	-0.302
X(50) <i>Paecilomyces sp.</i>	-0.067	-0.054	0.949	0.039	-0.009
X(51) <i>Cylindrocarpon sp.</i>	0.553	-0.084	0.792	0.022	-0.005
X(52) <i>Xylohypha curta</i>	-0.158	-0.109	-0.066	-0.547	-0.324
X(53) <i>Cladosporium sphaerospermum</i>	-0.313	-0.371	-0.216	0.026	0.422
X(54) <i>Cladosporium oxysporum</i>	-0.090	-0.195	-0.132	-0.174	0.915
X(56) <i>Nigrospora sphaerica</i>	-0.094	0.646	0.657	-0.002	0.098
X(57) <i>Gliomastix est. de Wallrothiella subiculosa</i>	0.518	0.123	-0.351	-0.586	0.018
Autovalor	5.847	4.461	4.326	4.091	4.059
% Variable Explicada	19.40	15.40	13.41	12.23	10.76

Contribuciones de las especies fúngicas utilizadas para caracterizar los factores

Tabla 36. Contribuciones de la especies fúngicas a los primeros 5 componentes (F1 – F5) derivados del Análisis de Componentes Principales efectuado para el Horizonte Mineral II durante el muestreo

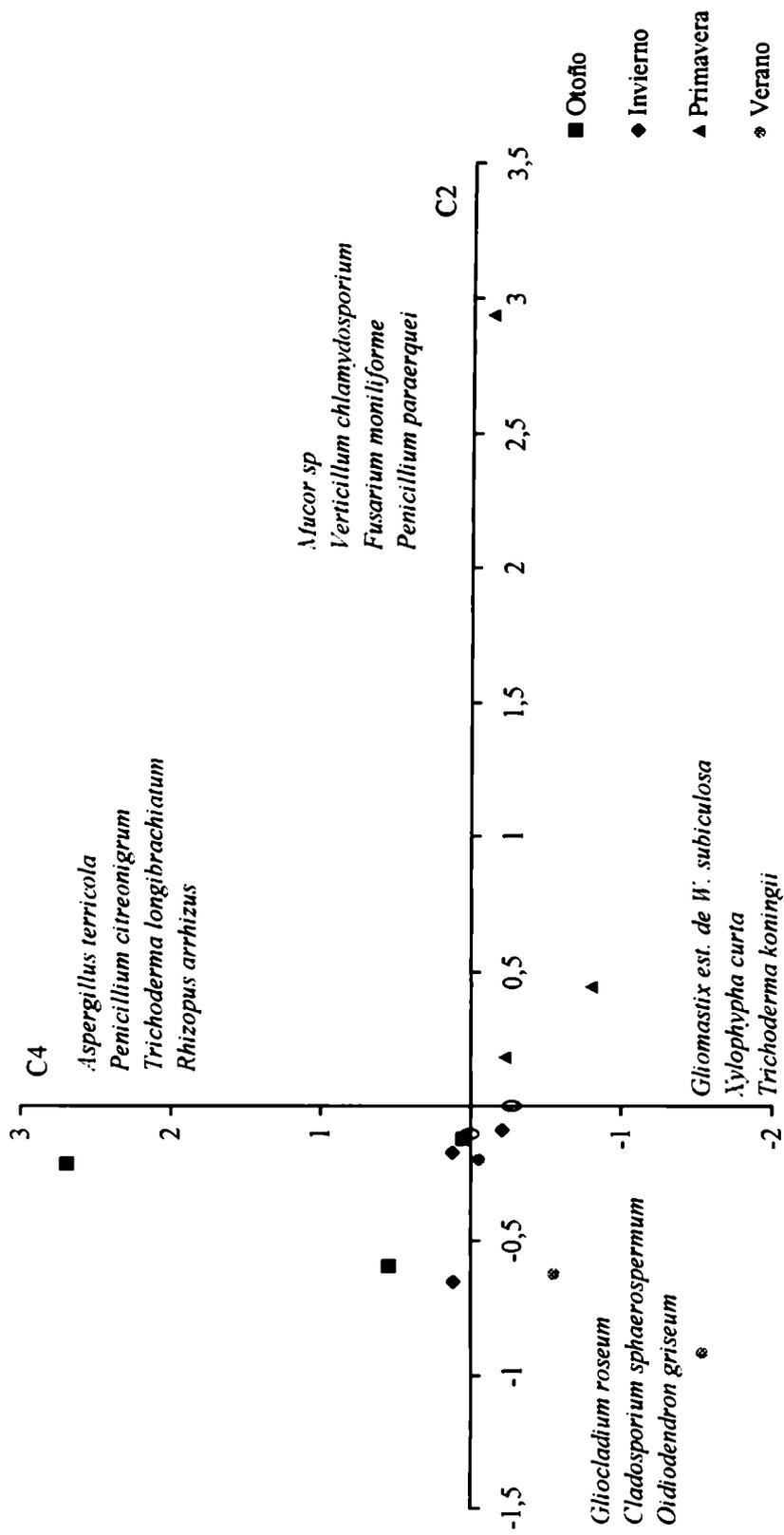


Fig. 38. PCA distribución de las muestras en el espacio de los componentes C2 y C4 para el horizonte II.

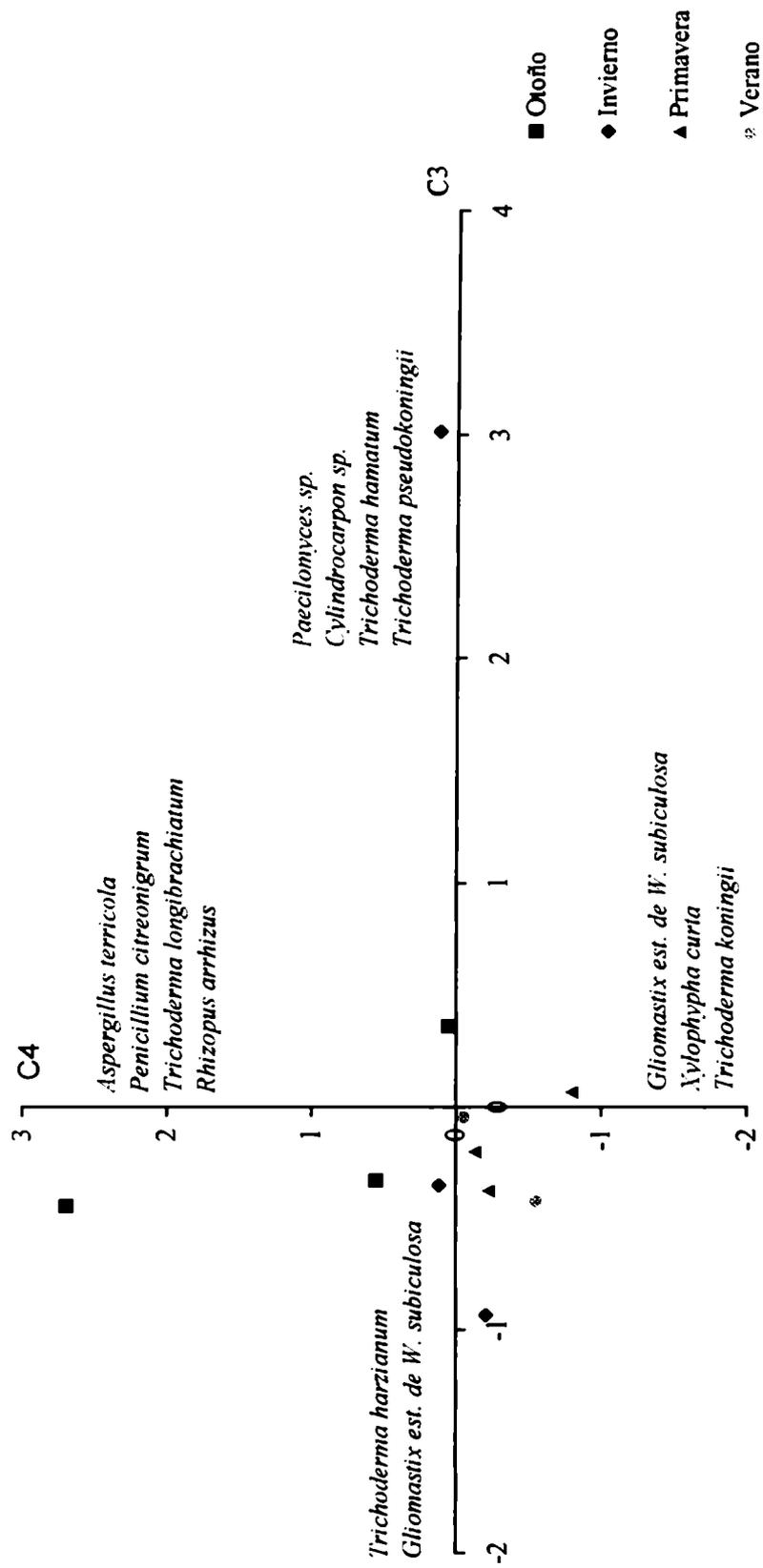


Fig. 39. PCA distribución de las muestras en el espacio de los componentes C3 y C4 para el horizonte II.

Variable	Coeficiente estandarizado para las variables canónicas		
	F1	F2	F3
<i>Aspergillus sp.</i>	7.139353	-0.81242	0.82913
<i>Penicillium paraherquei</i>	-7.65074	0.96694	-0.08643
<i>Cephalosporium sp.</i>	5.78531	1.34106	-0.81417
<i>Gliamastix est. de W. subiculosa</i>	-6.38441	-1.54647	0.172629
Varianza explicada acumulada	99.16	99.94	100

Tabla 37. Coeficiente estandarizado para las variables canonicas. Varianza explicada.

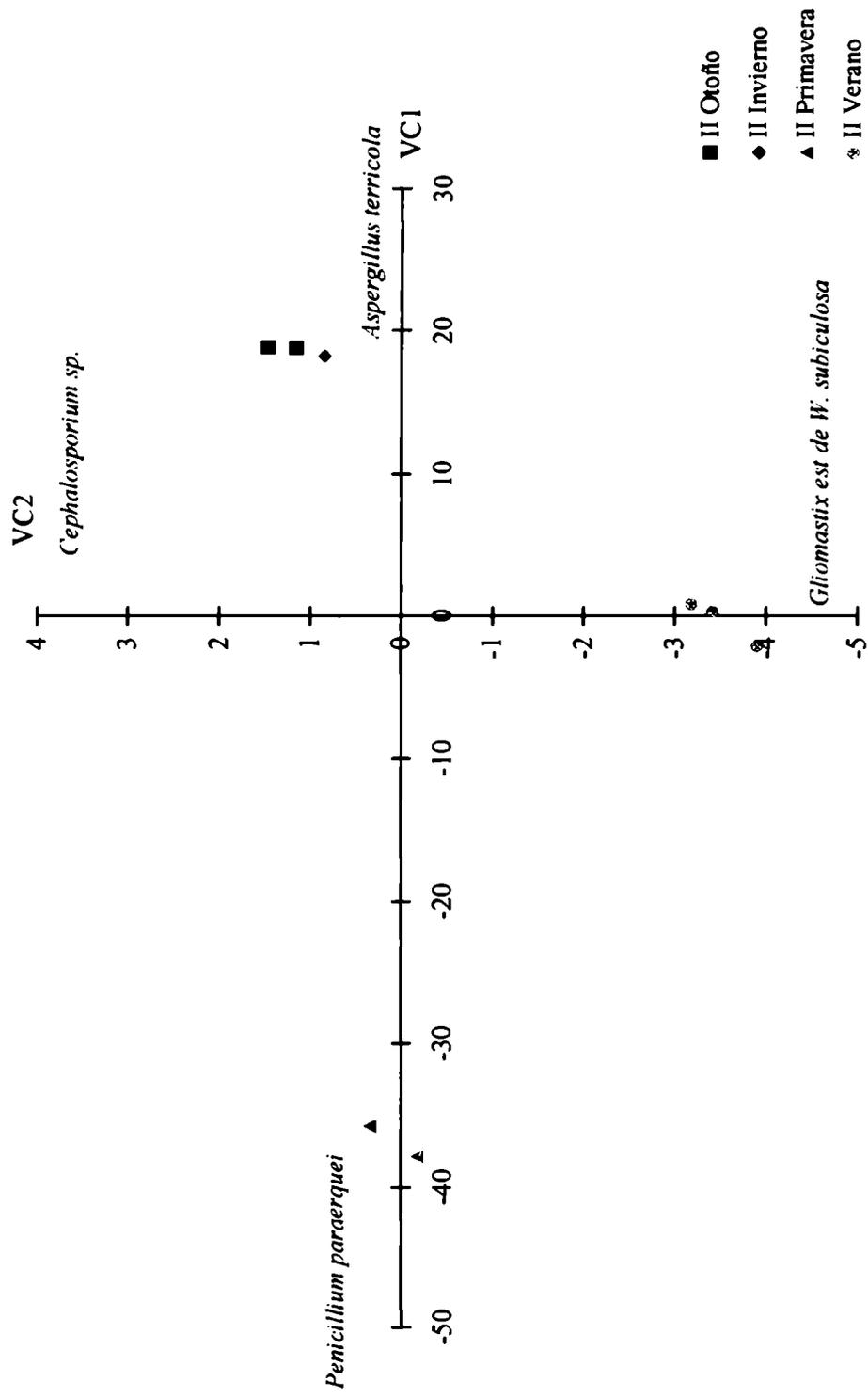


Fig. 40. Análisis de la función discriminante de los datos de frecuencias en el espacio de las variables canónicas (VC1, VC2).

Grupo	% Clasificación correcta	N° de casos clasificados			
		Otoño	Invierno	Primavera	Verano
Otoño	33,3	1	2	0	0
Invierno	100	0	3	0	0
Primavera	100	0	0	3	0
Verano	100	0	0	0	3
Total	83,3	1	5	3	3

Tabla 38. Clasificación del **Análisis discriminante** basado en las frecuencias de los hongos del **Horizonte II**, usando las estaciones como variable discriminante.

b.2. ANALISIS DE LAS COMUNIDADES FUNGICAS (Discusión).

En este estudio se aislaron 105 especies (**tabla 5**) de hongos pertenecientes a Hyphomycetes, Coelomycetes y Ascomycetes, Novack y Wittinghan (1968) describieron la flora fúngica de un bosque decido, encontraron 161 especies diferentes, Hayes (1965) encontró 120 especies diferentes sobre *Pinus sylvestris* y Frankland (1966) aisló de un solo sustrato, pecíolos de *Pteridium aquilinum*, 113 especies.

Christensen (1981) comparando distintos bosques del hemisferio norte, concluye que la diversidad específica de los hongos del suelo tiene un componente principal que es el número de especies de plantas propias de cada bosque. Otro importante regulador de la expresión de especies fúngicas son las condiciones edáficas (Apinis, 1972). En el bosque implantado de *Pinus taeda* si bien se encontró un número alto de especies es posible que las especies aisladas solo constituyan una parte de las que se encuentran en el lugar ya que una foresta monoespecífica e implantada no permite la expresión de todas las especies fúngicas del suelo debido al tipo de material orgánico disponible para la colonización (Christensen, 1981).

En el perfil del suelo se destacan como dominantes (**tabla 6**) diversas especies de *Trichoderma* (*T. harzianum*, *T. hamatum*, *T. koningii*, *T. pseudokoningii*, *T. longibrachiatum*) además de *Pestalotiopsis oxyanthi*, *Fusarium oxysporum*, *Aspergillus niger*, *Cladosporium cladosporioides* y *Alternaria alternata*. Algunas de ellas son exclusivas de un horizonte otras se encuentran distribuidas en varios de ellos.

En los horizontes orgánicos se encuentran 61 especies diferentes, 9 de ellas *Pestalotiopsis oxyanthi*, *Mucor hiemalis*, *Fusarium oxysporum*, *Cladosporium* (3 especies), *Menispora ciliata*, *Epicoccum purpurascens* y *Aureobasidium pullulans* son importantes por sus frecuencias en uno o los dos

horizontes, las demás especies aparecen como acompañantes y muchas de ellas indicadoras de los horizontes O₁ y O₂.

Dados los resultados obtenidos por el Análisis de Componentes Principales *Pestalotiopsis oxyanthi* permite caracterizar los horizontes orgánicos mientras que *Aspergillus versicolor*, *Aspergillus terricola*, *Hemicola fuscoatra* var. *longispora*, *Trichoderma saturnisporum*, *Fusarium equiseti* y *Xylohypha curta* los minerales.

Williams y Parkinson (1964) encontraron en un bosque de *Pinus sylvestris* que el número total de especies aisladas de los horizontes orgánicos y minerales es similar, con 10 especies exclusivas de los horizontes orgánicos y 5 de los minerales, pero ninguna presentaba alta frecuencia. Además distinguieron en las partículas orgánicas del horizonte A: *Mortierella parvispora*, *Penicillium spinulosum*, *Trichoderma viride*, *Mucor ramanianus* y *Chrysosporium* sp. como especies dominantes, mientras que en las partículas orgánicas del horizonte B están presentes *Mucor ramanianus*, *Mortierella parvispora*, *Phialophora* sp. y *Paecilomyces* sp.

En las partículas minerales distinguieron *Mortierella* sp y *Mucor* sp en el horizonte A y *Mucor* sp y *Paecilomyces* sp en el horizonte B. Vieron que la variación de las especies dominantes en el espacio y en el tiempo era similar.

Widden (1979) encontró que la abundancia relativa de las especies seguía el patrón encontrado por otros autores incorporando a la lista de especies a *Gliocladium roseum* como mas común en suelo de bosque de madera dura que en bosques de coníferas (Domsch y Gams, 1970).

Söderström (1975) y Söderström y Bååth (1978) encontraron grandes diferencias en la estructura de las comunidades fúngicas entre los distintos horizontes y concluyendo que distintas comunidades están presentes en los distintos horizontes del suelo. Wicklow y Whittingham (1974) y Bissett y Parkinson (1979) llegaron a las mismas conclusiones. Bååth (1981) encontró

diferencias entre los horizontes orgánicos y minerales y las atribuyó a las diferencias físicas y químicas que encontró entre ellos, utilizó para diferenciar las comunidades índices de similitud y de componentes principales.

En el bosque de *Pinus taeda* las especies *Cladosporium oxysporum*, *Aureobasidium pullulans*, *Cladosporium cladosporioides*, *Fusarium sambucinum*, *Paecilomyces marquandii* y *Trichoderma viride*, características del O₁ diferencian este horizonte del O₂ donde las especies distintivas son *Trichoderma harzianum* y *Trichoderma longibrachiatum*.

Bååth (1981) comparó las capas orgánicas entre sí y encontró alta similitud. Lo mismo sucedió cuando comparó los horizontes minerales encontrando en ellos aproximadamente las mismas especies, pero las especies individuales fueron aisladas preferentemente de uno de los horizontes.

También observó que en las capas orgánicas hay una estructura de comunidad que cambia continuamente con el incremento de la profundidad.

En este estudio se observó que el número de colonias por partícula es aproximadamente igual en los horizontes orgánicos disminuyendo en los minerales. La diversidad específica aumenta hasta el horizonte AC disminuyendo en el II.

La aparente alta diversidad en el AC podría ser atribuída a que algunas especies típicas de las capa orgánicas pueden colonizar la parte superior de las minerales (Wicklow y Whittingham, 1974).

Estos autores encontraron que en el horizonte B el número de especies baja bruscamente. Esto aparentemente contrasta con los resultados obtenidos para *Pinus taeda* en horizonte II. La diferencia obtenida puede ser atribuída a que este suelo esta formado por aportes aluviales.

Cuando analizaron los horizontes minerales vieron un cambio brusco en la composición de las especies con respecto a los orgánicos. En las capas mineral hay nuevamente una comunidad que cambia en forma continua.

En el estudio de los hongos del suelo de *Pinus taeda* las especies de *Trichoderma hamatum*, *Mucor* sp, *Paecilomyces* sp., *Fusarium moniliforme* y *Cladosporium sphaerospermum* permitieron separar los horizontes minerales entre sí.

La diversidad de las especies en el perfil del suelo usualmente es alta en las capas de la hojarasca y decrece con la profundidad del perfil (Wicklowsky and Whittingham, 1974; Bisset y Parkinson, 1979; Swift, 1976)

Esta relación también fue hallada por Newman y Norman (1941,1943) y Williams y Parkinson (1964). Esta distribución se explica porque los habitats se tornan cada vez más rigurosos ejerciendo una presión selectiva que sobrepasa al aumentar la profundidad al potencial de colonización de cada especie ya que la estructura espacial de las comunidades de descomponedores está determinada principalmente por la naturaleza de los recursos orgánicos de los cuales depende (Swift, 1976). El decrecimiento de la materia orgánica en el incremento de la profundidad es el factor limitante en el desarrollo de los propágulos fúngicos (Tresner, 1952).

b.2.1. Análisis de los horizontes

Estacionalidad

El número de colonias aisladas en el horizonte O₁ se mantiene constante en los cuatro muestreos y la diversidad es similar en ellos, e l muestreo de primavera es el que presenta mayor riqueza. *Pestalotiopsis oxyanthi* es la especie que presenta mayor frecuencia en cada uno de los muestreos, le sigue en orden decreciente *Alternaria alternata*, *Epicoccum purpuraceum* y por último *Fusarium oxysporum*.

La población de la hojarasca en el horizonte O₁ es una mezcla de propágulos que persisten de la flora del filoplano y especies capaces de colonizar y descomponer la hojarasca (Last, 1955)

En el horizonte O₁ encontramos un gran número de especies que llegan al suelo junto con las hojas estas son: *Alternaria alternata*, *Pestalotiopsis oxyanthi*, *Epicoccum purpurascens*, *Aureobasidium pullulans*, micelios estériles, *Cladosporium cladosporioides*, *Cladosporium herbarum*, *Fusarium oxysporum*. Algunas especies no se aíslan en otros horizontes y desaparecen otras se hacen mas abundantes como *Pestalotiopsis oxyanthi*.

Flanagan y Scarbourogh (1974) ; Parkinson y Bhatt (1974); Sherwood y Carroll (1974); Visser y Parkinson (1975a); Kjøller y Struwe (1982), encuentran que los hongos típicos de las hojas son *Cladosporium herbarum*, *Aureobasidium pullulans* y *Alternaria* sp. Pero también especies de *Penicillium*, *Trichoderma*, *Epicoccum*, *Phoma* y distintos micelios estériles invaden las hojas y los estados tempranos de descomposición

En el horizonte O₁ predominan las especies picnidiales y las de micelio oscuro debido a que la melanina que contienen sus estructuras las hace mas resistentes a la radiación ultravioleta. Ambas están adaptadas a ambientes con amplias fluctuaciones de humedad, temperatura y/o radiación solar (Durrell y Shields, 1960; Nicot, 1960; Gochenaur y Backus, 1967).

Pestalotiopsis aparece en los horizontes orgánicos en los cuales es la especie dominante y desaparece en los minerales, esto se debe a su carácter netamente de epífitico y/o endófito (Stort et al., 1975) de las hojas. Su frecuencia aumenta considerablemente después de cada aporte de materia orgánica por la caída de las hojas

Pestalotiopsis oxyanthi es probablemente la especie mas importante , dado que muestra alta frecuencia a lo largo del año y es también la más abundante en los muestreos de primavera y verano. Esta presente en la hoja viva (Venedikian, 1995) y su frecuencia no es afectada por los cambios que en la hoja tienen lugar inmediatamente después que cae.

Cladosporium cladosporioides y *Cladosporium herbarum* son especies exclusivas del horizonte O₁.

Cladosporium cladosporioides esta citado como saprofítico primario por Dickinson (1965) y Cabral (1982). Es epífito y sus conidios colonizan primero las hojas verdes, pero penetran en ella cuando está seca o moribunda pasando a ser endofito. Según Gamundí et al. (1987) podría considerarse rudeal al principio ya que coloniza un sustrato con buen tenor de nutrientes y con mucha perturbación (hoja verde seguida de abscisión y caída). Al penetrar en la hoja pasa a “stress tolerante” (Pugh, 1980). Según Domsch et al. (1980) es un hifomicete tolerante a cambios de temperatura y humedad. Tiene alta esporulación pero explota el sustrato en forma discontinua. Es un típico hongo del O₁ en el cual presenta siempre una frecuencia importante decreciendo en los estratos inferiores y desapareciendo en los minerales Flanagan y Scarbrough (1974) determinaron que es pectinolítico, ácido gálico + ligninolítico y activo sobre ácidos húmicos.

Aureobasidium pullulans es encontrado sólo en otoño ya que cae junto con las hojas al igual que *Alternaria alternata* los cuales muestran alta frecuencia en otoño que decrece según progresa el año.

Epicoccum purpurascens también comienza la colonización de la hoja en la senescencia y permanece en la hojarasca a lo largo de todo el año únicamente en el horizonte O₁. En ninguno de los muestreos se comportó como especie dominante.

Acremonium y *Paecilomyces* son hongos predominantemente del suelo que puede invadir la hojarasca en cualquier momento.

La especies de *Trichoderma* comienzan la colonización de la hojarasca en el invierno. Estas son celulolíticas y habitantes normales del suelo (Hudson, 1968).

Las Mucorales aparecen en los horizontes orgánicos y desaparecen por completo en los minerales. En el horizonte O₁ están representadas por *Mucor hiemalis*. En el horizonte O₂ la diversidad específica de este grupo es mayor ,

no habiendo una especie predominante, acompaña el aumento de frecuencia de *Trichoderma*.

En el horizonte O₂ la colonización de la hojarasca a ser colonizada por los hongos del suelo es mayor. Se aíslan *Trichoderma longibrachiatum*, *Trichoderma pseudokoningii*, Mucorales y especies de *Penicillium*, como *P. citrinum*, *P. brevicompactum* y *P. citreonigrum*, baja la frecuencia de *Fusarium oxysporum* y de los micelios estériles, *Pestalotiopsis oxyanthi* que en los muestreos de otoño, invierno y primavera presenta mayor frecuencia que en el O₁ disminuye en el verano al envejecer la hojarasca. No se aíslan *Aureobasidium pullulans*, las especies de *Alternaria* y *Cladosporium* y *Epicoccum purpurascens*.

Danielson y Davey (1973) observaron que *Trichoderma* se encuentra en mayor proporción en el O₂ que en el O₁ (Hayes, 1965; Kendrick y Burges, 1962; Macaulay y Thrower, 1966; Parkinson y Balassoriya, 1967)

Trichoderma es un colonizador secundario de una amplia variedad de suelos forestales y es mas abundante donde la hojarasca ha perdido su integridad y por lo tanto tiene mayor contenido de humedad .

Se ve restringido a la porción superior de los suelos minerales (Miller et al., 1957; Sewel, 1959; Thornton, 1956; Williams y Parkinson, 1964).

Las especies de *Trichoderma* tienen un patrón de distribución distintivo con respecto al tipo de cubierta arbórea. Widden (1979) encuentra que *T. polysporum* y *T. viride* son las especies mas abundantes en los suelos de coníferas, lo cual coincide con lo encontrado por Söderström (1975) y Söderström y Bååth (1978) en un bosque de abeto del sur de Suecia.

Estas especies son típicas de los bosques fríos del hemisferio norte (Danielson y Davey, 1973). En este estudio son reemplazadas por *Trichoderma harzianum*, *T. koningii* y *T. longibrachiatum* como especies dominantes en el horizonte O₂. *Trichoderma saturnisporum* es exclusiva de los horizontes minerales con baja frecuencia pero se mantiene a lo largo del

tiempo del muestreo. Esta asociado con altas temperaturas y humedad (Hammil, 1970)

Las especies de *Mortierella* son consideradas habitantes normales del suelo. Son casi exclusivas del O₂ al igual que *Mucor circinelloides*, *Mucor griseo lilacinus*, *Mucor subtilissimus* y *Mucor corticolus* y predominan en otoño ya que están asociados a la presencia de gran cantidad de azúcares libres provenientes de la descomposición de la celulosa, hemicelulosa y pectinas, que degradan los saprófitos primarios. Pueden categorizarse como hongos del suelo y depredadores (Gamundí, 1987) u hongos del azúcar (Garret, 1951).

Baath (1981) en bosque de Suecia encontró que las especies mas comúnmente halladas en todo el perfil fueron distintas especies de *Mortierella*, en los horizontes orgánicos fueron *Mortierella isabellina*, y en los minerales *Mortierella nana*, mientras que las especies de *Penicillium* dominaron los horizontes orgánicos principalmente *P. brevi-compactum*. Otras especies halladas fueron *Mucor*, *Oidiodendron* (h. minerales), *Phialophora* (O₂, A y B), *Verticillium* y *Tolypocladium*. Encontró diferencias significativas entre la flora de los horizontes orgánicos y los minerales.

En el horizonte AC el mayor número de colonias se registra en invierno y a partir del cual comienza a decrecer hasta que en otoño se registra el menor número de aislamientos.

El horizonte AC presenta mayor numero de especies por partícula . En invierno y verano se registra la mayor diversidad y en otoño y primavera la menor. En ambos casos la riqueza especifica es similar.

En este horizonte la especie dominante es *Aspergillus niger*, seguido por *Fusarium oxysporum*, *Trichoderma saturnisporum* y *Trichoderma hamatum* que presentan menor frecuencia (muy común en clima templado según Danielsom y Davey (1973) y frecuente en suelos alcalinos, según Gibbs (1967) y Pugh y van Enden (1969).

Christensen (1981) y Dix y Webster (1995) señalaron que *Aspergillus niger* esta asociado a zonas templadas por eso no es frecuente en los aislamientos realizados en bosques fríos de coníferas del hemisferio norte.

Ciertas especies de *Penicillium* como *P. janthinellum* y *P. spinulosum* muestran una clara preferencia por los suelos de coníferas o suelos ácidos (Christensen et al. 1962; Domsch y Gams 1970). Widden (1979) encontró que *P. spinulosum* es abundante también en bosques deciduos. En el suelo de *Pinus taeda* aparece el teleomorfo correspondiente en el horizonte AC. En este horizonte se aislaron también especies de *Xylohypha* y *Chaetomium* relacionados con la descomposición de la madera.

En el horizonte II la mayor diversidad se presenta en el muestreo de verano el cual coincide con el mayor número de aislamientos, no se puede decir que alguna especie sea la dominante. En este horizonte decrece la colonización por partícula. Las especies de *Fusarium* disminuyen.

Oidiodendron citrinum, *Verticillium chlamydosporium* y *Gliomastix* est. de *Wallrothiella subiculosa* son exclusivas de este horizonte pero con baja frecuencia.

Newman y Norman (1941, 1943) consideraron que las poblaciones de los horizontes inferiores de los perfiles del suelo están compuestas de pocas especies, distintas de las, de los horizontes superiores y en equilibrio con un ambiente relativamente estable.

Las comunidades fungicas del suelo usualmente muestran variaciones estacionales (Bissett y Parkinson, 1979). Algunos hongos son especies de verano mientras que otras son mas abundantes en invierno.

Widden y Abitol (1980) en suelo de bosque de Abeto encontraron que *Trichoderma polysporum* fue mas frecuente en otoño , *Trichoderma viride* en invierno y *Trichoderma koningii* en verano. En general las comunidades de invierno y primavera difieren de las de otoño y verano en el hemisferio norte.

En este estudio la estacionalidad de las especies no es marcada aunque combinación de factores establecen que las poblaciones de otoño e invierno difieren de las de primavera y verano.

En el suelo estudiado la temperatura en la superficie no puede ser considerada como el único factor limitante para el crecimiento de los hongos (Godeas, 1982) las diferencias se deben a la habilidad enzimática que tienen las distintas especies que le permiten colonizar el sustrato orgánico (hojarasca) y eventualmente están reguladas por la humedad y temperatura, Widden y Abitol (1980) encontraron estacionalidad en la distribución de ciertas especies debido a las condiciones extremas del lugar estudiado.

b.3. LINEAS DE INVESTIGACION FUTURAS

Nuestro conocimiento del rol de los hongos en la descomposición y en el ciclo de los nutrientes tiene todavía muchos puntos oscuros.

Así como el efecto de la dinámica de la comunidad fúngica sobre los procesos del ecosistema.

Tratando de entender que mecanismos contribuyen a desarrollar distintas comunidades y biodiversidad en un lugar los diferentes investigadores tratarán de responder las siguientes preguntas.

- 1) Qué controla el desarrollo de la comunidad fúngica?
- 2) Hay relación entre la riqueza fúngica y la velocidad de descomposición?
- 3) Qué rol juega la biodiversidad fúngica y la dinámica de la comunidad en el funcionamiento y estabilidad del ecosistema?
- 4) A que se debe la biodiversidad fúngica?

Estas preguntas no son las únicas pero representan áreas críticas del conocimiento. Hasta ahora y como primer paso la biodiversidad es considerada, como la riqueza taxonómica, de ahora en más debe pensarse

además en la relación entre esa riqueza taxonómica y el proceso funcional. Una vez completada la lista florística hay que tratar de empezar a contestar las preguntas planteadas.

Solbrig 1991, dice que la biodiversidad tiene tres componentes interrelacionados : el genético, el funcional y el taxonómico.

Poco se conoce acerca de como la diversidad taxonómica esta controlada por la diversidad genética y menos todavía como la diversidad genética y taxonómica determina la diversidad fúngica funcional y los procesos del ecosistema.

En trabajos recientes realizados en ecosistemas forestales (Rayner 1995) enfatizó que el funcionamiento y la diversidad taxonómica del componente fúngico esta interrelacionando intimamente con el funcionamiento y diversidad taxonómica del bosque. Implicancias de esta relación no han sido todavía evaluadas.

c. RELACIONES ENTRE LAS ESPECIES FÚNGICAS DEL BOSQUE DE *PINUS TAEDA*.

Dada la conocida capacidad antagónica de algunas de las cepas aisladas durante el muestro (ej. : *Trichoderma*) se decidió enfrentar un gran número de las cepas aisladas con un patógeno del bosque que presentaba una alta frecuencia de aislamiento (Blumenfeld, 1983)

Las **laminas 3 y 4** muestran la relación existente entre las distintas especies saprobias aisladas del suelo y el patógeno mas frecuente en la plantación (*Schizorora carneolutea*). En función de esto se le asignó a cada especie un valor según la escala de Manka , valores que van de - 8 a + 8 (Efecto Biótico Individual)

De los cálculos de los efectos bióticos individuales, se encontraron especies altamente antagónicas como *Trichoderma*, *Fusarium* y *Mucor*, otras resultaron medianamente antagónicas como : *Aspergillus*, *Penicillium* y *Talaromyces*. *Eupenicillium hirayamae* resultó ser el único que presenta efecto biótico cero o sea que no interactua con el patógeno.

Otras en cambio resultaron totalmente inhibidas por el patógeno (*Schizorora carneolutea*) como las especies de *Oidiodendron* y *Gliomastix* .

Se puede ver que las distintas especies de *Trichoderma* y *Pestalotiopsis* son las que presentan efectos bióticos mas altos siendo por lo tanto las mejores antagonista del patógeno .

El efecto antagónico de la especies de *Trichoderma* sobre cierto número de especies patógenas vegetales ha sido reportado por numerosos autores. Desde Vuillemin (1887), que estudió el efecto de *Trichoderma viride* sobre *Mucor* se ha realizado numerosos investigaciones para demostrar estas interacciones .

Boosalis (1956) y Chi (1960) determinaron la existencia de interacciones físicas por la penetración de las hifas de *Trichoderma* dentro de las del patógeno, esto también fue hallado por Durrell, (1968) y por Menendez, (1996).

Weindling y Emerson (1936), Brian (1944), Brian y Mac Gowan (1945) y Dennis y Webster (1971), ponen en evidencia la naturaleza química de del efecto antagónico de las especies de *Trichoderma* y aislaron varias sustancias que secreta el hongo de diferente carácter, algunas volátiles y otras solubles.

Lamy Krafft e Roquebert (1981) demostraron la actividad de fungistática y fugicida de *Trichoderma viride*.

Durman (1997) encuentra que *Trichoderma koningii* y *Trichoderma harzianum* son buenos antagonistas de *Rhizoctonia solani*, siendo *T. koningii* el mejor y que además es promotor del crecimiento vegetal.

La mayoría de los grupos ecológicos de hongos producen antagonismo químico sobre otros hongos. En el suelo hifomicetes tales como *Trichoderma* y *Penicillium* se reconocen por su habilidad para producir antibióticos . En el caso de muchos de los compuestos que producen, estos son tóxicos para los animales y se ha sugerido que algunos de estos compuestos deben ser producidos para defender los sustratos de los predadores (Janzen, 1977; Wicklow, 1985)

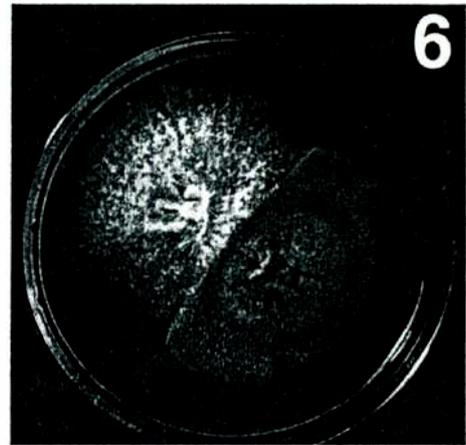
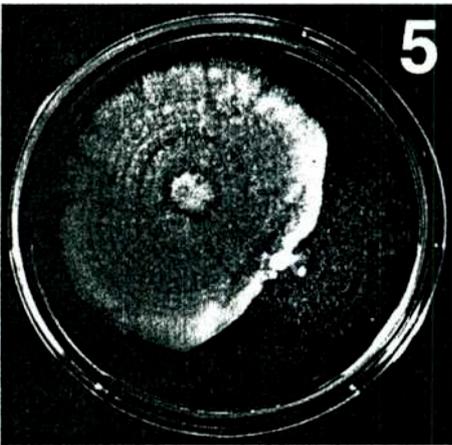
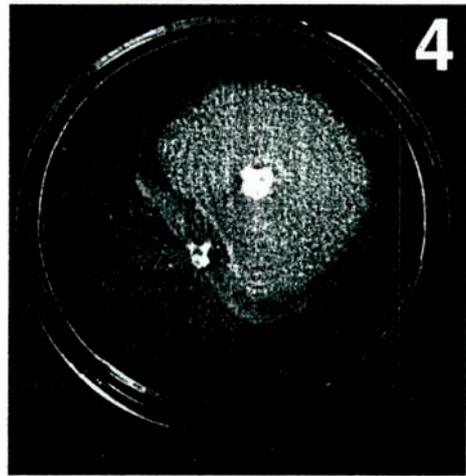
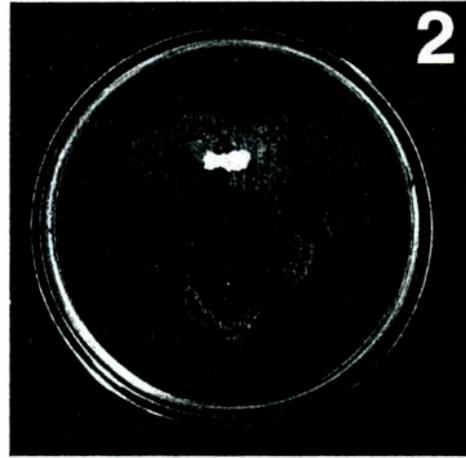
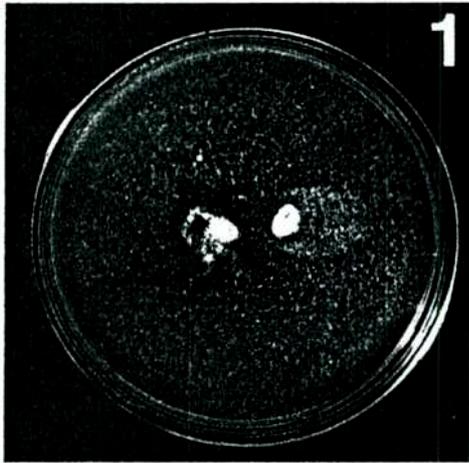
Las especies de *Trichoderma* producen un rango de antibióticos antifúngicos los cuales han sido considerados importantes en el control biológico de patógenos de plantas (Dennis y Webster, 1971; Papavizas, 1985).

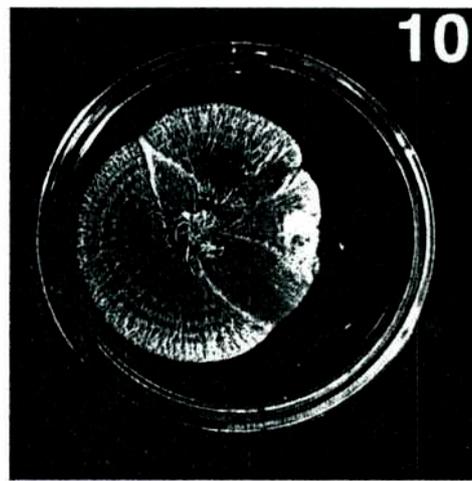
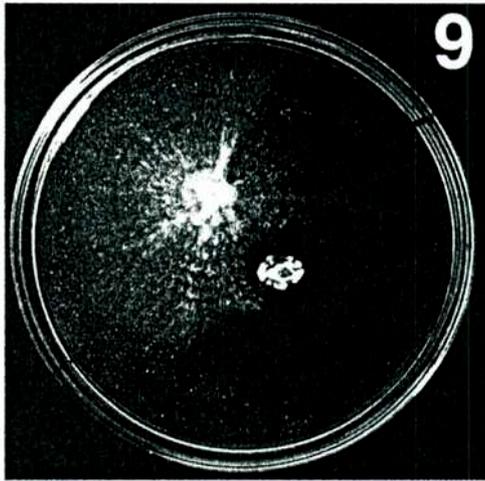
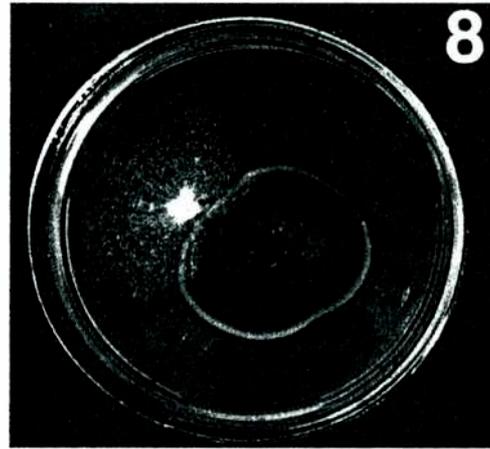
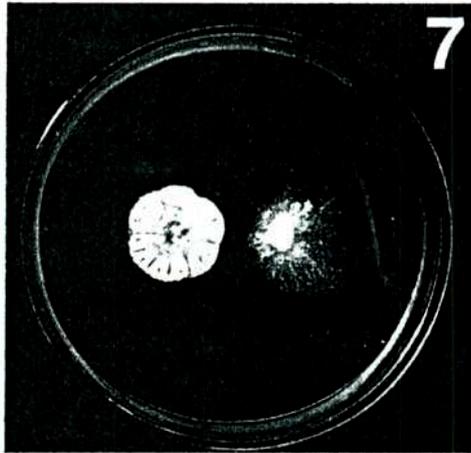
Wardle et al. (1993) investigaron la interacción entre *Trichoderma harzianum* y *Mucor hiemalis* en suelos agrícolas y entre *Mucor hiemalis* y *T. polysporum* en suelos forestales, donde vieron que la densidad inicial del inóculo es independiente del resultado final y que ambos coexisten mientras ten mientras que tengan suficiente cantidad de materia orgánica .

Utilizando el método propuesto por Manka (1975) se calculo para este suelo : a) efecto biótico estacional en cada uno de los horizontes. b) el efecto biótico total de cada horizonte en las distintas estaciones y c) el efecto biótico general del suelo. Según se observa en la **tabla 39**.

Los horizontes O₁ y O₂ son los que presentan efecto biótico total mas alto y esto no permite el desarrollo del patogeno inhibiendo su desarrollo en los mismos.

De cualquier manera e independientemente de los efectos bióticos individuales es interesante considerar el efecto biótico total del suelo, pudiendo considerarse que alto efecto biótico en el suelo inhibe el desarrollo de los patógenos sobre todo de aquellos que penetran por raíz o cuello de la planta y además se debe evaluar la posibilidad de usar aquellas especies aisladas que poseen alto.efecto biótico individual para controlar posibles ataques de este patógeno.





Lam 3 y 4. Enfrentamientos mostrando distintos valores de Efectos bióticos.

1. +7

4. +4

7. -2

10. -7

2. +6

5. +3

8. -5

3. +5

6. 0

9. -6

CONCLUSIONES

1) el horizonte O_1 presenta en todas las estaciones menor humedad que el horizonte O_2 . Esta disminución se debe a la desecación que se produce en superficie por acción del medio ambiente (temperatura y viento).

2) el horizonte que presenta mayor humedad es el O_2 y decrece gradualmente a medida que aumenta la profundidad del suelo, este aumento se debe al aumento de la fracción coloidal del horizonte.

3) el horizonte O_2 presenta la mayor longitud de micelio, la cual decrece en profundidad coincidiendo con el decrecimiento de la humedad a su vez relacionada con la cantidad y diversidad de sustratos disponibles. este horizonte es el que presenta mayor biomasa a lo largo del muestreo

4) la distribución del diámetro hifal esta relacionada con el nivel de crecimiento de la población. Las células pequeñas tienen un a relación superficie/volumen grande que se adapta a condiciones de pocos nutrientes lo que le permite una mejor interacción con el sustrato.

5) la temperatura y la humedad ejercen su influencia por efecto directo sobre la producción del CO_2 y también indirectamente alterando otros parámetros abióticos tal como la difusión gaseosa.

6) el rol de la temperatura, esta dirigido en general a elevar la actividad respiratoria, mientras que la humedad actúa como modificador secundario produciendo directamente variaciones en la disponibilidad del sustrato y la actividad enzimática de los hongos.

7) La biomasa y la respiración no guardan correspondencia ya que la biomasa es mayor O_2 mientras que la respiración en condiciones optimas de temperatura es máxima en el O_1 disminuyendo en profundidad lo que permite concluir que parte de la biomasa medida corresponde a microorganismos muertos.

8) en este estudio se aislaron 105 especies de hongos pertenecientes a Hyphomycetes, Coelomycetes y Ascomycetes,

9) en el perfil del suelo se destacan como dominantes diversas especies de *Trichoderma* (*T. harzianum*, *T. hamatum*, *T. koningii*, *T. pseudokoningii*, *T. longibrachiatum*) además de *Pestalotiopsis oxyanthi*, *Fusarium oxysporum*, *Aspergillus niger*, *Cladosporium cladosporioides* y *Alternaria alternata*. Algunas de ellas son exclusivas de un horizonte otras se encuentran distribuidas en varios de ellos.

10) en los horizontes orgánicos se encuentran 61 especies diferentes, 9 de ellas: *Pestalotiopsis oxyanthi*, *Mucor hiemalis*, *Fusarium oxysporum*, *Cladosporium* (3 especies), *Menispora ciliata*, *Epicoccum purpurascens* y *Aureobasidium pullulans* son importantes por sus frecuencias en uno o los dos horizontes, las demás especies aparecen como acompañantes y muchas de ellas indicadoras de los horizontes O₁ y O₂

En el bosque de *Pinus taeda* las especies *Cladosporium oxysporum*, *Aureobasidium pullulans*, *Cladosporium cladosporioides*, *Fusarium sambucinum*, *Paecilomyces marquandii* y *Trichoderma viride*, características del O₁ diferencian este horizonte del O₂ donde las especies distintivas son *Trichoderma harzianum* y *Trichoderma longibrachiatum*.

11) *Aspergillus versicolor*, *Aspergillus terricola*, *Humicola fuscoatra* var. *longispora*, *Trichoderma saturnisporum*, *Fusarium equiseti* y *Xylohypha curta* son típicas de los minerales.

12) en este estudio se observó que el número de colonias por partícula es aproximadamente igual en los horizontes orgánicos disminuyendo en los minerales y la diversidad específica aumenta hasta el horizonte AC disminuyendo en el II. La alta diversidad en el AC podría ser atribuida a que algunas especies típicas de los horizontes orgánicos pueden colonizar la parte superior de los minerales.

13) en el estudio de los hongos del suelo de *Pinus taeda* las especies de *Trichoderma hamatum*, *Mucor* sp., *Paecilomyces* sp., *Fusarium moniliforme* y

Cladosporium sphaerospermum permitieron separar los horizontes minerales entre sí.

14) El número de colonias aisladas en el horizonte O₁ se mantiene constante en los cuatro muestreos y la diversidad es similar en ellos. El muestreo de primavera es el que presenta mayor riqueza específica. *Pestalotiopsis oxyanthi* es la especie que presenta mayor frecuencia en cada uno de los muestreos, le sigue en orden decreciente *Alternaria alternata*, *Epicoccum purpuraceum* y por último *Fusarium oxysporum*.

La población de la hojarasca en el horizonte O₁ es una mezcla de propágulos que persisten de la flora del filoplano y de especies capaces de colonizar y descomponer la hojarasca .

En el horizonte O₁ encontramos un gran número de especies que llegan al suelo junto con las hojas estas son : *Alternaria alternata*, *Pestalotiopsis oxyanthi*, *Epicoccum purpurascens*, *Aureobasidium pullulans*, micelios estériles, *Cladosporium cladosporioides*, *Cladosporium herbarum*, *Fusarium oxysporum*. Algunas especies no se aíslan en otros horizontes y desaparecen, otras se hacen mas abundantes como *Pestalotiopsis oxyanthi*.

Cladosporium cladosporioides y *Cladosporium herbarum* son especies exclusivas del horizonte O₁ y *Acremonium* y *Paecilomyces* son hongos predominantemente del suelo que puede invadir la hojarasca en cualquier momento.

Las especies de *Trichoderma* comienzan la colonización de la hojarasca en el invierno. Estas especies son celulolíticas y habitantes normales del suelo. Las Mucorales aparecen en los horizontes orgánicos y desaparecen por completo en los minerales. En el horizonte O₁ están representadas por *Mucor hiemalis*. En el horizonte O₂ la diversidad específica de este grupo es mayor, no habiendo una especie predominante, acompaña el aumento de frecuencia de *Trichoderma*.

15) en el horizonte O₂ la colonización de la hojarasca por los hongos del suelo

es mayor. Se aíslan *Trichoderma longibrachiatum*, *Trichoderma pseudokoningii*, Mucorales y especies de *Penicillium*, como *P. citrinum*, *P. brevicompactum* y *P. citreonigrum*, baja la frecuencia de *Fusarium oxysporum* y de los micelios estériles, *Pestalotiopsis oxyanthi* que en los muestreos de otoño, invierno y primavera presenta mayor frecuencia que en el O₁ disminuye en el verano al envejecer la hojarasca. No se aísla *Aureobasidium pullulans*, las especies de *Alternaria* y *Cladosporium* y *Epicoccum purpurascens*.

En el horizonte O₂ estas especies son reemplazadas por *Trichoderma harzianum*, *T. koningii* y *T. longibrachiatum* como especies dominantes. *Trichoderma saturnisporum* es exclusiva de los horizontes minerales. Esta asociada con altas temperaturas y humedad.

Las especies de *Mortierella* son consideradas habitantes normales del suelo. Son casi exclusivas del O₂ al igual que *Mucor circinelloides*, *Mucor griseo lilacinus*, *Mucor subtilissimus* y *Mucor corticolus* y predominan en otoño ya que están asociados a la presencia de gran cantidad de azúcares libres provenientes de la descomposición de la celulosa, hemicelulosa y pectinas, que degradan los saprófitos primarios. Pueden categorizarse como hongos del suelo y depredadores (Gamundí 1987) u hongos del azúcar (Garret 1951).

16) en el horizonte AC la especie dominante es *Aspergillus niger*, seguido por *Fusarium oxysporum*, *Trichoderma saturnisporum* y *Trichoderma hamatum* que presentan menor frecuencia.

17) en el horizonte II la mayor diversidad se presenta en el muestreo de verano el cual coincide con el mayor número de aislamientos no se puede decir que alguna especie sea la dominante. En este horizonte decrece la colonización por partícula. Las especies de *Fusarium* disminuyen. *Oidiodendron citrinum*, *Verticillium chlamydosporium* y *Gliomastix* est. de *Wallrothiella subiculosa* son exclusivas de este horizonte pero con baja frecuencia.

18) En este estudio la estacionalidad de las especies no es marcada aunque combinación de factores establecen que las poblaciones de otoño e invierno difieren de las de primavera y verano.

En el suelo estudiado la temperatura en la superficie no puede ser considerada como el único factor limitante para el crecimiento de los hongos y las diferencias se deben a la habilidad enzimática que tienen las distintas especies que le permiten colonizar el sustrato orgánico (hojarasca) y eventualmente están reguladas por la humedad y temperatura.

19) las especies saprobias aisladas de suelo exhiben diferente comportamiento frente al patógeno vegetal *S. carneolutea*. las que presentan mayor efecto biótico individual son: las especies de *Trichoderma* y *Pestalotipopsis*.

20) El efecto biótico total del suelo inhibe el desarrollo de los patógenos sobre todo de aquellos que penetran por la raíz o el cuello de la planta.

BIBLIOGRAFA

- Aber, J. D. y J. M. Melillo. 1982. Nitrogen immobilization in decaying hardwood leaf litter as a function of initial nitrogen and lignin content. *Can. J. Bot.* 60: 2263-2269.
- Adametz, L. 1986. Untersuchungen über die niederen Pilze der Ackerkrumme. Inaugural Dissertation. Leipzig. Alemania
- Allen, T. F. H. y T. H. Hoekstra. 1992. *Toward a unified ecology*. Columbia University Press. Nueva York. USA.
- Anderson J. P. E. 1982. Soil respiration. En: *Methods of soil analysis part 2*. Editores: A. L. Page; R. H. Miller y D. R. Keeney. An. Soc. Agron. Soil Sci Soc. Am. Madison. Wisconsin. USA.
- Anderson, J. P. E. y K. H. Domsch. 1980. Quantities of plant nutrients in the microbial biomass of selected soils. *Soil Sci.* 130: 211-216.
- Andrews, J. H. 1991. *Comparative ecology of microorganisms and macroorganisms*. Springer. Berlin.
- Andrews, J. H. 1994. All creatures unitary and modular. En: *Ecology of plant pathogens*. Editores. J. P. Blakeman y B. Williamson. CAB International. Wallingford. Inglaterra.
- Andrews, J. H. 1992. Fungal life history strategies: En: *The fungal community, its organisation and role in the ecosystem*. 2nd Edition. Editores: D. T. Wicklow y G. C. Carroll. Dekker. Nueva York. USA.
- Andrews, J. H. y R. F. Harris. 1997. Dormancy, germination, growth, sporulation and dispersal. En: *The Mycota. IV Environmental and Microbial Relationships*. Editores : D. T. Wicklow, y B. E. Söderström. Springer. Berlin.
- Andrews, J. H. y R. F. Harris. 1986. R-and K selection and microbial ecology. *Adv. Microb. Ecol.* 9: 99-147.
- Apinis, A. E. 1972. Facts and problems. *Mycopath. Mycol. Appl.* 48 : 93-109.
- Arrambarri, A. M. y H. Spinedi. 1984. *Micoflora de la hojarasca de*

- Nothofagus pumilio* III. Darwiniana 25: 321-330
- Arrambarri, A. M. y I. J. Gamundí. 1984. Micoflora de la hojarasca de *Nothofagus pumilio* y *Nothofagus obliqua* II. Darwiniana 25: 255-260.
- Arrambarri, A. M., I. J. Gamundí y A. M. Bucsinsky. 1981. Micoflora de la hojarasca de *Nothofagus dombeyi* III. Darwiniana 23: 327-348.
- Arx, J.A. von. 1974. The genera of fungi sporulating in pure culture. 2nd Ed. J. Cramer, Vaduz.
- Bååth, E. y B. Söderström, 1979. The significance of hyphal diameter in calculation of fungal biovolumen. Oikos 33: 11-14
- Bååth, E. 1981. Microfungi in clear-cut pine forest soil in central Sweden. Can. Jour. Bot. 59: 1331-1337.
- Bååth, E. y B. Söderström. 1980. Comparisons of the agar-film and membrane-filter methods for the estimation of hyphal lengths in soil, with particular reference to the effects of magnification. Soil Biol. Biochem. 12 : 385-387.
- Baker, R. y G. J. Griffin. 1995. Molecular strategies for biological control of fungal plant pathogens. En: Novel approaches to integrated pest management. Editor: R. Reuveni. CRC. Press. Boca Ratón. USA.
- Bakken, L. R. y R. A. Olsen. 1983. Buoyant densities and dry-matter contents of microorganisms: Conversion of a measured biovolume into biomass. Appl. Environm. Microbiol. 45 : 1188-1195.
- Barnett, H. L. y F. L. Binder. 1973. The fungal Host-parasite relationship. Annu. Rev. Phytopathol. 11:273-292.
- Barron, G. L. 1972. The Genera of hyphomycetes from soil R. E. Krieger Publishing Co. Inc. New York. USA.
- Bazzaz, F. A. 1979. The physiological ecology of plant succession. Annu. Rev. Ecol. Syst. 10: 351-372.
- Beare, M. H., P. F. Hendrix, y D. C. Coleman. 1994. Waterstable aggregates and organic matter fractions in conventional and no-tillage soils. Soil

- Sci. Soc. Am. Jour. 58: 777-786.
- Beare, M. H., R. W. Parmelee, P. F. Hendrix, W. Cheng, D. C. Coleman y D. A. Crossley. 1992. Microbial and faunal interaction and effects on litter nitrogen and decomposition in agroecosystem. Ecol. Monogr. 62: 569-591.
- Berg, B. y B. Söderström. 1979. Fungal biomass and nitrogen in decomposing Scots pine needle litter. Soil Biol. Biochem. 11: 339-341.
- Bertoni, M. D., A. M. Godeas, M. E. Loewenbaum y J. E. Wright. 1973. Micoflora del suelo de la Argentina. IV. Formas ascospóricas adicionales de la región chaqueña. Bol. Soc. Arg. Bot. 15: 93-105.
- Bisby, G. R., N. James, and M.I. Timonin. 1935. Fungi isolated from soil profiles in Manitoba. Can. Jour. Res., 13: 47-65m.
- Bisby, G. R., N. James, y M. I. Timonin. 1933. Fungi isolated from Manitoba soil by the plate method. Can. Jour. Re., 8: 253-275.
- Bissett, J. y D. Parkinson. 1979. Functional relationships between soil fungi and environment in alpine tundra. Can. Jour. Bot. 57: 1642-1659.
- Bissett, J. y D. Parkinson. 1979a. The distribution of fungi in alpine soils. Can. Jour. Bot. 57: 1609-1629.
- Bissett, J. y D. Parkinson. 1979b. Fungal community structure in some alpine soils. Can. Jour. Bot. 57: 1630-1641.
- Blakeslee, A. F. 1915. Linder's roll tube method of separation cultures. Phytopathol. 5: 68-69.
- Blanchette, R. A. y C. G. Shaw. 1978. Association between bacteria, yeasts and basidiomycetes during wood decay. Phytopathol. 68: 631-637.
- Blumenfeld, S. 1983. Basidiomycetes xilófilos en bosques implantados de *Pinus elliottii* y *Pinus taeda*. Tesis doctoral. F.C.E.N. UBA. Argentina.
- Boddy, L. 1993. Cord-forming fungi: warfare strategies and other ecological aspects. Mycol. Res. 97: 641-655.
- Boosalis, M. G. 1956. Effect of soil temperature and green manure

- amendment of unsterilized soil on parasitic of *Rhizoctonia solani* by *Penicillium vermiculatum* and *Trichoderma* species. *Phytopathol.* 46. 473-478.
- Booth, C. 1966. The genus *Cylindrocarpon*. *Mycol. Pap.* 104: 1-56.
- Booth, C. 1971. The genus *Fusarium*. C. M. I. Kew. Inglaterra.
- Borello, A. V. 1968. Rasgos geológicos del territorio bonaerense. En *Flora de la Prov. de Buenos Aires. Parte I Colección Científica del INTA.* Buenos Aires. Argentina.
- Borman, F. H. y G. E. Likens. 1979. *Patterns and process in a forested ecosystem.* Springer-Verlag. Berlin. Alemania.
- Bosatta, E. y F. Berendse. 1984. Energy or nutrient regulation of decomposition: implications for the mineralization response to perturbations. *Soil Biol. Biochem.* 16: 63-67.
- Brian, P. W. y J. C. Mac Gowan, 1945. Viridin: a high fungistatic substance produced by *Trichoderma viride*. *Nature.* Londres 156: 144-145.
- Brian, P. W., 1944. Production of gliotoxin by *Trichoderma viride*. *Nature,* Londres. 154: 667-668.
- Burges, N. A. 1958. *Microorganisms in the soil.* Hutchinson, Londres. Inglaterra.
- Burges, N. A. 1939. Soil fungi and root infection. *Broteria* 8: 64-81.
- Burkart A. 1957. La vegetación del Delta del Río Paraná. *Darwiniana* 11: 457-561.
- Cabello, M. N. 1985. Estudio ecológico de la micoflora del suelo de la región interserrana. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. UNLP. Argentina.
- Cabello, M. N. y G. Gonzalez Lima. 1992. Efecto de fungicidas sobre hongos saprofitos del suelo. *Bol. Soc. Arg. Bot.* 28: 61-68.
- Cabral, D. 1982. Contribución al estudio de la filosfera de *Eucalyptus viminalis*. Dinámica de las poblaciones. Tesis Doctoral. F.C.E.N.

UBA. Argentina

- Cabral, D. y P. Kerschen. 1977. Micoflora de la Argentina VII. Nueva especie del género *Chaetosbolisia* Speg. (Sphaeropsidales). Bol. Soc. Arg. Bot. 18: 115-120.
- Cabrera A. L. 1968. Flora de la Pcia de Buenos Aires. Colección Científica del INTA. Buenos Aires. Argeentina.
- Cambarella, C. A. y E. T. Elliott. 1994. Carbon and nitrogen dynamics of soil organic matter fractions from cultivated grassland soils. Soil Sci. Soc. Am. Jour. 58: 123-130.
- Carlile, M. J. 1995. The success of hypha and mycelium. En: The Growing fungus. Editores: N.A. Gow y C. T. M. Gadd. Chapman and Hall. Londres. Inglaterra.
- Carruthers, S. M. y A.D.M. Rayner. 1979. Fungal communities in decaying hardwood branches. Trans. Brit. Myc. Soc. 72: 283-289.
- Chenu, C. 1989. Influence of a fungal polysaccharescleroglucan on clay microstructure. Soil Biol. Biochem. 21: 299-305.
- Chet, Y. J. Inbar y Y. Hadar. 1997. Fungal antagonists and mycoparasites. En: The mycota IV. Environmental and Microbial relationship. Editores: K. Esser y P. A. Lemke. Springer-Verlag. Berlin. Alemania.
- Chi, C. C., 1960. Effects of *Streptomyces* and *Trichoderma* on *Fusarium*. Phytopat. 50: 631.
- Chiocchio, V. M. y A. M. Godeas .1996b. Comunidades fúngicas de la reserva ecológica costanera sur (Buenos Aires) II. Bol Soc. Arg. Bot. 31: 225-230.
- Chiocchio, V. M. y A. M. Godeas. 1996a. Comunidades fúngicas de la reserva ecológica costanera sur (Buenos Aires) I. Variación estacional. Bol Soc. Argent. Bot. 31: 163-172.
- Christensen M. 1989. A view of fungal ecology. Mycologia 81: 1-19.
- Christensen, M. 1969. Soil microfungi of dry to mesic conifer-hardwood

- forest in northern Wisconsin. *Ecology* 50: 9-27.
- Christensen, M. 1981. Species diversity and dominance in fungal communities, in *The fungal Community*. Editores: D. T. Wicklow y G. C. Carroll. Marcel Dekker, Nueva York. USA.
- Cooke, M. R. C. y A. D. M. Rayner. 1984. *Ecology of saprophytic fungi*. Longman. Londres. Inglaterra.
- Cooke, R. C. y J. M. Whipps. 1993. *Ecophysiology of fungi*. Blackwell Scientific Publications. Londres. Inglaterra.
- Courtois, H. 1963. Beitrag zur Frage holzabbuender Ascomyceten und Fungi Imperfecti. *Holzforschung*, 17: 176-183.
- Cowling, J. E. y S. F. MacLean . Jr. 1981. Forest floor respiration in a black spruce taiga forest ecosystem in Alaska. *Holarct. Ecol.* 4: 229-237.
- Danielson, R. M. y C. B. Davey. 1973. The abundance of *Trichoderma* propagules and the distribution of species in forest soils. *Soil Biol. Biochem.* 5 : 485-494.
- Deacon, J. W. 1985. Decomposition of filter paper cellulose by thermophilic fungi acting singly, in combination and in sequence. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 85 : 663-669.
- Dennis, C. Y J. Webster, 1971. Antagonistic properties of species groups of *Trichoderma* I. Production of volatile antibiotics. *Trans, Brit. Mycol.* 57: 41-48.
- Dickinson, C. H. 1965. The mycoflora associated with *Halimione portulacoides*. III. Fungi on green and moribund leaves. *Trans. Br. Mycol. Soc.*, 48: 603-610.
- Dighton, J. 1997. Nutrient cycling by saprotrophic fungi in terrestrial habitats. En *The Mycota IV. Environmental and Microbial relationship*. Editores: K. Esser y P. A. Lemke. Springer-Verlag. Berlin. Alemania.
- Dix, N. J. y J. Webster. 1995. *Fungal ecology*. Chapman y Hall. Nueva York. USA.

- Dix, N. J. y A. P. Simpson. 1984. Decay of the leaf litter by *Collybia peronata*. Trans. Brit. Myc. Soc. 83 : 37-41.
- Dommergues, Y. y F. Mangenot. 1972. Ecologie Microbienne du sol. Editores: Maason et Cie. Paris. Francia.
- Domsch, H. K. 1962. Bodematmung Sammelbericht über. Methoden und Ergebnisse. Zentralbl. Bakt. Abt. 116: 33-78.
- Domsch, K. H. y W. Gams. 1969. Variability and potential of soil fungus population to decompose pectin, xylan and carboxymethyl cellulose. Soil Biol. Biochem. 1 : 29-36.
- Domsch, K. H. y W. Gams. 1970. Fungi in agricultural soils. Longhman. Londres. Inglaterra.
- Domsch, K. H., T. Beck, J.P.E. Anderson, B. Söderström, D. Parkinson, y G. Trolldenier. 1979. A comparison of methods for a soil microbial population and biomas studies. Z. Pflanzenernachr. Bodenkd. 142: 520-533.
- Domsch, K. H., W. Gams y T.H. Anderson. 1980. Compendium of soil fungi. Vol 1 y 2. Academic Press. Londres. Inglaterra.
- Duncan, C. G. 1960. Wood-attacking capacities and physiology of soft rot fungi. US Dep. Agr. For. Serv. Forest Prod. Lab. Rep. 2173, Madison. Wisconsin. USA.
- Durman, S. B. 1997. Efecto de diferentes aislamientos de *Trichoderma* spp. Sobre el patógeno vegetal *Rhizoctonia solani*. Seminario de licenciatura. Dto. Cs. Biologicas. FCEN. UBA. Argentina.
- Durrell, L. W. 1968. Hyphal invasion by *Trichoderma viride*. Mycopath. et Mycol. Appl. 35: 138-144.
- Durrell, L. W. y L. Shields. 1960. Fungi isolated in culture from soils of the Nevada Test Site. Mycologia 52 : 636-641.
- Dyer, M. L., V. Meentemeyer y B. Berg. 1990. Apparent controls of mass loss rate of leaf litter on a regional scale. Litter quality vs climate.

- Scand. J. For. Res. 5: 311-323.
- Elliott, E. T. 1986. Aggregate structure and carbon, nitrogen and phosphorus in native and cultivated soils. *Soil Sci. Soc. Am. Jour.* 50: 627-633.
- Elliott, E. T. y D. C. Coleman. 1988. Let the soil work for us. *Ecol. Bull.* 39:23-32.
- Elliott, E. T. y R. I. Papendick. 1986. Crop residue management for improved soil productivity. *Biol. Agr. Hot.* 3: 131-143.
- Ellis, M. B. 1971. *Dematiaceous Hyphomycetes*. C. M. I. Kew. Surrey Inglaterra.
- Ellis, M. B. 1976. *More Dematiaceous Hyphomycetes*. C. M. I. Kew. Surrey Inglaterra.
- Firbank, L. G. y A. R. Watkinson. 1990. On the effects of competition: from monocultures to mixtures. En: *Perspectives in plant competition*. Editores: J. B. Grace y D. Tilman. Academic Press. San Diego. USA.
- Flanagan, P. W. 1981. Fungal taxa, physiological groups and biomass: a comparison between ecosystems. En: *The fungal community*. Editores: D. T. Dicklow y G. C. Carroll. Marcel Dekker. New York. USA.
- Flanagan, P. W. y A. Scarborough. 1974. Physiological groups of decomposer fungi on tundra plant remains. En: *Soil organisms and Decomposition in Tundra*. Editores: A. J. Holding, O. W. Heal, S. F. MacLean, Jr., y P. W. Flanagan. Tundra Biome Steering Committee. Estocolmo. Suecia.
- Flanagan, P. W. y K. Van Cleve. 1977. Microbial biomass, respiration and nutrient cycling in a black spruce taiga ecosystem. En: *Soil organisms components of ecosystems*. Editores: L. U. Persson. *Ecol. Bull.* 25: 261-273.
- Foster, R. C. 1994. Microorganisms and soil aggregates. En: *Soil biota management in sustainable farming systems*. Editores: C. E. Pankhurst, B. M. Doube, V. V. S. R. Gupta y P. R. Grace. CSIRO. Melbourne.

Australia.

- Frankland, J. 1989. Fungal succession: myth o reality? En: Recent advances in microbial ecology. Editor: T. Hattori. Japan Scientific Society Press. Tokio. Japón.
- Frankland, J. C. 1974a. Importance of phase-contrast microscopy for estimation of total fungal biomass by the agar-film technique. Soil Biol. Biochem. 6 : 409-410.
- Frankland, J. C. 1974b. Decomposition of lower plants. En: Biology of plant litter decomposition. Editores: C. H. Dickinson y G. J. F. Pugh. Academic Press. Londres. Inglaterra.
- Frankland, J. C. 1975. Fungal decomposition of leaf litter in a deciduous wood. En: Biodegradation et humification. Editores: G. K. Kilbertus, O. Reisinger, A. Mourey y J. A. Cancellada da Fonseca. Pierron, Sarreguemines. Francia.
- Frankland, J. C. 1975a. Estimation of live fungal biomass. Soil Biol. Biochem. 7 : 339-340.
- Frankland, J. C. 1981. Mechanisms in fungal succession. En: The fungal community, its organisation and role in the ecosystem. Editores: D. T. Wicklow y G. C. Carroll. Dekker. Nueva York. USA..
- Frankland, J. C. 1992. Mechanisms in fungal succession. En: The fungal community: its organization and role in the ecosystem. Editores: G. C. Carroll y D. T. Wicklow. 2nd edn. Dekker. Nueva York. USA.
- Frankland, J.C. 1966. Succession of fungi on decaying petioles of *Pteridium aquilinum*. Jour. Ecol. 54 : 41-63.
- Frankland, J.C., D.K. Lindley y M.J. Swift. 1978. A comparison of two methods for the estimation of mycelial biomass in leaf litter. Soil. Biol. Biochem. 10: 323-333.
- Frankland, J.C., J. Dighton y L. Boddy. 1990. Methods for studying fungi in soil microbiology. V. 22. Editores: R. Grigorova y J.R. Norris.

- Academic Press. Nueva York. Freytag, H.E. 1977. Analyse von Bodenatmungskurven. Zentralbl. Bakt Abt II 132: 452-460.
- Freckman, D. 1994. Soil biodiversity: its importance to ecosystem processes. Workshop report. Natural History Museum. Londres. Inglaterra.
- Freytag, H.E. 1977. Analyse von Bodenatmungsbüren. Zentralbl. Bakt Abt II 132 : 452-460.
- Gams, W. 1971. *Cephalosporium* - artige Schimmelpilze (Hyphomycetes). Gustav Fischer Verlag. Stuttgart. Alemania.
- Gams, W. 1992. The analysis of communities of saprophytic microfungi with special reference to soil fungi. En: Fungi in vegetation science. Editores: W. Winterhoff. Kluwer. Alemania.
- Gamundí, I. J. y M. Steciow. 1988. Acción enzimática de algunos hongos que descomponen la hojarasca de *Nothofagus dombeyi* III. Actividad celulolítica y competencia por la celulosa. Anales Acad. Nac. Ciencias Exactas. 40: 255-271.
- Gamundí, I. J., A. M. Arambarri y A. L. Giaotti. 1977. Micoflora de la hojarasca de *Nothofagus dombeyi*. Darwiniana 21:81-114.
- Gamundí, I. J., A.M. Arambarri y A.M. Buczinszky. 1979. Micoflora de hojarasca de *Nothofagus dombeyi* II. Darwiniana 22:189-216.
- Gamundí, I. J., A.M. Arambarri y H. Spinedi. 1987. Sucesión fúngica en la hojarasca de *N. dombeyi*. Revista del Mus. La Plata 14: 89-116.
- Gamundí, I. J., A.M. Arambarri, J. Frangi y H. Spinedi. 1983. Variación estacional de la micoflora en la hojarasca de *Nothofagus dombeyi*. Revista del Mus. La Plata 13:123-141.
- Gamundí, I. J., M. Steciow y H. Spinedi. 1988. Comparación de la variación estacional de las micofloras de hojarasca de *Nothofagus dombeyi* y *Nothofagus pumilio*. Bol. Soc. Arg. Bot. 25:291-300.
- Garret, S. D. 1938. Soil conditions and the root-infecting fungi. Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc. 13: 159-185.

- Garret, S. D. 1950. Ecology of root-inhabiting fungi. *Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.* 25: 220-254.
- Garret, S. D. 1951. Ecological groups of soil fungi of suvery of substate relationships. *New Phytol.* 50: 149-166.
- Garret, S. D. 1956. *Biology of Root-infesting Fungi.* Cambridge Univ. Press, Londres. Inglaterra.
- Garret, S. D. 1963. *Soil Fungi and soil Fertility.* Pergamon. Oxford. Inglaterra.
- Gibbs, J. N. 1967. A study of the epiphytic growth habit of *Fomes annosus*. *Ann. Bot.* 31 : 755-774.
- Gloer, J. B. 1995. The chemistry of fungal antagonism and defence. *Can Jour Bot.* 73: 1265-1274.
- Gochenaur, S. E. 1978. Fungi on Long Island oak-birch forest I. Community organization and seasonal occurrence of the oportunistic decomposers of the A horizons. *Mycologia* 70: 975-994.
- Gochenaur, S. E. 1984. Fungi on Long Island oak-birch forest II. Population dynamics and hydrolase patterns for the soil *Penicillia*. *Mycologia* 76: 218-231.
- Gochenaur, S. E. y M. P. Backos. 1967. Mycoecology of willow and cotton wood lowland communities in southern Wisconsin. II Soil microfungi in the sand bar willow stands. *Mycologia* 59: 893-901.
- Godeas, A. M. 1982. Decomposition studies on *Pinus taeda* forest. I. Decomposition of filter paper on the soil surface. *Physis Secc. C*, 41 : 115-117.
- Godeas, A. M. 1972. Micoflora del suelo de la Argentina I. Algunas formas ascospóricas de la región chaqueña. *Mycopath. Et Mycol. Appl.* 46. 189-204.
- Godeas, A. M. 1975. Micoflora del suelo de la Argentina V. Formas ascospóricas adicionales de la Pcia de Buenos Aires. Provincia

- fitogeográfica del Espinal, Distrito de los Talaes. Mycopath. 56: 81-96.
- Godeas, A. M. , A. M. Arambarri, I. J. Gamundi y H. A. Spinedi. 1985. Descomposición de la hojarasca en el bosque de Lengua (*Nothofagus pumilio*). Ciencia del Suelo. 3: 68-77.
- Godeas, A. M. 1982. Variation of fungal activity and populations during colonization of leaf litter in a *Pinus taeda* forest. Physis Sec. C 41. 125-130.
- Godeas, A. M. 1983. Estudios cuali y cuantitativos de los hongos del suelo del bosque de *Nothofagus dombeyi*. Ciencia del suelo 1: 21-31.
- Godeas, A. M. 1992. Estudios de descomposición en plantaciones de *Pinus taeda* III. Sucesión fúngica. Bol. Soc. Argen. Bot. 28: 151-157.
- Godeas, A. M. y S. G. Marchand. 1978. Micoflora de la Argentina IX. Micromicetes frecuentes en el suelo del bosque de coihue(*Nothofagus dombeyi*) Physis 38: 9-29.
- Godeas, A. M., S. G. Marchand y D. Cabral. 1977 b. Orden Hyphomycetales. En: Flora Criptogámica de Tierra del Fuego. Fasc. 10. Editores: S. A. Guarrera, I. Gamundi y D. R. de Halperín. FECIC. Buenos Aires. Argentina.
- Godeas, A. M., S. G. Marchand y M. D. Bertoni. 1977 a. Micoflora de la Argentina. VI. Algunos hongos imperfectos hallados frecuentemente en el suelo de la Pcia de Bs. As. Bol. Soc. Arg. Bot. 18: 33-55.
- Green, R. H. 1979. Sampling Design and Statistical Analysis for Environmental Biologists. John Wiley and Sons, Inc., New York.
- Grime, J. P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. John Wiley y Sans. Nueva York. USA.
- Gupta, V. V. S. R. y J. J. Germida. 1988. Distribution of microbial biomass and its activity in different soil aggregate size classes as affected by cultivation. Soil Biol. Biochem. 20:777-786.
- Hairston, N. G., F. E. Smith y L. B. Slobodkin. 1960. Community structure,

- population control and competition. *Am. Nat.* 94: 421-425.
- Halkilahti, A.M. 1964. The significance of soil microorganisms as a limiting factor in infection of clover by *Sclerotinia trifoliorum* Eriks, at different times of the year. *Mataloust Aikak* 36: 120-134 (Fie) (Univ. Helsinki).
- Hammill, T. M. 1970. *Paecilomyces clavisporis* sp. Nov. *Trichoderma saturnisporum* sp. nov. , and other noteworthy soil fungi from Georgia. *Mycologia* 62 : 107-122.
- Handbook of chemistry and physics. College Edition 49th Edition 1965-1969. General Chemical Section D pg. 109.
- Handelsman, J. y J. L. Parke. 1989. Mechanism in biocontrol of soilborne plant pathogens. En: *Plant microbe interactions*. Editores: T. Kosuge y E. W. Nester. Mac Graw Hill. Nueva York. USA.
- Harley, J. L. 1948. Mycorrhiza and soil ecology. *Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.* 23: 127-158.
- Harley, J. L. y J. W. Waid. 1955. A method for studying active mycelia on living roots and other surfaces in the soil. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 38: 104-118.
- Hawksworth, D. L., P. M. Kirk, B. C. Sutton, y D. N. Pegel. 1995. *Ainsworth y Bisby's Dictionary of the Fungi*. Eighth Edition. International Mycological Institute. CAB International. Inglaterra.
- Hayes, A. J. 1965. Studies on the decomposition of coniferous leaf litter. I. Physical and chemical changes. *Soil Science* 16 : 123-139.
- Hayes, A. J. 1979. The microbiology of plant litter decomposition. *Sci. Prog. Oxf.* 66: 25-42.
- Hering, T.F. 1965. An automatic soil-washing apparatus for fungal isolation. *Plant Soil* 25: 195-200.
- Holland, E. A. y D. C. Coleman. 1987. Litter placement effects on microbial and organic matter dynamics in an agroecosystem. *Ecology* 68: 425-433.
- Holubová-Jechová, V. 1971. Phenoloxidase enzymes from wood-inhabiting

- Hyphomycetes.. Česká Mykol. 25 : 23-32.
- Howard, P. J. A. y D. M. Howard. 1979. Respiration of decomposing litter in relation to temperature and moisture. Microbial decomposition of tree and shrub leaf litter 2. Oikos 33: 457-465.
- Hudson, H. J. 1968. The ecology of fungi on plant remains above the soil. New Phytol. 67: 837-874.
- Hughes, S. J. y J. Sugiyama. 1972. New Zealand Fungi 18. *Xylohypha* (fr.) Mason. New Zealand Jour. Bot. 10: 447-460.
- Hulme, M. A. y J. K. Shields. 1975. Antagonistic and synergistic effects for biological control of decay. En: Biological Transformation of wood by microorganisms. Editores: W. Liese. Springer-Verlag, Berlin. Alemania.
- Hunt, G. A. y R. Fogel. 1983. Fungal hyphal dynamics in a western Oregon Douglas-fir stand. Soil Biol. Biochem. 15: 641-649.
- Ineson, P. y J. M. Anderson. 1982. Microbial biomass determinations in deciduos leaf litter. Soil Biol. Biochem. 19: 545-550.
- Ingham, E. R. y D. A. Klein. 1984. Soil fungi: measurement of hyphal length. Soil Biol. Biochem. 16: 279-280.
- Janzen, D.H. 1977. Why fruits rot, seeds mold and meat spoils. Am. Nat 111: 691-713.
- Jenkinson, D. S. y J. N. Ladd. 1981. Microbial biomass in soil. En : Soil Biochemistry. Editores: E. A. Paul y J.N. Ladd. Marcel Dekker. Nueva York. USA.
- Jenkinson, D. S., D. S. Powlson y R. W. M. Wedderburn. 1976. The effects of biocidal treatments on metabolism in soil. III. The relationship between soil biovolume measured by optical microscopy and the flush of decomposition caused by fumigation. Soil Biol. Biochem. 8: 189-202.
- Jensen, C. N. 1912. Fungus flora of the soil. N.Y. Agric. Exp. Stn. Ithaca,

- Bull. 315: 414-501.
- Joffe, A. Z. 1966. Quantitative relations between species of *Fusarium* and *Trichoderma* in a citrus grove in Israel. *Soil Sci.* 102: 240-243.
- Jones, P. C. T. y J. E. Mollison. 1948. A technique for the quantitative estimation of soil microorganisms. *J. Gen. Microbiol* 2: 54-69.
- Katznelson, H. y J. W. Rouatt. 1957. Manometric studies with rizosphere and non rizosphere soil. *Can. Jour. Microbiol.* 3: 673-678.
- Keddy, P. 1989. *Competition*. Chapman y Hall. Nueva York. USA.
- Kendrick, W. B. and N. A. Burges. 1962. Biological aspects of the decay of *Pinus sylvestris* leaf litter. *Nova Hedwigia* 4: 313-342.
- Kendrick, W. B. y D. Parkinson. 1990. Soil fungi. En: *Soil Biology guide*. Editores: D. L. Dendal. John Wiley & Sons. Nueva York. USA.
- Kenkel, N y T. Booth. 1992. Multivariate analysis in fungal ecology. En: *The fungal community: its organisation and role in the ecosystem*. 2da Ed. Editores: G. C. Carroll y D. T. Wicklow. Dekker. Nueva York. USA.
- Killham, K. 1995. *Soil ecology*. Cambridge University Press. Cambridge. Inglaterra.
- Kjelleberg, S., B. Humphrey y K. C. Marshall. 1982. The effects of interfaces on small starved marine bacteria. *Applied and Environmental Microbiol.* 43: 1116-1172.
- Kjøller, A. y S. Struwe, 1982. Microfungi in ecosystems: fungal occurrence and activity in litter and soil. *Oikos.* 39: 389-422.
- Lamy Krafft, P. y M. F. Roquebert. 1981. Analyse des interactions entre deux champignons antagonistes: *Trichoderma viride* PERS. ET *Botrytis cinerea* Pers. Ex Fr.. Etudes préliminaires. *Cryptogamie, Mycologie*. Tome 2.
- Last, F. T. 1955. Seasonal incidence of *Sporobolomyces* on cereal leaves. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 38: 221-239.

- Leach, C. M. 1971. A practical guide to the effects of visible and ultraviolet light on fungi. En: *Methods in Microbiology* vol 4. C. Booth Editores: Academic Press, Londres. Inglaterra.
- Levi, M. P. Merrill, W. y E. B. Cowling. 1968. Role of nitrogen in wood deterioration. VI. Mycelial fractions and model nitrogen compounds as substrates for growth of *Polyporus versicolor* and other wood-destroying and wood-inhabiting fungi. *Phytopathol.* 58: 626-634.
- Levi, M. P. y E. B. Cowling. 1969. Role of nitrogen in wood deterioration. VII. Physiological adaptation of wood-destroying and other fungi to substrates deficient in nitrogen. *Phytopathol.* 59: 460-468.
- Lewis, D. H. 1985. Symbiosis y mutualism: crisp concepts and soggy semantics. En: *The Biology of mutualism*. Editor: D.H. Boucher. Croom Helm. Londres. Inglaterra.
- Lima, C. E., A. M. Godeas, I. J. Gamundí y R. Lederkremer. 1994. Dynamics of some organic fractions in decomposing *Nothofagus dombeyi*. (cohiue) leaf litter. *An. Soc. Quím.* 82: 31-41.
- Lodge, D. J. y E. R. Ingham. 1991. A comparison of agar film techniques for estimating fungal biovolumes in litter and soil. *Agric. Ecosystem Envirom.* 34: 131-144.
- Lodge, D. J. 1993. Nutrient cycling by fungi in wet tropical forests. En: *Aspects of tropical mycology*. Editores. S. Isaac, J. C. Frankland, R. Watling, y A. J. S. Whalley. *Brit. Myc. Soc. Symposium series 19*. Cambridge Univ. Press. Cambridge. Inglaterra.
- Lodge, D. J., W. H. MacDowell y C. P. McSwiney. 1994. The importance of nutrient pulse in tropical forest. *Trends Ecol. Evol.* 9: 384-387.
- Lousier, J. y D. Parkinson. 1979. Organic matter and chemical element dynamics in a aspen woodland soil. *Can. Jour. For. Res.* 9: 49-463.
- Mac Allister, C. B., D. Rolla y A. M. Godeas. 1990. Actividad y biomasa fúngica en suelos agrícolas bajo distintos manejos. *Ciencia del suelo* 8:

149-154.

- Macauley, B. J. y L. B. Thrower. 1966. Succession of fungi in leaf litter of *Eucalyptus regnans*. Trans. Brit. Mycol. Soc. 49: 509-520.
- Manka, K. 1972. New microbiological method for the study of forest environments. Actas del Séptimo Congreso Forestal Mundial. Buenos Aires. Argentina.
- Marchand, S. G., D. Cabral y J. E. Wright. 1976. Tres nuevos géneros de hifomicetes de Tierra del Fuego. Bol. Soc. Argen. Bot. 17: 63-72.
- Marchionatto, J. B. 1942, Parasitismo y antagonismo de los hongos relacionados con la fitopatología. Agronomia. 31: 1-16.
- Marks, P. L. y F. H. Borman. 1972. Revegetation following forest cutting: mechanisms for return to steady state nutrient cycling. Science 176: 914-915
- Marks, P. L. 1974. The role of fungi in cherry (*Prunus pensylvanica* L.) in the maintenance of stability in northern hardwood ecosystems. Ecol. Monogr. 44: 73-88.
- Martinez, A. E. y A. M. Godeas. 1997. *Pseudostracoderma*, a new genus of Hyphomycetes from Tierra del Fuego, Argentina. Mycotaxon 65: 453-458.
- Martinez, A. E., A. M. Godeas y C. B. Mac Allister. 1991. Descomposición de celulosa en suelos cultivados de la Pcia de Buenos Aires. Ciencia del suelo 9: 33-40.
- Martinez, A. E., V. M. Chiocchio y A. M. Godeas. 1998. Hyphomycetes celulolíticos en suelos de bosques de Tierra del Fuego. Rev. Arg. Prot. Amb. (En prensa).
- Matson, P. A. y R. D. Boone. 1984. Natural disturbance and nitrogen mineralization: wave-form dieback of mountain hemlock in the Oregon Cascade. Ecology 65: 1511-1516.
- Meentemeyer, V. 1978. Macroclimate and lignin control of litter

- decomposition rates. *Ecology* 59: 465-472.
- Menendez, A. B. 1996. Micoparasitismo de *Trichoderma* spp. Sobre el patógeno vegetal de suelo *Sclerotinia sclerotiorum*. Pruebas preliminares sobre el biocontrol de esta enfermedad. Tesis doctoral. FCEN. UBA. Argentina.
- Miller, J. H., J. E. Gidelens y A. A. Foster. 1957. A survey of the fungi of forest and cultivated soils of Georgia. *Mycologia*. 49 : 779-808.
- Miller, R. M. y J. D. Jastrow. 1990. Hierachy of root and mycorrhizal fungal interactions with soil aggregation. *Soil Biol Biochem* 22: 579-584.
- Miller, R. M. y J. D. Jastrow. 1992. The role of mycorrhizal fungi in soil conservation. En: *Mycorrhizal in sustainable agriculture*. Editores: G. Bethlenfalvay y R. G. Linderman. ASA special publication 54. Agronomy Society of America, Crop Science of America and Soil Science Society of America. Madison Wisconsin. USA.
- Moravec, J. 1973. The determination of the minimal area of phytocoenoses. *Folia Geobot. Phytotaxon. Praha*. 8 : 23-47.
- Nagel-De-Boois, H. M. y E. Jansen, 1966. The growth of fungal mycelium in forest soil layers. *Rev. Ecol. Biol. Soil* 8: 509-520.
- Nannipiere, P., R. L. Johnson y E. A. Paul. 1978. Criteria for measurement of microbial growth and activity in soil. *Soil Biol. Biochem.* 10: 223-229.
- Negróni, D. P. y T. Negri. 1939. Flora de *Aspergillus* del suelo de Buenos Aires. *Physis* 15: 193-212.
- Newhook, F. J. 1951. Microbial control of *B. cinerea* Pers. On tomatoes. *New Zealand J. Sci. Technol.* 38: 473-481.
- Newman, A. S. y A. G. Norman. 1941. The activity of the microflora in various horizons of several soil types. *Proc. Am. Soil Sci. Soc.* 6 : 187-194.
- Newman, A. S. y A. G. Norman. 1943 The activity of subsurface populations. *Soil Sci.* 55: 377-391.

- Nicot, J. 1960. Some characteristics of the microflora in desert sands. En: The ecology of soil fungi. D. Parkinson y J. S. Waid. The ecology of soil fungi. An International symposium. Liverpool Univ. Press. Liverpool. Inglaterra.
- Novack, R. D. y W. F. Wittinghan. 1968. Soil and litter microfungi of a maple-elash floodplain community. *Mycologia* 66: 776-787.
- Oades, J. M. 1984. Soil organic matter and structural stability: mechanisms and implications for management. *Plant Soil* 76: 319-337.
- Oliver, C. D. 1986. Silviculture, the next 30 years and the past 30 years. Part I. Overview. *Jour. For.* 84: 32-42.
- Olson, F. C. W. 1950. Quantitative estimates of filamentous algae. *Trans. Am. Microsc. Soc.* 69: 272-279.
- Orchand, V. A. y F. J. Cook. 1983. Relationship Between soil respiration and soil moisture. *Soil Biol. Biochem.* 15: 447-453.
- Papadakis, J. 1980. El clima. Editorial Albatros. Buenos Aires. Argentina.
- Papavizas, G. C. 1985. Trichoderma and Gliocladium: Biology, ecology and potencial for biocontrol. *Annu. Rev. Phytopathol.* 23: 23-54.
- Parkinson, D, 1981. Ecology of Soil Fungi. En: *Biology of Conidial Fungi.* Vol I. Editores: Academic Press. Nueva York. USA..
- Parkinson, D, y S. T. Williams. 1961. A method for isolating fungi from soil microhabitats. *Plant Soil.* 13: 347-355.
- Parkinson, D. y I. Balassoriya. 1967. Studies on fungi in a pinewood soil. I. Nature and distribution of fungi in the different soil horizons. *Rev. Ecol Biol . Sol.* 4: 463-478.
- Parkinson, D. 1982. Filamentous fungi. En: *Methods of soil analysis. Part 2. Chemical and microbiological propieties.* Editores : L. Page ; R. H. Miller ; D. R. Keeney. Am. Soc. Agron. y Soil Sci. Soc. Am. Madion. Wisconsin. USA.
- Parkinson, D. y D. C. Coleman. 1991. Microbial communities, activity and

- biomass. *Agr. Ecosys Environ.* 34:3-33.
- Parkinson, D., I. Balassoriya y K. Winterhalder, 1968. Studies on fungi in a pinewood soil III. Fungal growth and total microbial activity. *Rev. Ecol. Biol. Sol.* 5: 637-645.
- Parkinson, D., T. R. G. Gray, T. R. G. y S. T. Williams. 1971. Methods for studying the Ecology of Soil Microorganisms. *IBP Handb.* 19 Blackwell. Oxford. Inglaterra.
- Paustian, K. y J. Schnürer. 1987. Fungal growth response to carbon and nitrogen limitation: application of a model to laboratory and field data. *Soil Biol. Biochem.* 19: 621-629.
- Persson, T. , E. Bååth, M. Clarhom, B. E. Söderström y B. Sohlenius. 1980. Trophic structure, biomass dynamics and carbon metabolism on soil organisms in a Scots pine forest. En: *Structure and function of northern coniferous forests - an ecosystem study.* Editores: Persson *Ecol Bull. (Stockholm)* 32: 419-459.
- Peyrone, B. 1956. Caractérisation des mycocoénoses de climate et de miiiieux divers, et nouveiie metode pour les represente grafiquement. *Rep. Int Congr. Soil Sci., 6th.* C. 45-49.
- Ponge, J. F. 1991. Succession of fungi and fauna during decomposition of needles in a small area of Scots pine litter. *Plant Soil* 138: 99-113.
- Pugh, G. J. F. 1980. Strategies in fungal ecology. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 75: 1-14.
- Pugh, G. J. F. y J. H. van Enden. 1969. Cellulose decomposing fungi in polder soils and their possible influence on pathogenic fungi. *Neth. Jour Plant. Pathol.* 75: 287-295.
- Pugh, G. J. F. y L. Boddy. 1988. A view of disturbance and life strategies in fungi,. En: *Fungi and ecological disturbance.* Editores: L. Boddy, R. Watling and A. J. E. Lyon. *Proceedings of the Royal Soc. Edinburgh.* 94: 3-11.

- Purkayastha, R.P., y B. Bhattachalyya. 1982. Antagonism of microorganisms from jute phyllosphere towards *Colletotricum corchori*. Trans. Br. Mycol. Soc. 78: 509-513.
- Raper, J. R. y A. S. Flexer. 1970. The road to diploidy with emphasis on a deotur. En: Organization and control in prokaryotic and eukaryotic cells. Editores: H. P. Charles y B. C. J. G. Knight. 20th Symp. Of the Soc. For Ger. Microbiology. Cambrige Univ. Press, Cambridge, pp 401-432.
- Raper, K. B. & Ch. Thom. 1948. A manual of Penicillia. Willliams & Wilkins Co., Baltimore. New York. USA.
- Raper, K. B. y D. I. Fennell. 1965. The Genus Aspergillus. Willians & Wilkins Company. Baltimore. USA.
- Rayner, A. D. M. y L. Boddy. 1988. Fungal decomposition of wood: Its biology and ecology. John Wiley & Sons. Chichester.
- Rayner, A. D. M. 1978. Interactions between fungi colonizing hardwood stumps and their possible role in determining patterns of colonization and succession. Ann. Appl. Biol. 89:131-134.
- Rayner, A. D. M. y N. K. Tood. 1979. Population and community structure and dynamics of fungi in decaying wood. Adv. Bot. Res. 7: 333-420.
- Rifai, M. A. 1969. A revision of the genus *Trichoderma*. Micol. Pap. 116. 1-56.
- Rishbeth, J. 1952. Control of *Fomes annosus* Fr. Forestry 25: 41-50.
- Robertson, G. P. y J. M. Tiedje. 1984. Denitrificación and nitrous oxide production in successional and old-growth Michigan forests. Soil Sci. Soc. 48: 383-389.
- Robinson, C. H., J. Dighton y J. C. Frankland. 1993. Resource capture by interacting fungal colonizers of straw. Mycol. Res. 97: 547-558.
- Sakamoto, K. y T. Yoshida. 1988. *In situ* measurement of soil respiration rate by a dynamic method. Soil Sci. Plant Nutr. 34: 195-202.

- Salonius, P O. 1983. Effects of organic-mineral soil mixtures and increasing temperature on the respiration of coniferous raw humus material. *Can. Jour. For. Res.* 13: 102-107.
- Sanford, G. B. y W. C. Broadfoot. 1931. Studies of the effects of other soil-inhabiting microorganisms on the virulence of *Ophiobolus graminis*, Sacc. *Sci. Agric.* II, 512-529.
- Sappa, F. 1956. La mycoflore du sol comme structural des communautes végétales. *Rep. Int. Congr. Soil Sci.*, 6th, C. 57-61.
- Schinner, F. , R. Ohlinger,; E. Kandeler y R. Margesin. 1995. *Methods in soil Biology.* Spring - Verlag. Berlin. Alemania.
- Schlegel, H.G. 1997. *Microbiología General.* Ed. Omega. S.A. Barcelona. España.
- Schnürer, J. 1985. Fungal in arable soil . Their role in carbon and nitrogen cycling. Report 29 Dep. of Microb. Swedish Univ. of Agr. Sci., Uppsala. Suecia.
- Schnürer, J., M. Clarholm y T. Rosswall. 1985. Microbial biomass and activity in an agricultural soil with different organic matter contents. *Soil Buiol. Biochem.* 17: 611-618.
- Seifert, K. A. 1990. Isolation of filamentous fungi. En :*Isolation of biotechnological organisms from nature.* Editor : D.P. Sabeda. Mc Graw - Hill Publ. Co. Nueva York. USA.
- Sewel, G. W. F. 1959. Studies of fungi in a Calluna heathland soil. 1. Vertical distribution in soil on root surfaces. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 42: 343-353.
- Shaw, P. J. A. 1992. Fungi, fungivores and fungal food webs: En: *The fungal community, its organisation and role in the ecosystem* 2^{dn} Edition. Editores: D. T. Wicklow y G. C. Carrol. Dekker. Nueva York. USA.
- Shearer, C. 1995. Fungal competition. *Can. J. Bot.* 73:1259-1264.

- Sherwood, M. y G. C. Carroll. 1974. Fungal succession on needles and young twigs of old growth Douglas fir. *Mycologia*. 66: 499-506.
- Shevchenko, S.M. y G.W. Bailey. 1996. Life after death: lignin-humic relationships reexamined. *Critical Rev. Environ. Sci. Tech* 26: 95-153.
- Shield, J. A. E., A. Paul, W. E. Lowe y D. Parkinson. 1973. Turnover of microbial tissue in soil under field conditions. *Soil Biol. Biochem.* 5: 753-764.
- Söderström, B. E. 1975. Vertical distribution of microfungi in a spruce forest soil in the south of Sweden. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 65: 419-425.
- Söderström, B. E. 1979. Some problems in assessing the fluorescein diacetate-active fungal biomass in the soil. *Soil Biol. Biochem.* 11: 147-148.
- Söderström, B. E. 1979a. Seasonal fluctuations of active fungal biomass in horizons of a podzolized pine-forest soil in Central Sweden. *Soil Biol. Biochem.* 11: 149-154.
- Söderström, B. E. y E. Bååth. 1978. Soil microfungi in three Swedish coniferous soils. *Holarct Ecol.* 1: 62-72.
- Soil Survey Manual Handbook 18. 1951. United States Dept. Agric. USA.
- Solbrig, O. T. 1991. From genes to ecosystems: a research agenda for biodiversity. Report of a IUBS-SCOPE-UNESCO Worksh. The International Union of Biological Sciences. Paris.
- St John, T. V., D. C. Coleman y C. P. P. Reid. 1983. Growth and spatial distribution of nutrient-absorbing organs: selective exploitation of soil heterogeneity. *Plant Soil* 71: 487-493.
- Stevenson, F. J. y M. S. Ardakani. 1972. Organic matter reactions involving micronutrients in soil. En *Micronutrients in agriculture*. Editores: J. J. Mortvedt. Soil Science Society of America. Madison. USA.
- Steyaert, R.L. 1961. Types specimens of Spegazzini's collections in the "*Pestalotiopsis*" and related genera (Fungi Imperfecti; "Melanconiales") *Darwiniana* 12: 157-190.

- Stolk, A. & R. A. Samson. 1972. The genus *Talaromyces*. Studies on *Talaromyces* and related genera. 2. Stud. Mycol. Baarn 2: 1-65.
- Stout, J. D., K. R. Tate y L. F. Molloy. 1976. Decomposition process in New Zealand soils with particular respect to rates and pathways of plants degradation. En: The role of terrestrial an aquatic organisms in decomposition process. Editores: J. M. Anderson y A. Mcfadyen. Blackwell Scientific Publication. Oxford. Inglaterra.
- Sutton, B. C. 1980. The Coelomycetes Fungi Imperfecti with Pycnidia Acervuli and Stromata. C. M. I. Kew. Surrey. Inglaterra.
- Swift, M. J. 1976. Species diversity and structure of microbial communities. En: The role of aquatic and terrestrial organisms in decomposition processes. Editores: J. M. Anderson, y A. MacFadyen. Blackwell Scientific. Oxford. Inglaterra.
- Swift, M. J. y O. W. Heal 1986. Theoretical considerations of microbial succession and growth strategies: intellectual exercise or practical necessity? En: Microbial communities in soil. Editores: V. Jensen, A. Kjølter y L. H. Sørensen. Elsevier. Londres. Inglaterra.
- Swift, M. J., O. W. Heal y J. M. Anderson. 1979. Decomposition in terrestrial ecosystems. Studies in ecology, vol 5. Blackwell Scientific. Oxford. Inglaterra.
- Tate, R. L. 1995. Soil Microbiology Editores: John Wiley & Sons, Inc. Nueva York. USA.
- Thom , C. y M. B. Morrow. 1937. Fungus mycelia in the soil. Jour. Bact. 33: 77-78.
- Thom, C. 1928. Present and future studies of soil fungi. Proc. Frst. International. Congr. Soil Sci. 3: 39-47.
- Thomas, A., D. P. Nicholas y D. Parkinson. 1965. Modifications of the agar film technique for assaying lengths of mycelium in soil. Nature, London. 205- 105.

- Thornton, R. H. 1956. Fungi occurring in mixed oakwood and heath soil profiles. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 39: 485-494.
- Tidsall, J. M. 1991. Fungal hyphae and structural stability of soil. *Aust. Jour. Soil Res.* 29:729-743.
- Tidsall, J. M. 1994. Possible role of soil microorganisms in aggregation in soils. *Plant Soil* 159: 115-121.
- Tidsall, J. M. y J. M. Oades. 1982. Organic matter and water-stable aggregation in a re-brown earth. *Aust. Jour. Soil Res.* 18: 423-433.
- Tilman, D. 1982. Resource competition and community structure. Princeton University Press. Princeton. USA.
- Tresner, H. D. 1952. Studies on the microfungal flora of the soil in relation to the hardwood forest continuum in southern Wisconsin. PhD. Thesis. Univ. Wisconsin, Madison. USA.
- Umbreit, W. W., R. H. Burris y J. F. Stauffer. 1964. Manometric techniques. 4th. Edición. Burgess Publishing Co. Minneapolis. USA.
- van Er E. B. y L. A. Meyer - Reil. 1982. Biomass and metabolic activity of heterotrophic bacteria . *Advances Microbial Ecology* 6: 111-170.
- Van Veen, J. A. y P. J. Kuikman. 1990. Soil structural aspects of decomposition of organic matter by micro-organisms. *Biogeochem.* 11: 213-233.
- Vancura, V. y F. Kunc. 1977. The effect of streptomycin and actidione on respiration in the rhizospheric and non-rhizospheric soil. *Zentralbl. Bakteriol. Parasitenkd. Infektionskr. Hyg. Abt. 2* 132: 472-478.
- Vanden Bossche, H., F. C. Odds, D. Kerridge. 1993. Dimorphic fungi in biology and medicine. Plenum Press, Nueva York. USA.
- Varsavsky, E. 1964. Ocurrance of keratinophilic human pathogenic fungi in soils of Argentina. *Mycopath. Mycol. Appl.* 22: 81-90.
- Varsavsky, E. 1962. Aislamiento de *Keratinomyces ajelloi* y *Microsporium gypseum* del suelo de la ciudad de Buenos Aires. *Mycopath. Mycol.*

Appl. 18: 257-258.

- Varsavsky, E. 1965. Contribución al conocimiento de las Gymnoascaceae argentinas. Tesis. FCEN. UBA. Argentina.
- Venedikian, N. 1995. Análisis de las poblaciones y comunidades fúngicas en hoja de *Pinus taeda* L. Tesis Doctoral. F.C.E.N. UBA. Argentina.
- Visser, S. and D. Parkinson. 1975. Fungal succession on aspen poplar leaf litter. Can. Jour. Bot. 53: 1640-1651.
- Vitousek, P. M. y P. A. Matson. 1984. Mechanisms of nitrogen retention in forest ecosystems: a field experiment. Science 225: 51-52.
- Vitousek, P. M. y J. M. Melillo. 1979. Nitrate losses from disturbed ecosystem: patterns and mechanisms. For. Sci. 65: 605-619.
- Vitousek, P. M. y P. A. Matson. 1985. Disturbance, nitrogen availability and nitrogen losses in an intensively managed loblolly pine plantation. Ecology 66: 1360-1376.
- Vitousek, P. M. y R. Sanford. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. Annu. Rev. Ecol. Syst. 17: 137-167.
- Vogt, K. A., C. C. Grier y D. J. Vogt. 1986. Production, turnover, and nutrient dynamics of above- and below- ground detritus of world forest. Adv. Ecol. Res. 15: 303-377.
- Vuillemin, P. 1887. Etudes biologiques sur les champignons. Bull. Soc. Sci. Nancy. Ser. II. 8: 113-122.
- Wainwright, M. 1988. Metabolic diversity of fungi in relation to growth and mineral cycling in soil – a review. Trans. Brith. Mycol. Soc. 90: 159-170.
- Waksman, S.A. 1917. Is there any fungus flora of the soil. Soil Sci 3: 565-589.
- Wardle, D. A., D. Parkinson y J. F. Waller. 1993. Interspecific competitive interactions between pairs of fungal species in natural substrates. Oecologia 94: 165-172.
- Wardle, D. A., D. Parkinson y J. F. Waller. 1993. Interspecific competitive

- interactions between pairs of fungal species in natural substrates. *Oecologia* 94: 165-172.
- Wicklow, D. T. 1982. Interference competition and the organization of fungal communities. En: *The fungal community, its organisation and role in the ecosystem*. Editores: D. T. Wicklow y G. C. Carroll. Dekker. Nueva York. USA.
- Wicklow, D. T. y W. F. Whittingham. 1974. Soil microfungus changes among the profiles of disturbed conifer-hard wood forests. *Ecol.* 55: 3-16.
- Widden, P. 1979. Fungal populations from forest soils in southern Quebec. *Can. Jour. Bot.* 57: 1324-1331.
- Widden, P. 1984. The effects of temperature on competition for spruce needles between sympatric species of *Trichoderma*. *Mycologia* 76: 873-883.
- Widden, P. 1997. Competition and the fungal community. En *The mycota IV. Environmental and Microbial relationship*. Editores: K. Esser y P. A. Lemke. Springer-Verlag. Berlin. Alemania.
- Widden, P. y D. Hsu. 1987. Competition between *Trichoderma* species: effect of temperature and litter type. *Soil Biol. Biochem.* 19: 89-93.
- Widden, P. y D. Parkinson, 1973. Fungi from Canadian coniferous forest soils. *Can. Jour. Bot.* 51: 2275-2290.
- Widden, P. y J. J. Abitol. 1980. Seasonality of *Trichoderma* species in a spruce forest soil *Mycologia*. 72: 775-784.
- Wildman, H. G. 1992. Fungal colonization of resource islands: an experimental approach. En: *The fungal community: its organisation and role in the ecosystem*. 2da Ed. Editores: G. C. Carroll y D. T. Wicklow. Dekker. Nueva York. USA.
- Williams, S. T. y D. Parkinson. 1964. Studies in a podzol. I. Nature and fluctuation of the fungal flora of the mineral horizons. *Jour. Soil Sci.* 15 : 331-341.
- Williams, S. T., D. Parkinson y N. A. Burges. 1965. An examination to several

- soils. *Plant Soil* 22: 167-186.
- Winitzky, J. 1948. Las especies de *Aspergillus* en muestras de tierra y aire de la ciudad de Buenos Aires. *Rev. Invest. Agr.* 2: 97-104.
- Winitzky, J. 1952. Las especies de *Aspergillus* en muestras de tierra y aire de la Estepa Pampeana. *Rev. Invest. Agr.* 5: 303-316.
- Winitzky, J. 1953. Las especies de *Aspergillus* de muestras de tierra y aire del Parque Mesopotánico y de la Selva Misionera. *Rev. Invest. Agr.* 7: 341-354.
- Winitzky, J. 1957. Las especies de *Aspergillus* de tierra y aire del Parque chaqueño. *Rev. Invest. Agr.* 9: 149-162.
- Wit, C. T. 1960. On competition. *Versl Landbouwkd Onderz* 66: 1-82.
- Witkamp, M. 1966. Decomposition of leaf litter in relation to environment, microflora and microbial respiration. *Ecology* 47: 194-201.
- Wood, F. A. 1969. Relation between cellulolytic and pseudocellulolytic microorganisms. *Bioch. Bioph. Acta.* 192: 531-534.
- Wood, F. A. y R. D. Wilkerson. 1960. Another screened immersion plate for isolating fungi from soil. *Plant Soil. Rep.* 44: 594.
- Wood, R. K. S. 1951. The control of diseases of lettuce by the use of antagonisms. I. The control of *B. cinerea*. *Ann. Appl. Biol.* 38: 203-216.
- Wood, R. M. 1980. Relation between cellulolytic and pseudocellulolytic microorganisms. *Biochimica et Biophysica Acta.* 192 : 531-534.
- Wright, J. E. y S. G. Marchand. 1972. Micoflora del suelo de la Argentina III. Dos interesantes géneros sinemáticos: *Trichurus* y *Doratomyces*. *Bol. Soc. Arg. Bot.* 14: 305-310.
- Wright, J. E., A. M. Godeas y M. D. Bertoni. 1971. Micoflora del suelo de la Argentina II. Algunas formas ascospóricas de la provincia de Buenos Aires. *Bol. Soc. Arg. Bot.* 14: 43-56.
- Wright, J. M. 1956. The production of antibiotics in the soil. III. Production

of gliotoxin in wheat straw buried in soil. *Ann. Appl. Biol.* 44: 461-466.

Zak, J. 1992. Response of soil fungal communities to disturbance. En: *The fungal community: its organisation and role in the ecosystem*. 2da Ed. Editores: G. C. Carroll y D. T. Wicklow. Dekker. Nueva York. USA.

Zak, J. C. y S. C. Rabatin. 1997. Organization and description of fungal communities. En *The mycota IV. Environmental and Microbial Lehre*, Alemania.

ANEXOS

Anexo 1

MEDIOS DE CULTIVO

Los medios de cultivo utilizados para la identificación de las distintas cepas fueron los siguientes:

Agar extracto de Malta (ME), (Blakeslee 1915): Extracto de malta 12,5 gr; Agar. 15 gr; Peptona 3,9gr; Agua destilada 1000cm³.

Agar papa glucosado (APG): Papa 300 gr; glucosa 10 gr; Agar, 15 gr; agua destilada 1000cm³.

Czapek Dox Agar (Cz) : NO₃Na 3 gr; PO₄HK₂ 1gr; SO₄Mg 0,5 gr; ClK 0,5gr; SO₄Fe.7H₂O solución al 1% 1 ml; sacarosa 30 gr; agar 15 gr; agua destilada 1000 cm³.

Solución de Antibiótico: Estreptomicina 0,5 gr; chlorotetracyclina 0,25gr; Agua destilada 100ml. Modo de uso 1 ml cada 100ml de medio.

Fijador de Bowin-Hollander: Ac. Pícrico saturado 75 ml; formaldehído (solución al 40%) 25ml; Ac. Acético glacial 5ml.

Las cepas que no fructificaron en los medios adecuados, fueron inducidas a hacerlo mediante luz U.V. cercana, según las recomendaciones de Leach (1971). Para lo cual se utilizaron tubos de luz negra (15W, F15 T8 BLB, FL15 BLB, con espectro continuo entre 320 y 420). Los tubos se colocaron en un bastidor a una distancia de 20 cm. Dicho bastidor fue colocado sobre las cajas de petri con los cultivos a una altura de 40 cm de la superficie de los mismos.

Los cultivos fueron sometidos a ciclos de 12 hs de luz y 12 de oscuridad.

La irradiación se comenzó luego de 3 o 4 días de sembradas las cepas y se continuo hasta la obtención de fructificación.

En los casos que al cabo de un lapso determinado no se obtuvo fructificación, dichas cepas fueron identificadas como Micelio estéril.

IDENTIFICACION TAXONOMICA

Para la identificación taxonómica se consultó entre otros a: Barron 1972; Booth (1966 y 1971); Domsch et al 1980; Ellis (1971 y 1976); Gams (1971); Hughes y Sugiyama (1972); Raper y Fennel (1965); Raper y Thom (1948); Rifai (1969 ; Steyaert (1961); Stolk y Samson (1972); Zycha (1969); Sutton (1980); Von Arx (1974, 1981); Ainsworth y Bisby's (1995).

Anexo 2

INDICE DE LAS TABLAS, FIGURA Y LAMINAS

Tabla 1: Análisis granulométrico	54
Tabla 2: Humedad del suelo	55
Tabla 3: Análisis químico del perfil del suelo	57
Tabla 4: Análisis químico a lo largo del muestreo	58
Tabla 5: Lista de las especies	77
Tabla 6: Frecuencia de aparición de las especies	81
Tabla 7: Matriz básica de datos	89
Tabla 8: Humedad de las muestras de los distintos horizontes durante el muestreo	98
Tabla 9 : Longitud del micelio	100
Tabla 10: Diámetro del micelio	104
Tabla 11: Biovolumen	105
Tabla 12: Biomasa	106
Tabla 13: Respiración total	109
Tabla 14: Contribución de las especies fúngicas en el ACP para el perfil del suelo.	110
Tabla 15: Coeficiente estandarizado para el perfil	119
Tabla 16: Clasificación correcta del AD para el perfil	121
Tabla 17: Contribución de las especies fúngicas en	126

el ACP para los horizontes orgánicos	126
Tabla 18: Coeficiente estandarizado para los horizontes orgánicos, según los horizontes	129
Tabla 19: Clasificación correcta del AD para los horizontes orgánicos, según los horizontes	131
Tabla 20: Coeficiente estandarizado para los horizontes orgánicos, según las estaciones	132
Tabla 21: Clasificación correcta del AD para los horizontes orgánicos, según las estaciones	134
Tabla 22: Contribución de las especies fúngicas en el ACP para los horizontes minerales.	138
Tabla 23: Coeficiente estandarizado para los horizontes minerales, según los horizontes	141
Tabla 24: Clasificación correcta del AD para los horizontes minerales, según los horizontes	143
Tabla 25: Coeficiente estandarizado para los horizontes minerales, según las estaciones	144
Tabla 26: Clasificación correcta del AD para los horizontes minerales, según las estaciones	146
Tabla 27: Contribución de las especies fúngicas en el ACP para el horizonte O ₁ .	150
Tabla 28: Coeficiente estandarizado para el horizonte O ₁	154
Tabla 29: Clasificación correcta del AD para el horizonte O ₁	155
Tabla 30: Contribución de las especies fúngicas en el ACP para el horizonte O ₂	158
Tabla 31: Coeficiente estandarizado para el horizonte O ₂	161
Tabla 32: Clasificación correcta del AD para el horizonte O ₂	163

Tabla 33: Contribución de las especies fúngicas en el ACP para el horizonte AC	167
Tabla 34: Coeficiente estandarizado para el horizonte AC	170
Tabla 35: Clasificación correcta del AD para el horizonte AC	172
Tabla 36: Contribución de las especies fúngicas en el ACP para el horizonte II	176
Tabla 37: Coeficiente estandarizado para el horizonte II	179
Tabla 38: Clasificación correcta del AD para el horizonte II	181
Tabla 39: Efectos Bióticos	196

INDICE DE LAS FIGURAS

Fig. 1: Suelo como habitat de los microorganismos	5
Fig. 2: Representación diagramática del ciclo de descomposición	9
Fig. 3: Esquema de colonización de una hoja de <i>Pinus sylvestris</i>	10
Fig. 4: Adaptación de los ciclos de vida de los hongos al ambiente	13
Fig. 5: Comparación aproximada de la biomasa del suelo	21
Fig. 6: Degradación de restos vegetales y formación de la materia orgánica	31
Fig. 7: Modelo hipotético del complejo húmico-arcilloso del suelo	32
Fig. 8: Modelo de agregación	33
Fig. 9: Diferentes tipos de interacción biológica	38
Fig. 10: Variación de la temperatura y las precipitaciones	52
Fig. 11: Esquema del perfil del suelo	61
Fig. 12: Esquema del respirómetro de Gilson	67

Fig. 13: Esquema del aparato de lavado	70
Fig. 14: Curva de lavado del horizonte O ₁	71
Fig. 15: Curva de lavado del horizonte O ₂	72
Fig. 16: Curva de lavado del horizonte AC	73
Fig. 17: Curva de lavado del horizonte II	74
Fig. 18: Distribución de las muestras en el espacio de los componentes C1 y C4 para el perfil del suelo	117
Fig. 19: Distribución de las muestras en el espacio de los componentes C2 y C4 para el perfil del suelo	118
Fig. 20: Análisis de la función discriminante para las variables canónicas para el perfil del suelo	120
Fig. 21: Distribución de las muestras en el espacio de los componentes C1 y C2 para los horizontes orgánicos	127
Fig. 22: Distribución de las muestras en el espacio de los componentes C1 y C5 para los horizontes orgánicos	128
Fig. 23: Análisis de la función discriminante para las variables canónicas para los horizontes orgánicos, según los horizontes	130
Fig. 24: Análisis de la función discriminante para las variables canónicas para los horizontes orgánicos, según las estaciones	133
Fig. 25: Distribución de las muestras en el espacio de los componentes C1 y C2 para los horizontes minerales	139
Fig. 26: Distribución de las muestras en el espacio de los componentes C2 y C3 para los horizontes minerales	140
Fig. 27: Análisis de la función discriminante para las variables canónicas para el perfil los horizontes	142

	minerales, según los horizontes	
Fig. 28:	Análisis de la función discriminante para las variables canónicas para el perfil los horizontes minerales, según las estaciones	145
Fig. 29:	Distribución de las muestras en el espacio de los componentes C1 y C2 para el horizonte O ₁ .	151
Fig. 30:	Distribución de las muestras en el espacio de los componentes C1 y C3 para el horizonte O ₁	153
Fig. 31:	Análisis de la función discriminante para las variables canónicas para el horizonte O ₁	152
Fig. 32:	Distribución de las muestras en el espacio de los componentes C1 y C4 para el horizonte O ₂	159
Fig. 33:	Distribución de las muestras en el espacio de los componentes C4y C5 para el perfil del suelo	160
Fig.34:	Análisis de la función discriminante para las variables canónicas para el horizonte O ₂	162
Fig. 35:	Distribución de las muestras en el espacio de los componentes C2 y C3 para el horizonte AC	168
Fig. 36:	Distribución de las muestras en el espacio de los componentes C3 y C4 para el horizonte AC	169
Fig. 37:	Análisis de la función discriminante para las variables canónicas para el horizonte AC	171
Fig. 38:	Distribución de las muestras en el espacio de los componentes C2 y C4 para el horizonte II	177
Fig. 39:	Distribución de las muestras en el espacio de los componentes C3 y C4 para el horizonte II	178
Fig. 40:	Análisis de la función discriminante para	

Indice de las laminas

Lam. 1: Vista del bosque	50
Lam. 2: Perfil del suelo	60
Lam. 3: Enfrentamientos	200
Lam. 4: Enfrentamientos	201



ALICIA GODENS

