

**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE AGRONOMÍA**

**EFFECTO DEL FUEGO SOBRE MICORRIZAS Y HONGOS ENDÓFITOS
RADICULARES EN ESPECIES DE CAMPO NATURAL**

por

Jorge Adrian MUGURUZA MATEOS

**Trabajo final de grado
presentado como uno de los
requisitos para obtener el
título de Ingeniero Agrónomo**

**MONTEVIDEO
URUGUAY
2024**

PÁGINA DE APROBACIÓN

Trabajo final de grado aprobado por:

Director/a:

Ing. Agr. Dra. Fabiana Pezzani

Co - Director/a:

Lic. Dr. Luis López Mársico

Tribunal:

Lic. MSc. Silvina García

Lic. Dr. Federico Gallego

Ing. Agr. Dra. Fabiana Pezzani

Fecha: 17 de diciembre de 2024

Estudiante:

Jorge Adrian Muguruza Mateos

AGRADECIMIENTOS

A mis tutores Ing. Agr. Dra. Fabiana Pezzani y Lic. Dr. Luis López Mársico por la generosa guía durante todo el proceso, así como por su apoyo e incentivo constante sin los cuales no podría haber llevado a cabo este trabajo.

A la Facultad de Agronomía, sus docentes y funcionarios por la oportunidad de formarme durante la carrera.

A la Asociación de Estudiantes de Agronomía por apuntalar la formación académica con formación ética y en valores, rescatando siempre el sentido de compromiso de la Universidad de la República para con el conjunto de la sociedad.

A la familia.

TABLA DE CONTENIDOS

PÁGINA DE APROBACIÓN.....	2
AGRADECIMIENTOS.....	3
LISTA DE TABLAS Y FIGURAS	6
RESUMEN.....	7
SUMMMARY	8
1 INTRODUCCIÓN.....	9
2 REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA.....	11
2.1 FUEGO EN ECOSISTEMAS TERRESTRES	11
2.2 HONGOS ENDÓFITOS RADICULARES	13
2.2.1 MICORRIZAS	14
2.2.1.1 Generalidades.....	14
2.2.1.2 Micorrizas en pastizales	15
2.3 HONGOS SEPTADOS OSCUROS.....	15
2.4 MICORRIZAS Y HONGOS SEPTADOS OSCUROS EN PASTIZALES DE URUGUAY.....	16
2.5 EFECTOS DEL FUEGO EN PASTIZALES DEL RÍO DE LA PLATA.....	17
2.6 MICORRIZAS Y HONGOS SEPTADOS OSCUROS EN RESPUESTA AL FUEGO	19
3 MATERIALES Y MÉTODOS.....	20
3.1 SITIO DE ESTUDIO.....	20
3.2 DISEÑO EXPERIMENTAL.....	21
3.3 TRABAJO DE CAMPO	22
3.4 TRABAJO DE LABORATORIO.....	30
3.5 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS.....	31
4 RESULTADOS	32
4.1 MICORRIZAS	34
5 DISCUSIÓN.....	39

6 CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS.....	44
7 BIBLIOGRAFÍA.....	45
8 ANEXOS.....	57

LISTA DE TABLAS Y FIGURAS

Tabla No.

Tabla 1. Características de las especies vegetales seleccionadas	24
Tabla 2. Resumen de contrastes entre tratamientos por especie para las estructuras de micorrizas (porcentaje de colonización total y por estructuras) y de hongos septados oscuros (DSE, porcentaje de colonización)	33

Figura No.

Figura 1. Triángulo de fuego	12
Figura 2. Clasificación de los grupos funcionales de plantas según la respuesta al fuego	13
Figura 3. Localización geográfica del sitio de estudio	20
Figura 4. Diseño del experimento quema – pastoreo ubicado en la zona del Paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos y Sierras del Yerbal.	22
Figura 5. <i>Hypoxis decumbens</i>	25
Figura 6. <i>Stenachaenium megapotamicum</i>	26
Figura 7. <i>Acanthostyles buniifolius</i>	27
Figura 8. <i>Saccharum angustifolium</i>	28
Figura 9. <i>Solidago chilensis</i>	29
Figura 10. Presencia de micorrizas arbusculares (colonización total, %) por tratamiento y por especie considerando su respuesta al fuego	34
Figura 11. Presencia de arbusculos de hongos micorrizógenos arbusculares (%) por tratamiento y por especie considerando su respuesta al fuego	35
Figura 12. Presencia de ovidios de hongos micorrizógenos arbusculares (%) por tratamiento y por especie considerando su respuesta al fuego	36
Figura 13. Presencia de vesículas de hongos micorrizógenos arbusculares (%) por tratamiento y por especie considerando su respuesta al fuego	37
Figura 14. Presencia de hongos endófitos septados oscuros (ESO, %) por tratamiento y por especie considerando su respuesta al fuego	38

RESUMEN

El territorio uruguayo está comprendido en la región de los pastizales del Río de la Plata donde la ganadería extensiva con base pastoril es la actividad agropecuaria más importante. La quema controlada es utilizada, en algunas zonas del país, para mejorar la oferta de pasto al modificar la estructura y promover el rebrote. El objetivo de este trabajo fue conocer cómo afectan la quema y el pastoreo la presencia de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) y hongos septados oscuros (DSE) en un grupo de especies nativas del campo natural que presentan diferente grado de respuesta al fuego. En el Paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos y Sierras del Yermal está instalado un experimento de interacción fuego x pastoreo, en una zona dominada por *Saccharum angustifolium* ("paja estrelladora"). Se colectaron plantas de cinco especies con diferente respuesta al fuego: *Stenachaenium megapotamicum* e *Hypoxis decumbens* (favorecidas); *Saccharum angustifolium* y *Acanthostyles buniifolius* (tolerantes) y *Solidago chilensis* (sensible), en tres tratamientos: clausura sin quema (control), pastoreado y quemado (un año de antigüedad) y pastoreado y quemado reciente (dos meses de antigüedad). Se observó una alta colonización por HMA en todos los tratamientos y en todas las especies con una ocurrencia superior al 80%; igualmente para DSE con ocurrencia superior al 72%. Los arbusculos presentaron ocurrencia menor a 40% y los ovillos a 5%. La presencia de micorrizas fue afectada por el fuego y el pastoreo. Este efecto fue diferente según la especie vegetal viéndose algunas favorecidas y otras disminuidas por las quemas y el pastoreo. *S.megapotamicum*, favorecida por la quema, mostró los mayores registros de micorrización, presencia de arbusculos y vesículas. *H.decumbens*, la otra especie favorecida, mostró los mayores registros de presencia de ovillos. Se observó que, en las especies favorecidas o tolerantes, siempre que hubo diferencias, el control presentó mayores valores que alguno de los tratamientos quemados. Sin embargo, la especie sensible *S. chilensis* presentó un patrón inverso, lo cual abre la puerta a futuras investigaciones en este sentido. Esta tesis aporta datos novedosos acerca de la interacción planta - hongos radiculares en áreas que presentan fuego y pastoreo. Por lo tanto, es necesario ampliar y profundizar los efectos del fuego, y su interacción con el pastoreo, sobre este tipo de interacciones, así como los posibles efectos sobre las poblaciones vegetales.

Palabras clave: micorrizas arbusculares, hongos septados oscuros, quemas controladas, paja estrelladora, pastizales, Uruguay

SUMMMARY

The Uruguayan territory is part of the Río de la Plata grasslands region, where extensive cattle ranching represents the most important agricultural activity. In some areas of the country, controlled burning is employed to improve forage availability by altering vegetation structure and promoting regrowth. The objective of this study was to understand how burning and grazing influence the presence of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and dark septate endophytes (DSE) in a group of native grassland plant species with varying responses to fire. An experiment examining the interaction of fire and grazing is underway in the Quebrada de los Cuervos y Sierras del Yermal Protected Landscape, within an area dominated by *Saccharum angustifolium* ('paja estrelladora'). Plants from five species with varying responses to fire were collected: *Stenachaenium megapotamicum* and *Hypoxis decumbens* (favored), *Saccharum angustifolium* and *Acanthostyles buniifolius* (tolerant), and *Solidago chilensis* (sensitive). Samples were taken across three treatments: enclosure without burning (control), grazed and burned (one-year post-burn), and grazed and recently burned (two months post-burn). High colonization by AMF was observed across all treatments and species, with an occurrence rate exceeding 80%, while DSE had an occurrence rate above 72%. However, the presence of arbuscules was below 40%, and coils were observed in less than 5% of cases. Fire and grazing significantly influenced the presence of mycorrhizae, with varied effects depending on the plant species; some were favored while others were reduced by these factors. *S. megapotamicum*, which benefits from burning, exhibited the highest levels of mycorrhization, including the presence of arbuscules and vesicles. *H. decumbens*, another favored species, recorded the highest presence of coils. In favored or tolerant species, control treatments consistently displayed higher values than any burned treatments whenever differences were observed. Conversely, the sensitive species *S. chilensis* showed an opposite pattern, suggesting a promising direction for future research. This thesis provides novel data on plant-root fungi interactions in areas affected by fire and grazing. It highlights the need for further exploration of the effects of fire and its interaction with grazing on these interactions, as well as on potential impacts on plant populations.

Keywords: arbuscular mycorrhizae, dark septate fungi, controlled burning, straw stalk, grasslands, Uruguay

1 INTRODUCCIÓN

El fuego ha contribuido a moldear el paisaje y los ecosistemas desde que hay suficiente material combustible y oxígeno para que el mismo pueda ocurrir. Con el devenir del tiempo este fenómeno ha dado lugar a la conformación de ecosistemas adaptados, clasificados como inflamables, entre los que se encuentran los pastizales. Es posible suponer que en los ecosistemas inflamables organismos de distintos reinos han co-evolucionado desarrollando distintas estrategias para asegurar su continuidad. De igual manera, la herbivoría en general, y el pastoreo en particular, han sido determinantes en la evolución de grandes extensiones vegetales dominadas por gramíneas a lo largo del mundo. También es posible imaginar que la presencia de los seres humanos en sus interacciones con los grandes herbívoros y mediante el empleo del fuego han tenido una relativa influencia en la modificación del entorno natural.

En Uruguay el pastoreo por grandes herbívoros domésticos no permite acumular suficiente material para la ocurrencia regular de incendios “naturales”. Por su parte, la quema de campo es una herramienta tradicionalmente utilizada en algunas zonas para controlar la proliferación de ciertas especies y, a la vez, mejorar la oferta forrajera en el contexto de la producción agropecuaria. En muchos casos se ha generado conocimiento tendiente a optimizar su empleo. Si bien se han realizado numerosos estudios para determinar su efecto sobre las poblaciones y comunidades vegetales, así como sobre las propiedades físicas y químicas de los suelos, es menos frecuente encontrar información respecto a su efecto sobre otros componentes de los ecosistemas como la biota del suelo (por ejemplo las micorrizas y hongos septados oscuros).

A medida que el conocimiento y la comprensión del funcionamiento de los ecosistemas aumenta es de suponer que nuevos elementos e interacciones pasen a ser considerados. La evidente complejidad de los ecosistemas, tanto en número y variedad de componentes como sus interacciones, plantean el desafío de identificar los efectos de las prácticas agronómicas que permitan tomar mejores decisiones de manejo.

En el presente trabajo se procuró identificar los efectos de la quema controlada, y el pastoreo, sobre las asociaciones de las plantas con dos grupos de hongos radiculares: hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) y hongos septados oscuros (DSE por sus siglas en inglés). Las asociaciones micorrícicas juegan un papel fundamental en el establecimiento y desarrollo de las poblaciones vegetales. Entre los beneficios que las micorrizas aportan se encuentran la mejora en la absorción de agua y nutrientes poco móviles, particularmente fósforo, el aumento de la exploración

radicular y la resistencia a sequía y patógenos. El rol de los DSE es bastante menos conocido ya que este grupo de hongos ha sido menos investigado respecto a los formadores de micorrizas, a pesar de ser muy conspicuos en las raíces de muchas plantas. Entre las funciones reportadas de la interacción planta – DSE se encuentran la protección contra la toxicidad de metales pesados, el aumento en la adquisición de nutrientes de las plantas hospedantes y la mejora de la actividad metabólica para combatir el estrés.

Además de los posibles efectos directos del fuego sobre los HMA y los DSE, la remoción instantánea del área fotosintética produce cambios en la naturaleza de las interacciones con las plantas hospederas. Cabe aquí la pregunta de si la respuesta diferencial de las plantas al fuego tiene relación con la interacción que estas establecen con los hongos radiculares. En este marco, y atendiendo a la falta de conocimiento de la respuesta de las interacciones planta - microorganismos a eventos puntuales de quema, y bajo pastoreo continuo, en pastizales naturales de Uruguay, este trabajo se plantea como objetivo general evaluar los efectos de la quema y el pastoreo sobre la presencia de hongos radiculares en especies de pastizal con respuesta diferencial a la quema. Los objetivos específicos son:

i. Evaluar el efecto de la quema y el pastoreo sobre la presencia de hongos micorrizógenos arbusculares y las estructuras que éstos desarrollan en sus asociaciones con las plantas (arbúsculos, ovillos y vesículas).

ii. Evaluar el efecto de la quema y el pastoreo sobre la presencia de hongos endófitos septados oscuros.

iii. Analizar si existe relación entre la presencia de hongos radiculares (micorrizas y hongos septados oscuros) y la respuesta diferencial de las especies vegetales a la quema.

2 REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1 FUEGO EN ECOSISTEMAS TERRESTRES

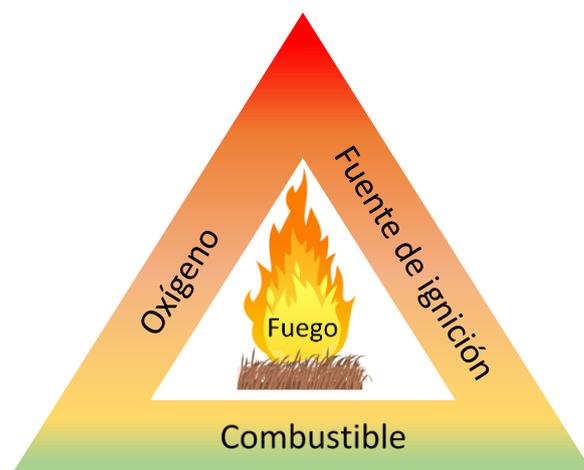
El fuego ha impactado en los ecosistemas terrestres durante cientos de millones de años, ayudando a dar forma a la distribución global de biomas y a mantener la estructura y función de las comunidades propensas a incendios (Bond & Keeley, 2005). El fuego ha sido una parte importante del funcionamiento de la Tierra durante al menos 400 millones de años y ha dejado una huella en la configuración del planeta desde que ha habido suficiente vegetación para poder propagar los incendios (Scott, 2018; Scott et al., 2014). Para que los incendios ocurran y se propaguen en el espacio necesitan de una fuente de ignición, material combustible (biomasa vegetal) y oxígeno. Esto normalmente se expresa de modo gráfico como un triángulo del fuego (Figura 1, Cheney & Sullivan, 2008). En la actualidad, casi la mitad de la superficie terrestre se encuentra en riesgo de sufrir incendios (Keeley et al., 2011), y aproximadamente una tercera parte está expuesta a incendios intensos y recurrentes (Chuvieco, 2009). En algunos ecosistemas del mundo, el fuego es un componente imprescindible para la conservación de la diversidad (Scott, 2018), aunque la actividad humana ha modificado drásticamente la frecuencia y la magnitud de estos eventos. En algunos casos se han desencadenado transformaciones significativas en los ecosistemas (Archibald et al., 2013; Chapin et al., 2011; Miller et al., 2019). Un ejemplo extremo son los incendios a gran escala con el propósito de modificar el uso del suelo en ecosistemas que no evolucionaron con el fuego, como las selvas y bosques tropicales en diversas regiones del mundo. Otro caso diferente es el de las quemadas controladas, como las que son practicadas por los productores ganaderos en distintos pastizales a nivel global. Estas quemadas pueden mantener a la vegetación en estados deseables desde el punto de vista productivo y de la conservación de la diversidad (Fuhlendorf et al., 2009; Littera et al., 1998; Prober et al., 2007). Por el contrario, la supresión de incendios en ecosistemas que han evolucionado con el fuego puede provocar alteraciones en la estructura y el funcionamiento de la vegetación, con diversas implicancias (Buisson et al., 2019).

En distintas zonas del mundo, el fuego desempeña un rol crucial en la preservación de la vegetación y los servicios ecosistémicos, especialmente en regiones con clima mediterráneo donde la vegetación se desarrolla durante la estación lluviosa y las precipitaciones superan la evapotranspiración (Rundel et al., 2018). Biomas con esta dinámica se encuentran en áreas como California, Chile central, la Cuenca Mediterránea, el Suroeste de Australia y Sudáfrica (Rundel et al., 2018). Durante la estación seca, la acumulación de biomasa vegetal debido a la baja actividad de grandes

herbívoros hace que sea altamente inflamable y propensa a incendios frecuentes e intensos (Keeley et al., 2011). Los ecosistemas dominados por vegetación herbácea, como las sabanas africanas y el Cerrado en Brasil, son particularmente susceptibles a incendios frecuentes debido a la alta productividad de las gramíneas C4 durante la estación húmeda y la acumulación de restos vegetales secos durante la estación seca (Bond, 2008; Durigan, 2020; Fidelis, 2020). A diferencia de los ecosistemas mediterráneos, en las sabanas y pastizales, el fuego generalmente no estimula la germinación de semillas, y la mayoría de las especies sobreviven al fuego mediante rebrotes desde estructuras subterráneas o cercanas a la superficie del suelo (Fidelis et al., 2010; Kin et al., 2016; López-Mársico, Farías-Moreira et al., 2019; Overbeck et al., 2006).

Figura 1.

Triángulo de fuego



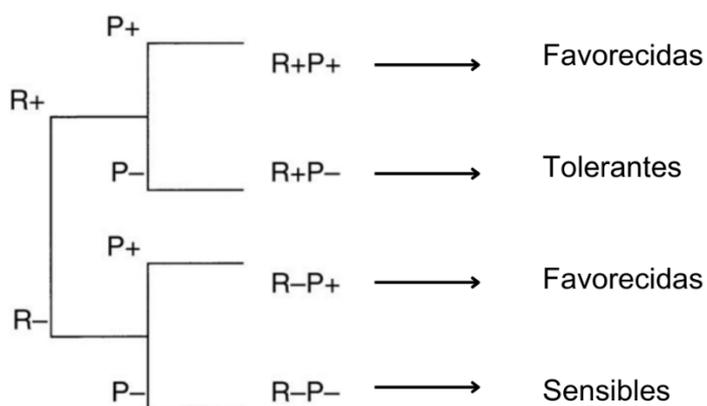
Nota. Tomado de Cheney y Sullivan (2008).

El fuego tiene la capacidad de eliminar una considerable cantidad de biomasa vegetal. Sin embargo, no todas las plantas mueren luego de haber ocurrido un incendio. Esto ha determinado que las plantas desarrollen diversas estrategias para sobrevivir en entornos propensos a incendios. Los principales atributos funcionales de las plantas relacionados con la persistencia posterior al incendio consisten en la capacidad de rebrotar (persistencia de individuos) y la capacidad de retener un banco de semillas persistente (persistencia de poblaciones). En función de estas capacidades, las plantas

pueden clasificarse en cuatro grupos funcionales básicos de respuesta al fuego: rebrotadoras (R +); no rebrotadoras (R -); propágulo persistente (P +); propágulo no persistente (P -). Las dos dicotomías son: primero, si los individuos persisten después del fuego (rebrotando) y, segundo, si la población de la especie persiste después del fuego (como propágulos). Aunque los cuatro tipos de combinaciones aparecen representados en la mayoría de los ecosistemas propensos a incendios, las proporciones relativas de cada tipo pueden diferir entre ecosistemas (Pausas et al., 2004). Utilizando el esquema propuesto por Pausas et al. (2004) (Figura 2), se pueden clasificar a las distintas especies vegetales según la respuesta al fuego en: tolerantes (no se ven afectadas, R+ P-), sensibles (tienden a disminuir su presencia, R- P-) y favorecidas (tienden a aumentar su presencia, R+ P+ o R- P+).

Figura 2.

Clasificación de los grupos funcionales de plantas según la respuesta al fuego



Nota. R+: rebrotadoras, R-: no rebrotadoras, P+: propágulos persistentes y P-: propágulos no persistentes. Tomado de Pausas et al. (2004).

2.2 HONGOS ENDÓFITOS RADICULARES

El término endófito hace referencia a microorganismos que habitan los tejidos internos de las plantas y que además no causan síntomas aparentes de enfermedad (Wilson, 1995). Según Rodríguez et al. (2009) los hongos endófitos pueden dividirse en dos grandes grupos: los clavicipetaceos representados por un bajo número de especies que típicamente se encuentran dentro de los tallos de plantas gramíneas y los no clavicipetaceos. Dentro de este último grupo se encuentran una clase constituida por hongos ascomicetos conidiales o estériles que se caracterizan por la presencia de septos melanizados oscuros y que son encontrados únicamente en las raíces de las

plantas, denominados hongos septados oscuros (o DSE: dark septate endophytes). Este grupo de hongos en conjunto con las micorrizas arbusculares son de los más abundantes especialmente en las raíces de las plantas herbáceas.

2.2.1 MICORRIZAS

2.2.1.1 Generalidades

Las plantas en general presentan asociaciones micorrícicas que revisten gran importancia en su desarrollo. Las micorrizas son un nexo entre las plantas y el suelo. Se estima que los hongos micorrizógenos y las plantas hospedantes evolucionaron en conjunto a través de más de 450 millones de años (Saparrat et al., 2020). La importancia de estas asociaciones se expresa entre otras variables en el aumento de la exploración radicular y consecuentemente en la absorción de agua y de nutrientes poco móviles, particularmente fósforo. Las plantas son capaces de modificar la composición de la comunidad local de hongos simbióticos, ya sea reprimiendo o promoviendo el crecimiento de ciertos taxa o grupos funcionales (Korb et al, 2003; Zobel & Öpik, 2014).

Existen dos tipos principales de micorrizas: ectomicorrizas y endomicorrizas. Las ectomicorrizas, forman una estructura llamada Red de Hartig, con hifas que pueden extenderse intercelularmente y desarrollarse hacia el suelo circundante, mientras que las endomicorrizas tienen la capacidad de crecer inter e intracelularmente en las células corticales, no presentan la estructura en forma de red y se extienden hacia el suelo en menor medida. Dentro de este último grupo se encuentran ubicadas las micorrizas arbusculares que presentan hifas aseptadas y deben su nombre a las estructuras fúngicas que son capaces de formar: arbúsculos y vesículas (Smith & Read, 2008). Los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) pueden separarse de todos los demás grupos fúngicos en un clado monofilético identificado como Glomeromycota (Schüssler et al., 2001). Si bien se describen relativamente pocas especies (Rosendahl, 2008), aproximadamente 230 (Oehl et al., 2011), son capaces de colonizar más del 80% de las plantas vasculares entre angiospermas, gimnospermas y pteridofitas y algunas especies de plantas no vasculares como las hepáticas (Brundrett, 2009; Smith & Read, 2008).

Además de encontrarse en todos los ecosistemas naturales, los HMA también están presentes y son de gran importancia en agroecosistemas asociados a diferentes especies de interés productivo, como cereales, especies forrajeras y árboles frutales (Brundrett, 1991).

Las hifas de HMA son capaces de explorar los microhábitats del suelo aumentando la adquisición de nutrientes poco móviles como el fósforo (P), como

principal beneficio para el crecimiento de las plantas. A cambio, el hongo recibe carbohidratos que son esenciales para la formación y el funcionamiento de las micorrizas lo que favorecerá indirectamente la absorción de fósforo (P) del suelo. Esta transferencia bidireccional de nutrientes entre los simbioses es clave en la interacción micorrícica (Ferrol et al., 2002; Smith & Read, 2008). Ocasionalmente las relaciones de costo-beneficio entre los simbioses pueden hacer variar las interacciones a lo largo del continuo mutualismo-parasitismo dependiendo de la especie y de la etapa de desarrollo del huésped, el genotipo fúngico y las condiciones ambientales (Johnson et al., 1997; Klironomos, 2003; Pezzani et al., 2006). En el mismo sentido Jiang et al. (2018) indican que en ecosistemas que no están limitados por fósforo (P) y son enriquecidos con nitrógeno (N) no solo cambia el tipo de interacción micorrícica sino también la estructura de la comunidad fúngica de HMA.

2.2.1.2 Micorrizas en pastizales

Las micorrizas arbusculares están presentes en ecosistemas de pastizal ya que la mayoría de las especies herbáceas que conforman estos ecosistemas muestran estas asociaciones. Del total de la biomasa microbiana del suelo, el micelio extraradical de los hongos micorrizógenos constituye entre un 20 y 30% (Leake et al., 2004). Según Miller y Kling (2000) las hifas extraradicales, esporas y exudados (glomalina) en conjunto constituyen hasta un 15% de la reserva de carbono orgánico del suelo en sistemas de pastizales. En experimentos de largo plazo, en ecosistemas de pastizales naturales, se observó que existe una correlación positiva entre la abundancia de HMA y la formación y estabilidad de los agregados del suelo (Rillig & Mummey, 2006), así como también para el almacenamiento subterráneo de C y N orgánico, lo que demuestra la importancia de estos microorganismos para el ecosistema (Wilson et al., 2009). Entre otros beneficios que las micorrizas arbusculares pueden aportar a las plantas esta la absorción de varios otros elementos como N, Cu, Fe, K y Zn (Smith & Read, 1997), la resistencia a patógenos (Fitter & Garbaye, 1994; Newsham et al., 1995) y a condiciones extremas como la sequía (Allen, 1983; Augé, 2001; Harris-Valle et al., 2011; Mullah et al., 2019; Smith et al., 2010). Además, son de gran importancia en la estructuración de las comunidades vegetales al aumentar la diversidad y productividad de las plantas en los ecosistemas terrestres (Allen, 1983; Grime et al., 1987; Van Der Heijden et al., 2008).

2.2.2 HONGOS SEPTADOS OSCUROS

Los hongos de este grupo presentan hifas con septos regulares y con paredes desde hialinas hasta pigmentadas. Las hifas crecen dentro y entre las células de la epidermis, de la corteza y, a veces, del tejido vascular de las raíces. Las especies que

tienen las paredes de las hifas pigmentadas se llaman hongos septados oscuros (DSE). Los DSE se asocian con más de 600 especies vegetales y parecen no tener especificidad de huésped, ya que se han aislado de especies de plantas no micorrizógenas y de plantas micorrizógenas (Mandyam & Jumpponen, 2005). Al ser capaces de asociarse tanto con vegetación leñosa como herbácea, se encuentran en una amplia variedad de ambientes, incluido bosques y pastizales templados, y así logran coexistir con endo- y ectomicorrizas. Sin embargo, se cree que están más adaptados que los HMA a ambientes extremos, ya que presentan mayor abundancia en ambientes fríos y hostiles, a altas elevaciones y latitudes, y en hábitats inundados y acuáticos. Los DSE cumplen múltiples roles en la planta hospedera, y pueden generar tanto efectos negativos como positivos. Ciertos estudios sugieren que pueden llegar a formar asociaciones mutualistas con las plantas hospederas, siendo algunas de las funciones benéficas: mejorar la captación de nitrógeno (N) y fósforo (P), aumentar la absorción de agua y aumentar la tolerancia al estrés biótico y abiótico (Addy et al, 2005; Lugo et al., 2018).

2.3 MICORRIZAS Y HONGOS SEPTADOS OSCUROS EN PASTIZALES DE URUGUAY

En Uruguay trabajos previos han reportado la presencia de micorrizas arbusculares en especies de gramíneas nativas del campo natural (del Pino et al., 2021; García et al., 2016, 2017, 2019; Parodi & Pezzani, 2011) así como también de hongos septados oscuros en suelos de campo natural (Clavero, 2022; Terra, 2021). Los estudios sobre micorrizas han encontrado que tanto las especies que componen el pastizal, el manejo del pastoreo y la fertilización producen una respuesta diferencial en las interacciones con hongos micorrizógenos. Gramíneas con metabolismo fotosintético C4 en relación al tipo C3 presentaron mayores niveles de colonización (Parodi & Pezzani, 2011). En relación a los efectos del pastoreo, la gramínea *Mnesithea selloana* mostró una tendencia a una mayor colonización por HMA bajo pastoreo que en situación de exclusión al pastoreo, mientras que, en el caso de otra especie también gramínea, *Paspalum dilatatum*, no se observaron diferencias (García et al., 2019). En esta última especie, García et al. (2019) encontraron que la presencia de estructuras características de HMA (arbúsculos, ovillos y vesículas) indicaría respuestas diferenciales en relación a los diferentes componentes del pastoreo (defoliación selectiva, deyecciones y pisoteo). La colonización micorrícica total y por arbúsculos no se vio afectada por ningún componente antes mencionado; la colonización por ovillos se vio afectada positivamente por la selectividad y negativamente por las deyecciones, en tanto que el pisoteo afectó negativamente la presencia de vesículas (García et al., 2019). Esto podría indicar que

la importancia relativa de cada componente del pastoreo sobre las micorrizas podría afectar el resultado global del pastoreo sobre esta interacción. Los efectos de la fertilización, particularmente la adición de fósforo mostró efectos negativos sobre la micorrización de gramíneas nativas tanto en pastizales del este de Uruguay (García et al., 2016) así como en pastizales de la región del Basalto (del Pino et al., 2021), y dicho efecto dependió de la estación del año, siendo mayor en verano. Este efecto llegó a reducir a la mitad la presencia de micorrizas en plantas de parcelas fertilizadas con dosis altas de fósforo (P) en relación al campo natural sin fertilizar (del Pino et al., 2021). Recientemente se ha observado que las micorrizas pueden jugar un rol en la invasión de los pastizales debido al efecto negativo sobre la micorrización de especies nativas del pastizal (S. García, comunicación personal, octubre de 2024).

Se ha estudiado el potencial micorrícico y de hongos septados oscuros en suelos de pastizales de Uruguay. Dicho potencial es un indicador de la densidad de inóculo en el suelo y por lo tanto determinante de la actividad micorrícica y de los septados oscuros. Clavero (2022) encontró un comportamiento contrapuesto entre ambos grupos de hongos al comparar el potencial de suelos de campo natural y suelo de mejoramientos de campo natural (con agregado de leguminosas no nativas y fósforo) en la región del Basalto: mayor potencial micorrícico en campo natural y mayor potencial de septados oscuros en los suelos de los mejoramientos. En otro estudio Terra (2021) encontró que el potencial micorrícico y de septados oscuros fue mayor en un sitio de campo natural en restauración (previamente forestado por 7 años) comparado con un campo natural adyacente que no fue forestado. Esto podría representar una ventaja para la recuperación de la vegetación del pastizal luego de la perturbación que generó la forestación.

2.4 EFECTOS DEL FUEGO EN PASTIZALES DEL RÍO DE LA PLATA

Los pastizales del Río de la Plata se destacan como una de las áreas más vastas de pastizales templados sub-húmedos en el mundo, abarcando aproximadamente 700,000 km², que se extienden entre los 28° y 38° de latitud sur. Esta extensa región comprende el centro-este de Argentina, todo el territorio de Uruguay y el sur de Brasil (Dixon et al., 2014; Oyarzabal et al., 2020; Soriano et al., 1991). En los pastizales del Río de la Plata los efectos del fuego han sido evaluados en las distintas sub-regiones propuestas por Soriano et al. (1991). Si bien actualmente existe un número creciente de antecedentes del impacto del fuego sobre la vegetación en los pastizales del Río de la Plata, aún no existen respuestas generalizadas (L. López-Mársico, comunicación personal, 25 de setiembre de 2024). En los Campos Sulinos (Rio Grande do Sul, Brasil)

el fuego y el pastoreo son perturbaciones necesarias para la conservación del pastizal y han evitado que se desarrollen especies leñosas (Oliveira & Pillar, 2004; Overbeck et al., 2005). Se ha observado también que un incremento inicial en la riqueza de especies se pierde a medida que transcurre el tiempo desde la última quema (Beal-Neves et al., 2020; Ferreira & Pitaluga, 2001; Joner et al., 2021). En la pampa inundable (Buenos Aires, Argentina) la quema en pajonales de *Paspalum quadrifarium* no solo facilita el acceso del ganado al pastizal, sino que también puede ocasionar un cambio en la composición de especies y un aumento en la diversidad de especies (Juan et al., 2000). Sin embargo, ese cambio en la composición vegetal se debe a un incremento en la cobertura de especies exóticas (Juan et al., 2000; Littera, 1997; Littera et al., 2003). En la Pampa Mesopotámica (Entre Ríos, Argentina) se ha observado que las especies de arbustos características de la región muestran respuestas contrastantes ante los incendios (Biganzoli et al., 2009; Galíndez et al., 2009). Mientras que para una especie como *Baccharis dracunculifolia*, un incendio puede resultar letal, otras especies como *Baccharis medulosa* y *Acanthostyles buniifolius* tienen la capacidad de rebrotar tras el evento de quema (Galíndez et al., 2009).

En Uruguay, la frecuencia de incendios es baja debido a que el pastoreo por ganado doméstico reduce la biomasa vegetal y fragmenta la conectividad de los incendios (Bernardi et al., 2016). Sin embargo, en algunas regiones, el fuego se utiliza como herramienta de manejo para controlar especies arbustivas o pajonales (Royo Pallarés et al., 2005). A través de quemas de campo, asincrónicas y parcheadas los productores ganaderos temporariamente reducen la abundancia de especies poco palatables que acumulan grandes cantidades de restos secos en pie, y fomentan el rebrote tierno de mejor calidad forrajera (Berretta, 2006; López-Mársico, Lezama et al., 2019; Rosengurt, 1979; Royo Pallarés et al., 2005). En la región Sierras del Este, la especie de gramínea C_4 *Saccharum angustifolium*, conocida como "paja estrelladora", es dominante y su gran tamaño y capacidad para acumular biomasa muerta en pie la hacen susceptible al fuego (López-Mársico, Lezama et al., 2024). Después de la quema, la "paja estrelladora" rebrota rápidamente y las áreas quemadas, generalmente menores a 0.5 ha, son evidentes en el paisaje (Bruzzone, 2019). El fuego puede modificar la estructura vegetal, aumentar la riqueza de especies y disminuir la cobertura de especies dominantes (López-Mársico et al., 2021). Aunque no se ha observado una respuesta positiva de germinación en relación con los principales estímulos del fuego, es decir, el choque térmico y el humo (López-Mársico, Lezama et al., 2019), se ha demostrado que un gran número de especies, presentes en el conjunto local de especies, colonizan rápidamente los vacíos de suelo desnudo (Cuello et al., 2020). A medida que aumenta

el tiempo desde el último incendio, la biomasa muerta en pie de la gramínea dominante se acumula, impide el establecimiento de otras especies mediante la exclusión competitiva y causa una disminución en la riqueza de especies (López-Mársico et al., 2021). Después del fuego, el índice de vegetación normalizado (un estimador de la productividad primaria) ha mostrado una rápida recuperación y los sitios quemados pueden tener valores incluso superiores a los no quemados (Bruzzone, 2019).

2.5 MICORRIZAS Y HONGOS SEPTADOS OSCUROS EN RESPUESTA AL FUEGO

Existe relativamente poca información acerca del efecto del fuego sobre los hongos endófitos radiculares y las asociaciones que éstos establecen con las plantas. Sabemos también que las plantas presentan diferente respuesta al fuego, cabe preguntarse entonces si esa respuesta está de alguna forma vinculada a la presencia de endófitos radiculares.

El efecto directo del fuego sobre los propágulos de HMA depende de la intensidad, duración y frecuencia de la perturbación (Hartnett et al., 2004). Aguilar-Fernández et al. (2009) reportaron que quemas controladas no tuvieron impacto significativo sobre la colonización en raíces por micorrizas arbusculares en un ecosistema de bosque tropical seco en México. Según estos autores esto se debe a la baja conductividad térmica del suelo y la rápida combustión de la vegetación herbácea (Aguilar-Fernández et al., 2009).

3 MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 SITIO DE ESTUDIO

La zona del Paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos (PPQC), ubicada en el departamento de Treinta y Tres, está incluida en la región geomorfológica Sierras del Este (e Isla Cristalina de Rivera) (Figura 3). Esta región, con una superficie aproximada de 2,5 millones de hectáreas, corresponde al 14,4% del territorio nacional siendo la que presenta la mayor energía de relieve del país (Panario, 1988). Comprende una gran diversidad de tipos de suelos, predominando los superficiales y muy superficiales con alto contenido de gravilla y pedregosos. La precipitación promedio anual acumulada para los últimos 10 años fue de 1318 mm y la temperatura promedio anual para el mismo período fue de 17 °C, con un máximo mensual promedio de 23 °C en enero y un mínimo mensual promedio de 11 °C en julio (Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria [INIA], 2018). El 65 % de la superficie de la región corresponde a pastizales naturales (Baeza et al., 2019). La ganadería extensiva de bovinos y ovinos es la actividad más importante en la región realizada por productores ganaderos privados (Bianco & Lapetina, 2013).

Figura 3.

Localización geográfica del sitio de estudio



Nota. Sitio de estudio (estrella) dentro de la región geomorfológica Sierras del Este (en gris) en Uruguay. Tomado de Cuello et al. (2020).

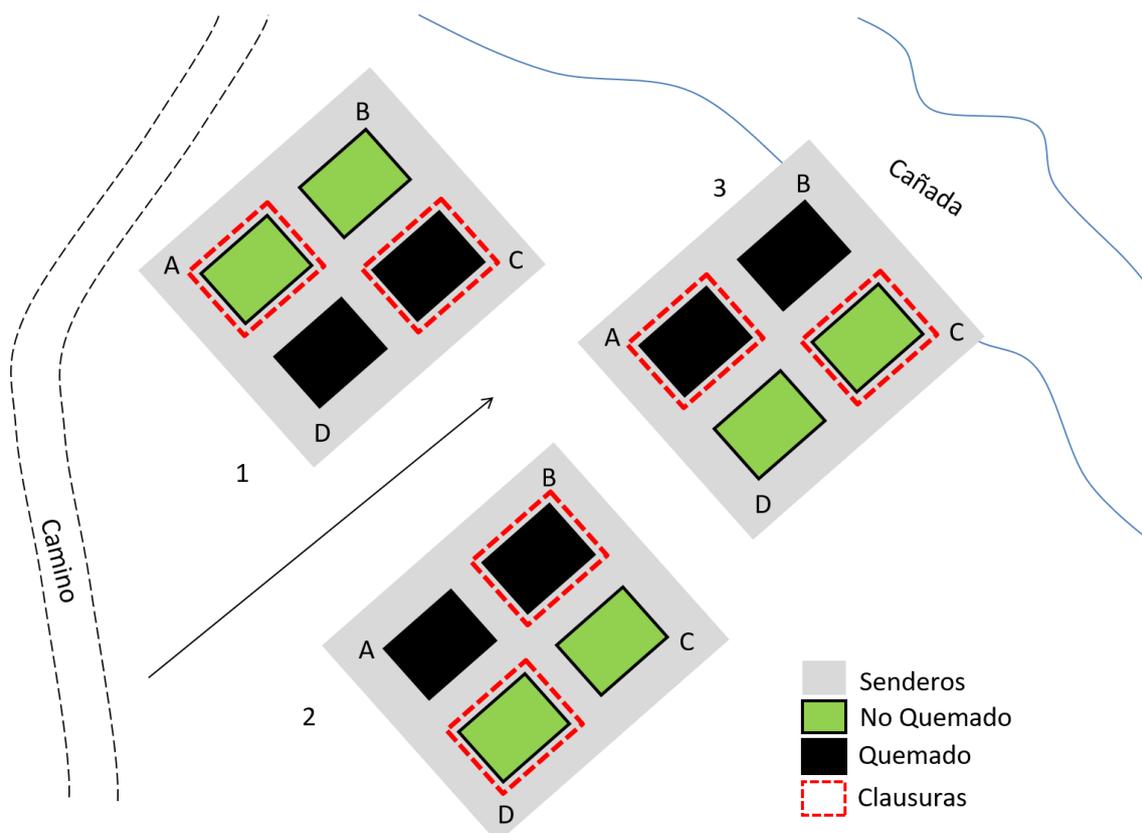
3.2 DISEÑO EXPERIMENTAL

En octubre (primavera) de 2014 se instaló un experimento de interacción quema-pastoreo para evaluar sus efectos sobre la vegetación en una zona dominada por la gramínea formadora de maciegas *Saccharum angustifolium* (López-Mársico, Lezama et al., 2024). Se realizaron quemas previstas en 2014 y 2018, la carga animal se estimó en 0,35 UG. El experimento presentó un diseño de bloques parcialmente al azar, con tres bloques separados por al menos 100 m entre ellos. Cada bloque comprendió cuatro parcelas con una superficie de 300 m² las cuales estuvieron separadas por senderos cortafuegos de 10 m de ancho. Cada parcela constituyó un tratamiento que surgió de la combinación de dos niveles de factores pastoreo y quema: pastoreado no quemado (PA-NQ), clausurado no quemado (CL-NQ), pastoreado quemado (PA-Q) y clausurado quemado (CL-Q).

Dado que este estudio se plantea como una continuación del trabajo de López-Mársico (2020) se utilizó el mismo sistema de bloques y parcelas de tratamientos (Figura 4), con ciertas modificaciones. Para este estudio se utilizaron 2 bloques y, dentro de ellos, tres parcelas que representan los tratamientos: clausurado no quemado [aquí llamado C; CL-NQ en López-Mársico (2020)], pastoreado quemado [aquí llamado PQ, cuya quema se realizó en octubre de 2018; PA-Q en López-Mársico (2020)] y pastoreado quemado reciente [aquí llamado PQR porque estas parcelas tuvieron una quema en agosto de 2019; PA-NQ en López-Mársico (2020)]. No se analizó en este estudio el tratamiento clausurado quemado [CL-Q en López-Mársico (2020)].

Figura 4.

Diseño del experimento quema – pastoreo ubicado en la zona del Paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos y Sierras del Yermal.



Nota. Se observan los tres bloques numerados del 1 al 3 y los distintos tratamientos en parcelas de 300 m² y separadas por senderos cortafuego. Tomado de López-Mársico (2020).

3.3 TRABAJO DE CAMPO

El trabajo de campo fue realizado los días 23 y 24 de octubre de 2019, dos meses después de la quema del tratamiento PQR. Se colectaron y analizaron raíces de cinco especies con diferente respuesta al fuego: tolerante, sensible y favorecida. Esta respuesta ha sido valorada en observaciones y relevamientos de campo donde se evaluó la abundancia de las especies en zonas expuestas a la quema

Las cinco especies son nativas y perennes. Las mismas fueron seleccionadas debido a que son comunes en el sitio de área de estudio y a que presentan su respuesta diferencial al fuego. La especie *S. angustifolium* es una gramínea formadora de maciegas, con metabolismo fotosintético C₄, es la especie más abundante en la zona de estudio (aprox. 70% de cobertura) y tiene la capacidad de rebrotar luego del fuego (tolerante) (Figura 8; Tabla 1). La especie *Acanthostyles buniifolius* es un arbusto ampliamente distribuido en todo el país y rebrota inmediatamente luego del fuego

(tolerantes) (Figura 7; Tabla 1). La especie *Solidago chilensis* se observó exclusivamente en las áreas que fueron excluidas del pastoreo y que no fueron quemadas, por lo que se la categorizó como una especie sensible (Figura 9; Tabla 1). Las especies *Hypoxis decumbens* y *Stenachaenium megapotamicum* aumentaron su frecuencia de aparición luego de ocurridas las quemas experimentales, por los que se las clasificó como favorecidas (Figuras 5 y 6; Tabla 1).

Tabla 1.

Características de las especies vegetales seleccionadas

Especie	Familia	Características de las plantas	Ciclo de vida	Respuesta a la quema
<i>Hypoxis decumbens</i>	Hypoxidaceae	Hierba baja con estructura subterránea (bulbo)	Perenne	Favorecida
<i>Stenachaenium megapotamicum</i>	Asteraceae	Hierba erecta con estructura subterránea	Perenne	Favorecida
<i>Acanthostyles buniifolius</i>	Asteraceae	Arbusto	Perenne	Tolerante
<i>Saccharum angustifolium</i>	Poaceae	Gramínea formadora de maciegas	Perenne	Tolerante
<i>Solidago chilensis</i>	Asteraceae	Hierba erecta con estructura subterránea	Perenne	Sensible

Nota. Adaptado de Rosengurtt (1979).

Figura 5.

Hypoxis decumbens



Nota. Tomado de Royal Botanic Gardens, Kew. (s.f.).

Figura 6.

Stenachaenium megapotamicum



Nota. Tomado de Andrés (2011).

Figura 7.

Acanthostyles buniifolius



Nota. *Acanthostyles buniifolius* (L. López-Mársico, comunicación personal, setiembre de 2023).

Figura 8.

Saccharum angustifolium



Nota. Tomado de Welker (2020).

Figura 9.

Solidago chilensis



Nota. Tomado de *Solidago chilensis* (s.f.).

Se recorrió cada parcela procurando una distancia prudencial entre individuos de las distintas especies para asegurarse que las raíces pertenecieran a individuos diferentes. De cada una de las especies se colectaron 5 individuos, utilizando palas de mano, en cada uno de los tres tratamientos (C, PQ y PQR) y en cada bloque. Por lo tanto, se colectaron un total de 150 muestras (5 individuos * 5 especies * 3 tratamientos * 2 bloques). En cada planta se obtuvieron las raíces de un diámetro de hasta 2mm. Las raíces fueron acondicionadas en recipientes con vinagre (ácido acético) para su traslado al laboratorio, para analizar posteriormente sus raíces en busca de estructuras de hongos micorrizógenos y septados oscuros.

3.4 TRABAJO DE LABORATORIO

En el laboratorio, las raíces fueron lavadas y aclaradas en una solución de KOH al 10 %. Luego fueron teñidas con una solución de azul de tripano al 0,05% a través del método propuesto por Koske y Gemma (1989). Finalmente fueron conservadas en lactoglicerol hasta su procesamiento. Las raíces de las distintas especies difieren en diversas características como ser tipo, diámetro, grado relativo de lignificación, lo que determinó diferente duración del proceso en cada paso.

Para su observación, de cada individuo se tomaron 30 segmentos de raíces de 1 cm de largo. Los segmentos se montaron de a 10 en portaobjetos (3 portaobjetos por muestra) contabilizando un total de 450 portaobjetos (3 p.obj.*150 individuos). Las observaciones fueron realizadas a un máximo de 40x utilizando un microscopio Nikon modelo Eclipse E100.

En cada segmento se hicieron tres observaciones: dos en los extremos y una en la parte central cubriendo un total de 90 observaciones por individuo (90 obs*150 ind = 13500).

En cada observación se registró la presencia/ausencia de las principales estructuras que forman las micorrizas arbusculares: hifas, arbusculos, ovillos, vesículas. También se registró la presencia/ausencia de hongos septados oscuros (DSE).

Se calculó la colonización de la raíz para cada una de las estructuras observadas de la siguiente forma:

$$\text{Colonización de la estructura (\%)} = \frac{N^{\circ} \text{ campos con presencia de la estructura}}{N^{\circ} \text{ total de campos observados}}$$

donde *N° campos con presencia de la estructura* representa la presencia de cada una de las estructuras arriba mencionadas (hifas, arbusculos, ovillos, vesículas, DSE); y *N° total de campos observados* fue el número total de observaciones (máximo=90).

Para determinar la presencia de micorrizas se calculó la variable colonización micorrícica total que resulta del porcentaje de campos en los cuales se observó alguna de las estructuras antedichas sobre el número total de campos observados.

3.5 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Para evaluar si la quema afectó la presencia de las diferentes estructuras de los HMA (objetivo específico i), la presencia de DSE (objetivo específico ii), y si la presencia de estos hongos (HMA y DSE) y sus estructuras estuvo relacionada con la respuesta diferencial conocida de las especies a la quema (objetivo específico iii), se analizó la ocurrencia de cada estructura usando modelos lineales generalizados (Crawley, 2007) implementados en el software R (version 3.5.1; R Core Team 2018).

Estos modelos fueron construidos utilizando los individuos como unidad de muestreo, siendo el logaritmo de la proporción de ocurrencia de cada estructura por individuo la variable de respuesta. Los modelos fueron del tipo logit quasibinomial, la familia quasi-binomial se ajustó porque los datos presentaron sobredispersión (Crawley, 2007). Se construyeron cinco modelos diferentes de acuerdo a las proporciones de las cinco variables de respuesta: colonización micorrícica total, colonización por vesículas, colonización por ovillos, colonización por arbusculos, y colonización por hongos septados oscuros (DSE). Los cinco modelos tuvieron como variables predictivas tratamiento (C, PQ y PQR) y especies (HD, SM, SA, AB, SC) modeladas como interacción, con la fórmula:

$$\text{logit}(\text{proporción de la estructura}) \sim (\text{tratamiento} * \text{especie}, (\text{familia} = \text{quasibinomial}))$$

El contraste de efectos entre tratamientos por especie para cada modelo fue estimado utilizando el paquete “emmeans” implementado en R (Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means, Version: 1.6.2-1, <https://cran.r-project.org/web/packages/emmeans/>).

4. RESULTADOS

En todas las especies y en todos los tratamientos se registraron micorrizas, así como también hongos septados oscuros. Las 5 especies presentaron altos valores de presencia de micorrizas en sus raíces (superior a 80%) y en todas se pudieron observar estructuras típicas de los hongos micorrizógenos arbusculares: hifas, vesículas, arbusculos y ovillos (Figuras 10, 11, 12, 13 y Anexo A). La presencia de estructuras de hongos septados oscuros, particularmente hifas, también fue importante en todas las especies (Figura 14 y Anexo A). La interacción especie*tratamiento fue significativa en las variables colonización micorrícica total, colonización por arbusculos, colonización por vesículas y la colonización por septados oscuros; la colonización por ovillos no presentó diferencias entre tratamientos (Tabla 2).

Tabla 2.

Resumen de contrastes entre tratamientos por especie enmicorrizas (colonización total y por estructuras) y hongos septados oscuros (DSE).

Especie	Micorrizas (%)	Arbúsculos (%)	Ovillos (%)	Vesículas (%)	DSE (%)
<i>Hypoxis decumbens</i> (F)	NS	PQ > PQR	NS	NS	NS
<i>Stenachaenium megapotamicum</i> (F)	NS	PQ > PQR	NS	C y PQ > PQR	C Y PQ > PQR
<i>Acanthostyles buniifolius</i> (T)	C > PQ y PQR	NS	NS	C > PQ y PQR	C > PQ > PQR
<i>Saccharum angustifolium</i> (T)	NS	C > PQ	NS	NS	C > PQ
<i>Solidago chilensis</i> (S)	PQ y PQR > C	PQ > PQR > C	NS	PQ > C	PQ > C y PQR

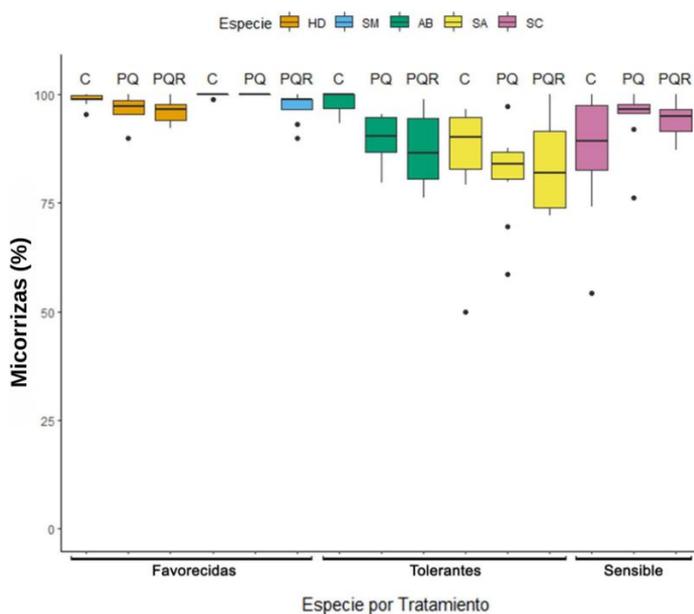
Nota. Se señalan aquellos contrastes que fueron significativos. NS indica que no hubo diferencias significativas entre ningún tratamiento. Tratamientos: C (Clausura), PQ (Pastoreado y Quemado), PQR (Pastoreado y Quemado Reciente). Tipo de respuesta a la quema: F (favorecida), T (tolerante); S (sensible).

4.1 MICORRIZAS

Las especies favorecidas por el fuego, *H. decumbens* y *S. megapotamicum*, mostraron la mayor presencia de micorrizas en sus raíces, independientemente del tratamiento la colonización micorrícica osciló entre 96,3 y 100% (Tabla 2 y Anexo A; Figura 10). En cuanto a las especies tolerantes al fuego, la colonización micorrícica en *A. buniifolius* fue significativamente mayor en el tratamiento control que en cualquiera de los tratamientos de quema. Mientras que la otra especie tolerante, *S. angustifolium*, no presentó diferencias significativas entre tratamientos (Tabla 2 y Anexo A; Figura 10) En tanto la especie sensible al fuego (*S. chilensis*) presentó una colonización micorrícica significativamente mayor en los tratamientos de quema que en el control (aprox. 95% vs 87% respectivamente; Tabla 2 y Anexo A; Figura 10).

Figura 10.

Presencia de micorrizas arbusculares (colonización total, %) por tratamiento y por especie considerando su respuesta al fuego.

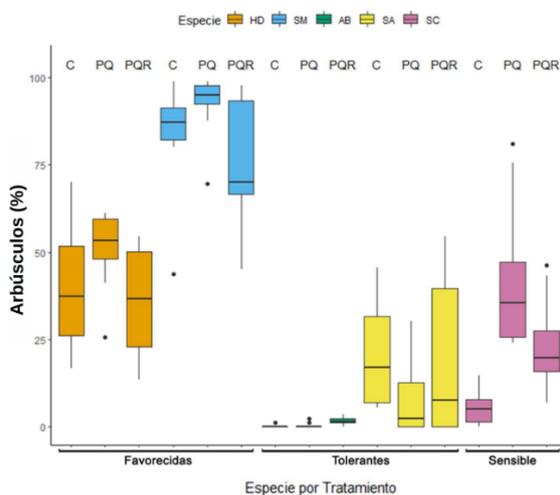


Nota. Tratamientos: C (Clausura), PQ (Pastoreado y Quemado), PQR (Pastoreado y Quemado Reciente). Especies: HD: *H. decumbens*; SM: *S. megapotamicum*; AB: *A. buniifolius*; SA: *S. angustifolium*; SC *S. chilensis*. Se representa la mediana de los datos (línea oscura en medio de las cajas), límites superior e inferior del 50% de los datos (límites de las cajas) y valores máximo y mínimo de los datos (barras de error), puntos externos: valores atípicos.

En cuanto a la presencia de arbuscúlos, las especies favorecidas por el fuego *H. decumbens* y *S. megapotamicum* mostraron los mayores porcentajes de colonización por estas estructuras de intercambio en relación a las demás especies y además *S. megapotamicum* mostró mayor presencia de arbuscúlos que *H. decumbens* en general (Anexo A; Figura 11). Ambas especies mostraron ser igualmente afectadas en relación a esta variable micorrícica por los tratamientos evaluados, siendo significativamente más frecuentes en los tratamientos de quema (PQ) que en los de quema reciente (PQR) (Tabla 2; Figura 11). En las especies tolerantes, la colonización por arbuscúlos fue baja para ambas especies, aunque particularmente menor en *A. buniifolius* (Anexo A; Figura 11). Esta especie no mostró efecto significativo debido a los tratamientos, a diferencia de *S. angustifolium*, en la que la presencia de arbuscúlos fue significativamente mayor en el tratamiento sin quema y sin pastoreo (19,8%; Tabla 2; Figura 11). La especie sensible al fuego (*S. chilensis*) presentó valores de colonización por arbuscúlos significativamente mayores en el tratamiento de quema PQ que en los demás, siendo el control el tratamiento con menor presencia de estas estructuras (Tabla 2; Figura 11)

Figura 11.

Presencia de arbuscúlos de hongos micorrizógenos arbusculares (%) por tratamiento y por especie considerando su respuesta al fuego.

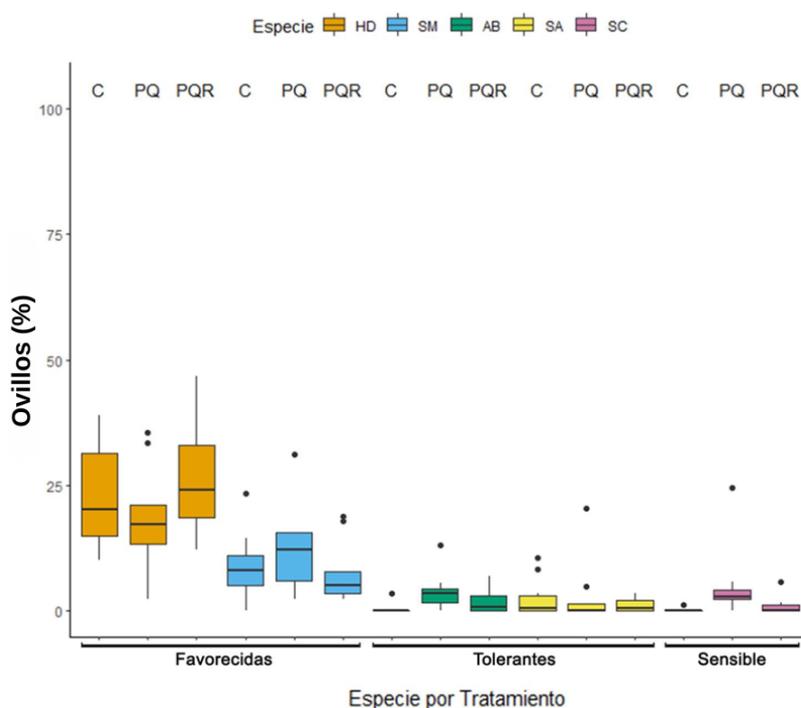


Nota. Tratamientos: C (Clausura), PQ (Pastoreado y Quemado), PQR (Pastoreado y Quemado Reciente). Especies: HD: *H. decumbens*; SM: *S. megapotamicum*; AB: *A. buniifolius*; SA: *S. angustifolium*; SC *S. chilensis*. Se representa la mediana de los datos (línea oscura en medio de las cajas), límites superior e inferior del 50% de los datos (límites de las cajas) y valores máximo y mínimo de los datos (barras de error), puntos externos: valores atípicos.

Ninguna especie mostró efecto de los tratamientos en la presencia de ovillos y todas presentaron muy baja presencia de este tipo de estructuras de intercambio micorrízico, excepto la especie favorecida *H. decumbens* que fue la que presentó el mayor valor con un máximo de 27% (Anexo A, Figura 12).

Figura 12.

Presencia de ovillos de hongos micorrizógenos arbusculares (%) por tratamiento y por especie considerando su respuesta al fuego.

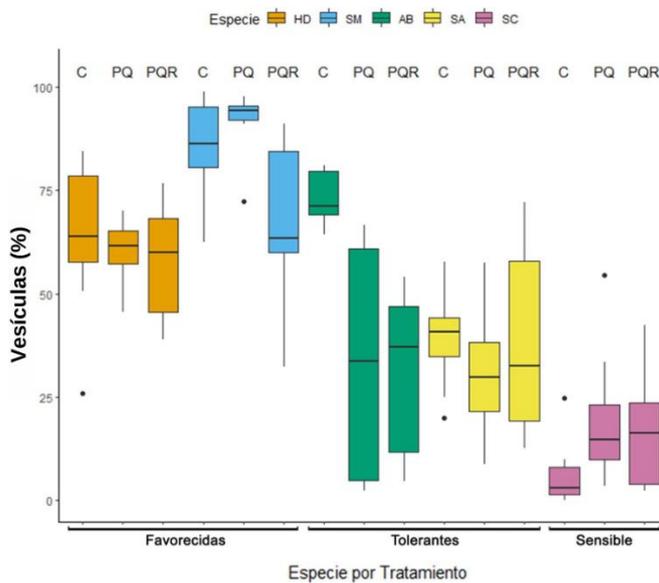


Nota. Tratamientos: C (Clausura), PQ (Pastoreado y Quemado), PQR (Pastoreado y Quemado Reciente). Especies: HD: *H. decumbens*; SM: *S. megapotamicum*; AB: *A. buniifolius*; SA: *S. angustifolium*; SC *S. chilensis*. Se representa la mediana de los datos (línea oscura en medio de las cajas), límites superior e inferior del 50% de los datos (límites de las cajas) y valores máximo y mínimo de los datos (barras de error), puntos externos: valores atípicos.

Finalmente, la presencia de vesículas fue muy variable entre especies. Entre aquellas favorecidas por el fuego, *H. decumbens* no mostró efecto significativo de los tratamientos sobre la presencia de vesículas, mientras que *S. megapotamicum* mostró una mayor abundancia de estas estructuras en los tratamientos control y quema PQ (sin diferencias entre ambos tratamientos) que en el tratamiento de quema reciente PQR (Tabla 2 y Anexo A; Figura 13). *S. angustifolium*, una de las especies tolerantes, no mostró efecto de los tratamientos, a diferencia de *A. buniifolius*, en la cual la colonización por vesículas fue significativamente mayor en las parcelas sin quema (73,3%; Tabla 2 y Anexo A; Figura 13). La especie sensible (*S.chilensis*) fue la que presentó la menor presencia de vesículas en comparación con las otras especies. Además, fue significativamente mayor en el tratamiento de quema (PQ) que en los demás, (Tabla 2; Figura 13).

Figura 13.

Presencia de vesículas de hongos micorrizógenos arbusculares (%) por tratamiento y por especie considerando su respuesta al fuego.



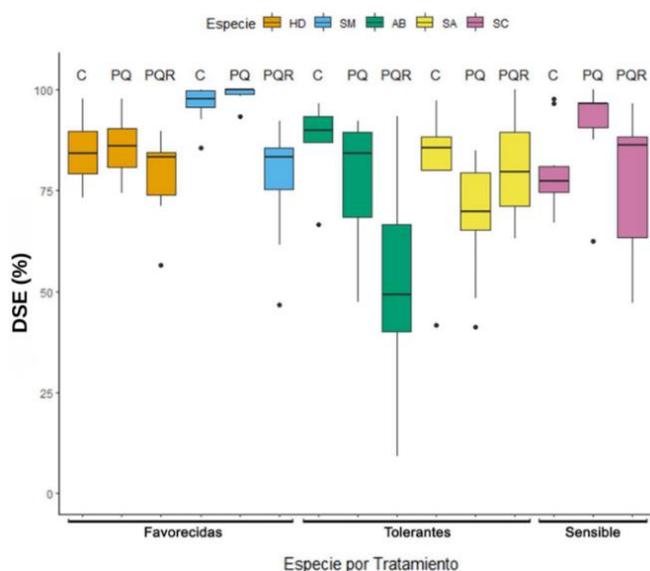
Nota. Tratamientos: C (Clausura), PQ (Pastoreado y Quemado), PQR (Pastoreado y Quemado Reciente). Especies: HD: *H. decumbens*; SM: *S. megapotamicum*; AB: *A. buniifolius*; SA: *S. angustifolium*; SC *S. chilensis*. Se representa la mediana de los datos (línea oscura en medio de las cajas), límites superior e inferior del 50% de los datos (límites de las cajas) y valores máximo y mínimo de los datos (barras de error), puntos externos: valores atípicos.

4.2 HONGOS SEPTADOS OSCUROS

La presencia de estructuras de estos otros hongos radicalres también presentó diferencias entre especie y tratamientos. En cuanto a las especies favorecidas por el fuego, *S. megapotamicum* fue la especie con mayor presencia de DSE en comparación con las demás. Esta especie presentó un mayor porcentaje de colonización por DSE en los tratamientos control y quema (PQ), sin diferencias significativas entre ellos, que en el tratamiento de quema reciente (PQR; Tabla 2; Figura 14). *H. decumbens* también presentó una alta presencia de DSE, pero sin diferencias significativas entre tratamientos (Tabla 2; Figura 14). Las especies tolerantes (*S. angustifolium* y *A. buniifolius*) mostraron una respuesta similar ya que ambas presentaron significativamente mayor presencia de DSE en las parcelas sin quema (control) que en los tratamientos de quema (Tabla 2; Figura 14). La especie sensible (*S. chilensis*) presentó una colonización por DSE significativamente mayor en el tratamiento de quema (PQ) que respecto al control (C) y al tratamiento de quema reciente (PQR) (Tabla 2; Figura 14).

Figura 14.

Presencia de hongos endófitos septados oscuros (DSE, %) por tratamiento y por especie considerando su respuesta al fuego.



Nota. Tratamientos: C (Clausura), PQ (Pastoreado y Quemado), PQR (Pastoreado y Quemado Reciente). Especies: HD: *H. decumbens*; SM: *S. megapotamicum*; AB: *A. buniifolius*; SA: *S. angustifolium*; SC *S. chilensis*. Se representa la mediana de los datos (línea oscura en medio de las cajas), límites superior e inferior del 50% de los datos (límites de las cajas) y valores máximo y mínimo de los datos (barras de error), puntos externos: valores atípicos.

5 DISCUSIÓN

Este trabajo evidenció que el pastoreo y la quema controlada de pastizales afectaron las interacciones de las plantas con microorganismos del suelo, particularmente hongos formadores de micorrizas y hongos septados oscuros. Además, se pudo observar que dicho efecto estuvo asociado con la respuesta y la identidad de la especie vegetal frente a la quema. Este experimento permitió constatar la presencia de micorrizas arbusculares y hongos septados oscuros en las cinco especies de campo natural que fueron estudiadas y en todos los tratamientos. Es el primer trabajo a nivel nacional que busca identificar el efecto de la quema controlada, y su interacción con el pastoreo, sobre las asociaciones de las plantas con hongos a nivel radicular. Asimismo, es un aporte novedoso al momento de ser considerado el empleo del fuego como herramienta de manejo por los productores ganaderos y para tener en cuenta por las autoridades del paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos y Sierras del Yermal. Una de las limitantes del presente estudio es no haber incluido el tratamiento clausurado al pastoreo y quemado por limitantes logísticos para su muestreo y posterior procesamiento. En situaciones productivas dicha situación es la menos frecuente lo cual fue decisivo al momento de tener que descartar uno de los tratamientos.

La utilización del fuego como herramienta de manejo en pastizales sujetos a pastoreo puede resultar ventajosa (Fuhlendorf et al., 2009; Laterra et al., 2003). Se ha observado que el fuego libera espacio y eso permite que un gran número de especies vegetales puedan colonizar los parches generados (Overbeck et al., 2005). En sitios recientemente quemados hay un incremento de especies y un aumento en la ocupación horizontal del suelo por parte de la vegetación (con mayor potencial de enraizamiento por área de suelo). Las áreas quemadas pueden mantener por más tiempo estos valores de cobertura del estrato basal ocupado con plantas, si además de quemadas, son pastoreadas (Fuhlendorf et al., 2009; López-Mársico, Lezama et al., 2024). Otros estudios han observado que la biomasa de raíces es mayor en áreas pastoreadas que en áreas excluidas de pastoreo (López-Mársico et al., 2015; López-Mársico, Oyarzabal et al., 2024). Por lo tanto, una mayor densidad de raíces podría ofrecer una mayor posibilidad de colonización para hongos radiculares, especialmente para los que forman interacciones micorrícicas. Este hecho junto con los resultados observados en esta tesis, en cinco especies que experimentaron quemas, sugiere que las quemas controladas, si bien afectan las interacciones planta – microorganismos, permitieron mantener dichas interacciones. En el trabajo realizado por Dooley y Treseder (2012) se presenta un meta-análisis de estudios de campo en diferentes biomas acerca del efecto

del fuego sobre la masa microbiana. Si bien la abundancia de hongos en promedio se redujo 47,6 %, este efecto estuvo estrechamente relacionado al tipo de bioma no siendo significativo en el caso de pastizales (Dooley & Treseder, 2012). En Uruguay se ha observado que, quemados con una frecuencia de entre tres y cinco años, han permitido mantener la diversidad y fisonomía de los ecosistemas dominados por vegetación herbácea (López-Mársico, Lezama et al., 2024). Sería interesante estudiar el rol que podrían tener las micorrizas en mantener dicha diversidad vegetal.

De acuerdo con lo planteado en el primer objetivo específico de este trabajo, se pudo observar una alta presencia de micorrizas en todas las especies y en todos los tratamientos, con una ocurrencia superior al 80% de colonización de las raíces. La presencia de micorrizas fue afectada por el fuego y el pastoreo: en general en situación de clausura al pastoreo y sin quema hubo una tendencia a presentar más micorrizas que en los tratamientos con quema y pastoreo, aunque este efecto no siempre fue significativo y fue diferente según la especie vegetal analizada (Tabla 2; Anexo A, Fig. 10). Los resultados también fueron diferentes a aquellos hallados en un estudio previo, realizado en pastizales del suroeste de la Provincia de Buenos Aires, donde se evaluó el efecto de la defoliación luego de una quema controlada sobre la colonización micorrízica y atributos radicales en tres gramíneas, no encontrándose respuesta sobre la variable colonización micorrízica (Ithurrart et al., 2018).

Se observó una tendencia a una mayor colonización en pastoreado y quemado respecto a pastoreado y quemado reciente lo que podría deberse a la liberación y el aumento en niveles de nutrientes luego de la quema que estarían afectando negativamente la micorrización en este último tratamiento, efecto que iría disminuyendo con el paso del tiempo.

Las especies favorecidas por el fuego (*S. megapotamicum* y *H. decumbens*), es decir, aquellas que aumentaron su presencia o cobertura con las quemados, presentaron un patrón idéntico en cuanto a la presencia de micorrizas en general y de arbuscúlos, con los mayores registros en estas dos variables. Además, *H. decumbens* mostró los mayores registros de presencia de ovillos (sin diferencias significativas entre los tratamientos). Ambas especies mantuvieron alta presencia de micorrizas en sus raíces a pesar de la quema y además mostraron una mayor presencia de arbuscúlos en las parcelas en las que la quema ocurrió hace un año comparado con la quema reciente (2 meses antes del muestreo). Es importante considerar que las estructuras de intercambio entre hongos micorrizógenos y las plantas (arbuscúlos y ovillos) son muy efímeras, esto es, duran pocos días y por lo tanto su observación es menos frecuente, a diferencia de

las hifas y las vesículas (Smith & Read, 2008). Este resultado permite suponer que la interacción en estas especies es muy activa y que probablemente las micorrizas expliquen en parte la respuesta de estas especies a la quema. Otro factor para tener en cuenta es que ambas especies de plantas poseen estructuras subterráneas de reserva (Tabla 1), lo que también puede influir en la respuesta favorable luego de la quema al poder contar con esas reservas de energía para el rebrote. Una diferencia entre ambas especies se observó al analizar la presencia de vesículas de los hongos micorrizógenos arbusculares. En *H. decumbens* esta variable no fue afectada por los tratamientos mientras que en *S. megapotamicum* se encontraron menos vesículas en las parcelas recientemente quemadas. Las vesículas representan estructuras de reserva de los hongos por lo que la quema podría afectar en el corto plazo al simbionte fúngico en el caso de *S. megapotamicum*.

Las especies tolerantes a la quema, es decir, aquellas que tienen la capacidad de rebrotar inmediatamente luego de ser quemadas, respondieron de manera diferente en cuanto a la presencia de micorrizas en sus raíces. *A. buniifolius* presentó mayor colonización de micorrizas y presencia de vesículas en el tratamiento clausurado y no quemado en relación a los tratamientos con quema y pastoreo. En esta especie, además, la presencia de estructuras de intercambio (ovillos y arbusculos) fue muy baja y no difirió significativamente entre tratamientos. Mientras que en el caso de *S. angustifolius*, la otra especie tolerante a la quema, la única variable que mostró diferencias entre tratamientos fue la presencia de arbusculos, siendo afectada negativamente luego de la quema, pero mostrando valores similares al tratamiento sin quema luego de un año de que esta ocurriera. La presencia de estas estructuras de intercambio fue muy superior en relación a la otra especie tolerante a la quema. Una posible explicación de esta diferencia entre estas dos especies podría ser que *S. angustifolium* es una especie herbácea (aunque formadora de matas) que puede generar raíces finas muy cercanas a la superficie del suelo (directamente de los macollos), mientras que *A. buniifolius* es un arbusto con raíces leñosas superficiales y generación de raíces finas más profundas. Trabajos previos han mostrado que la biomasa de raíces en la porción más superficial del suelo es mayor en áreas pastoreadas, dominadas por especies herbáceas que, en áreas excluidas de pastoreo, dominadas por especies leñosas (López-Mársico et al., 2015). Teniendo en cuenta que la metodología de muestreo empleada para obtener las raíces para el estudio de micorrizas abarca los primeros 10 cm de suelo, es probable que en el caso de *S. angustifolium* se hayan podido obtener más cantidad de raíces finas que es donde se pueden encontrar las estructuras micorrícicas.

La especie sensible frente a la quema, es decir, aquella para la que fue detectada una disminución poblacional luego de un evento de quema, presentó un patrón diferente al de los otros agrupamientos ya que en el tratamiento sin quema (C) presentó los menores valores de micorrización. *S. chilensis* presenta órganos subterráneos de reserva (Tabla 1), y los resultados permiten sugerir que se asociaría a micorrizas para asegurar su presencia en este tipo de ecosistemas manejados con fuego. Sería necesarios evaluar la respuesta de otras especies sensible al fuego para saber si la respuesta observada en *S. chilensis* es debido a su sensibilidad al fuego o a características propias de la especie.

Los resultados registrados en este estudio sugieren que el empleo de quemas controladas de pastizales, realizadas por parte de los productores ganaderos en un régimen como el establecido, permitirían la permanencia de la simbiosis micorrícica arbuscular en la comunidad vegetal. Esto podría relacionarse con el hecho de que micorrizas y plantas han co-evolucionado a lo largo de 450 millones de años (Saparrat et al., 2020; Smith & Read, 2008), por otro lado, hace unos 400 millones de años el fuego viene siendo un factor determinante en la estructuración y el diseño de ecosistemas inflamables entre los que se encuentran los pastizales (Scott, 2018; Scott et al., 2014). Se podría suponer entonces que en esta clase de ecosistemas también los hongos formadores de micorrizas arbusculares y sus interacciones con las plantas hospederas presentes han co-evolucionado con el fuego como una perturbación más o menos frecuente. Sin embargo, es importante diferenciar entre la dinámica de los incendios naturales que originalmente marcaron esas grandes líneas de evolución y la dinámica de los eventos de quema a los que están expuestos actualmente los pastizales en el contexto de la producción agropecuaria.

Si bien se observó una alta colonización por hongos septados oscuros en todas las especies y tratamientos, con ocurrencia superior al 50% en todos los casos, se registraron en general mayores variaciones en la presencia de estos microorganismos que en la de micorrizas (Tabla 2; Figura 14; Anexo A). Además, a diferencia de los HMA, los DSE en general presentaron una asociación más débil con el tipo de respuesta a la quema de sus hospederos. Solo en la especie sensible a la quema (*S. chilensis*) pudo observarse una respuesta similar a lo que ocurrió con las micorrizas: la presencia de DSE fue significativamente mayor en el tratamiento de quema cuando esta ocurrió hace un año (PQ). Si bien no es clara aun la función de estos hongos en las plantas, podría sugerirse que en esta especie esta interacción podría también contribuir a asegurar su presencia en este tipo de ecosistemas manejados con fuego. Esto se sustenta en el

hecho de que la asociación de estos hongos con plantas se ha reportado con mayor frecuencia en condiciones extremas, lo que sugiere que los DSE juegan un papel crucial en la tolerancia o resistencia a ambientes adversos, como suelos secos o pobres en nutrientes (Mandyam & Jumpponen, 2005).

No se encontraron antecedentes que hayan estudiado el efecto de la quema sobre los DSE en pastizales por lo que este es el primer trabajo que lo reporta. Al igual que en este estudio, en Uruguay se ha registrado una alta presencia de estos hongos co-existiendo con micorrizas arbusculares en otras especies de los pastizales, así como también en forma de propágulos en el suelo (Clavero, 2022; Terra, 2021). Cabría esperar que al igual que las micorrizas la presencia de estos hongos se vea afectada por la intensidad, la duración y la frecuencia de la quema.

6 CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

Este es el primer trabajo que estudia en Uruguay los efectos de la quema y el pastoreo en pastizales sobre microorganismos del suelo que forman interacciones con las plantas. Futuros trabajos podrían enfocarse en analizar los efectos de la quema sobre el potencial micorrícico del suelo (banco de esporas y de otros propágulos de los HMA) así como profundizar el conocimiento de los hongos septados oscuros y sus interacciones con las plantas. Asimismo, sería interesante conocer la respuesta al fuego de otro elenco de especies muy frecuentes y abundantes en los pastizales como gramíneas con diferente metabolismo fotosintético (C3 y C4) y que, de acuerdo con trabajos previos, presentan importante presencia de micorrizas (García et al. 2016, 2019; Parodi & Pezzani, 2011). Finalmente, otro aspecto interesante a evaluar es la respuesta al fuego de gramíneas considerando su respuesta al pastoreo (crecientes y decrecientes) (Rodríguez et al., 2003) y el rol que podrían tener las interacciones con hongos endófitos en dichas respuestas.

7 BIBLIOGRAFÍA

- Addy, H. D., Piercey, M. M., & Currah, R. S. (2005). Microfungal endophytes in roots. *Canadian Journal of Botany*, 83(1), 1-13. <https://doi.org/10.1139/b04-171>
- Aguilar-Fernández, M., Jaramillo, V. J., Varela-Fregoso, L., & Gavito, M. E. (2009). Short-term consequences of slash-and-burn practices on the arbuscular mycorrhizal fungi of a tropical dry forest. *Mycorrhiza*, 19, 179-186. <https://doi.org/10.1007/s00572-009-0229-2>
- Allen, M. F. (1983). Formation of Vesicular-Arbuscular Mycorrhizae in *Atriplex Gardneri* (Chenopodiaceae): Seasonal Response in a Cold Desert. *Mycologia*, 75(5), 773-776. <https://doi.org/10.1080/00275514.1983.12023753>
- Andrés, G. (2011). *Stenachaenium megapotamicum*. Asteraceae. Fotos de flora nativa y adventicias de Uruguay. <https://floranativadeuruguay.blogspot.com/search?q=stenachaenium>
- Archibald, S., Lehmann, C. E., Gómez-Dans, J. L., & Bradstock, R. A. (2013). Defining pyromes and global syndromes of fire regimes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(16), 6442-6447. <https://doi.org/10.1073/pnas.1211466110>
- Augé, R. M. (2001). Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza*, 11, 3-42. <https://doi.org/10.1007/s005720100097>
- Baeza, S., Rama, G., & Lezama, F. (2019). Cartografía de los pastizales naturales en las regiones geomorfológicas de Uruguay predominantemente ganaderas. Ampliación y actualización. En A. Altesor, L. López-Mársico, & J. M. Paruelo (Eds.), *Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales II* (pp. 27-47). INIA.
- Beal-Neves, M., Chiarani, E., Ferreira, P. M. A., & Fontana, C. S. (2020). The role of fire disturbance on habitat structure and bird communities in South Brazilian Highland Grasslands. *Scientific Reports*, 10(1), Artículo 19708. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-76758-z>

- Bernardi, R. E., Holmgren, M., Arim, M., & Scheffer, M. (2016). Why are forests so scarce in subtropical South America? The shaping roles of climate, fire and livestock. *Forest Ecology and Management*, 363, 212-217. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.12.032>
- Berretta, E. J. (2006). *Country Pasture/Forage Resource Profiles: Uruguay*. FAO.
- Bianco, A., & Lapetina, J. (2013). *Prácticas ganaderas recomendadas para el manejo y conservación de pastizales naturales: Paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos*. MVOTMA.
- Biganzoli, F., Wiegand, T., & Batista, W. B. (2009). Fire-mediated interactions between shrubs in a South American temperate savannah. *Oikos*, 118(9), 1383-1395. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17349.x>
- Bond, W. J. (2008). What limits trees in C4 grasslands and savannas? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39(1), 641-659. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173411>
- Bond, W. J., & Keeley, J. E. (2005). Fire as a global 'herbivore': The ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(7), 387-394. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.04.025>
- Brundrett, M. C. (1991). Mycorrhizas in natural ecosystems. *Advances in Ecological Research*, 21, 171-313. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60099-9](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60099-9)
- Brundrett, M. C. (2009). Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: Understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant and Soil*, 320, 37-77. <https://doi.org/10.1007/s11104-008-9877-9>
- Bruzzone, L. (2019). *Evento de quemas en pastizales de Sierras del Este: Una caracterización basada en sensores* [Trabajo final de grado]. Universidad de la República.
- Buisson, E., Le Stradic, S., Silveira, F. A., Durigan, G., Overbeck, G. E., Fidelis, A., Fernandes, G. W., Bond, W. J., Hermann, J.-M., Mahy, G., Alvarado, S. T., Zalouimis, N. P., & Veldman, J. W. (2019). Resilience and restoration of tropical and subtropical grasslands, savannas, and grassy woodlands. *Biological Reviews*, 94(2), 590-609. <https://doi.org/10.1111/brv.12470>

- Chapin, F. S., Matson, P. A., & Vitousek, P. (2011). *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer.
- Cheney, P., & Sullivan, A. (2008). *Grassfires: Fuel, weather and fire behavior*. CSIRO Publishing.
- Chuvieco, E. (2009). *Earth observation of wildland fires in Mediterranean ecosystems*. Springer.
- Clavero, L. (2022). *Efecto de los mejoramientos extensivos de campo natural sobre el potencial micorrízico del suelo* [Trabajo final de grado]. Universidad de la República.
- Crawley, M. J. (2007). *The R Book*. John Wiley & Sons.
<https://doi.org/10.1002/9780470515075>
- Cuello, N., López-Mársico, L., & Rodríguez, C. (2020). Field burn versus fire-related cues: germination from the soil seed bank of a South American temperate grassland. *Seed Science Research*, 30(3), 206-214.
<https://doi.org/10.1017/S0960258520000288>
- del Pino, A., Lezama, F., Pezzani, F., & Parodi, G. (2021). Persistencia de efectos a largo plazo de la fertilización fosfatada y la introducción de leguminosas en pastizales del Uruguay. *Agriscientia*, 38(1), 99-109.
<https://doi.org/10.31047/1668.298x.v38.n1.26856>
- Dixon, A. P., Faber-Langendoen, D., Josse, C., Morrison, J., & Loucks, C. J. (2014). Distribution mapping of world grassland types. *Journal of Biogeography*, 41(11), 2003-2019. <https://doi.org/10.1111/jbi.12381>
- Dooley, S. R., & Treseder, K. K. (2012). The effect of fire on microbial biomass: A meta-analysis of field studies. *Biogeochemistry*, 109, 49-61.
<https://doi.org/10.1007/s10533-011-9633-8>
- Durigan, G. (2020). Zero-fire: Not possible nor desirable in the Cerrado of Brazil. *Flora*, 268, Artículo 151612. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2020.151612>

- Ferreira, G., & Pitaluga, O. (2001). Respuestas físicas y económicas de diferentes propuestas tecnológicas para las principales zonas ganaderas. En D. Risso & E. Berretta (Eds.), *Tecnologías forrajeras para sistemas ganaderos de Uruguay* (pp. 161-182). INIA. <http://www.ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/8694/1/bd-76-p.161-182.pdf>
- Ferrol, N., Barea, J. M., & Azcon-Aguilar, C. (2002). Mechanisms of nutrient transport across interfaces in arbuscular mycorrhizas. *Plant and Soil*, 244(1), 231-237. <https://doi.org/10.1023/A:1020266518377>
- Fidelis, A. (2020). Is fire always the “bad guy”? *Flora*, 268, Artículo 151611. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2020.151611>
- Fidelis, A., Müller, S. C., Pillar, V. D., & Pfadenhauer, J. (2010). Population biology and regeneration of forbs and shrubs after fire in Brazilian Campos grasslands. *Plant Ecology*, 211, 107-117. <https://doi.org/10.1007/s11258-010-9776-z>
- Fitter, A. H., & Garbaye, J. (1994). Interactions between mycorrhizal fungi and other soil organisms. *Plant and Soil*, 159(1), 123-132. <https://doi.org/10.1007/BF00000101>
- Fuhlendorf, S. D., Engle, D. M., Kerby, J. A. Y., & Hamilton, R. (2009). Pyric herbivory: Rewilding landscapes through the recoupling of fire and grazing. *Conservation Biology*, 23(3), 588-598. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.01139.x>
- Galíndez, G., Biganzoli, F., Ortega-Baes, P., & Scopel, A. L. (2009). Fire responses of three co-occurring Asteraceae shrubs in a temperate savanna in South America. *Plant Ecology*, 202, 149-158. <https://doi.org/10.1007/s11258-008-9537-4>
- García, S., Pezzani, F., Lezama, F., & Paruelo, J. M. (2019). Los componentes del pastoreo afectan de forma diferencial las micorrizas en *Paspalum dilatatum* Poir. *Ecología Austral*, 29(2), 164-173. <https://doi.org/10.25260/EA.19.29.2.0.802>
- García, S., Pezzani, F., Rodríguez, A., & del Pino, A. (2016). Micorrizas en gramíneas nativas: Efecto de la fertilización fosfatada a largo plazo. *Agrociencia (Uruguay)*, 20(1), 7-16. <https://doi.org/10.31285/AGRO.20.1.2>

- García, S., Pezzani, F., & Rodríguez-Blanco, A. (2017). Long-term phosphorus fertilization effects on arbuscular mycorrhizal fungal diversity in Uruguayan grasses. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 17(4), 1013-1027. <https://doi.org/10.4067/S0718-95162017000400013>
- Grime, J. P., Mackey, J. M. L., Hillier, S. H., & Read, D. J. (1987). Floristic diversity in a model system using experimental microcosms. *Nature*, 328(6129), 420-422. <https://doi.org/10.1038/328420a0>
- Harris-Valle, C., Esqueda, M., Valenzuela-Soto, E., & Castellanos, A. (2011). Tolerancia a sequía y salinidad en *Cucurbita pepo* var. *pepo* asociada con hongos micorrízicos arbusculares del desierto sonorense. *Agrociencia*, 45(8), 959-970. <http://www.scielo.org.mx/pdf/agro/v45n8/v45n8a8.pdf>
- Hartnett, D. C., Potgieter, A. F., & Wilson, G. W. (2004). Fire effects on mycorrhizal symbiosis and root system architecture in southern African savanna grasses. *African Journal of Ecology*, 42(4), 328-337. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.2004.00533.x>
- Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria. (2018). *Banco de datos agroclimáticos*. <http://www.inia.org.uy/online/site/gras.php>
- Ithurrart, L. S., Busso, C. A., Torres, Y. A., Peláez, D. V., Giorgetti, H. D., Rodriguez, G. D., & Ambrosino, M. L. (2018). Root traits and arbuscular mycorrhiza on perennial grasses exposed to defoliation after a controlled burning. *Phyton*, 87, 51-59. <http://hdl.handle.net/11336/86604>
- Jiang, S., Liu, Y., Luo, J., Qin, M., Johnson, N. C., Öpik, M., Vasar, M., Chai, Y., Zhou, X., Mao, L., Du, G., An, L., & Feng, H. (2018). Dynamics of arbuscular mycorrhizal fungal community structure and functioning along a nitrogen enrichment gradient in an alpine meadow ecosystem. *New Phytologist*, 220(4), 1222-1235. <https://doi.org/10.1111/nph.15112>
- Johnson, N. C., Graham, J. H., & Smith, F. A. (1997). Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum. *The New Phytologist*, 135(4), 575-586. <http://www.jstor.org/stable/2558989>
- Joner, F., Giehl, E. L., & Pillar, V. D. (2021). Functional and taxonomic alpha and beta diversity responses to burning grasslands in southern Brazil. *Journal of Vegetation Science*, 32(4), Artículo e13060. <https://doi.org/10.1111/jvs.13060>

- Juan, V. F., Monterroso, L., Sacido, M. B., & Cauhépé, M. A. (2000). Postburning legume seeding in the Flooding Pampas, Argentina. *Journal of Range Management*, 53(3), 300-304. <https://doi.org/10.2307/4003436>
- Keeley, J. E., Pausas, J. G., Rundel, P. W., Bond, W. J., & Bradstock, R. A. (2011). Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits. *Trends in Plant Science*, 16(8), 406-411. <https://digital.csic.es/bitstream/10261/43109/1/JGPausas08.pdf>
- Kin, A. G., Suárez, C. E., Chirino, C. C., Ávila, P. L., & Morici, E. F. (2016). Impact of heat on seed germination of three perennial grasses in the semiarid region in Central Argentina. *Australian Journal of Botany*, 64(5), 451-455. <https://doi.org/10.1071/BT15238>
- Klironomos, J. N. (2003). Variation in plant response to native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi. *Ecology*, 84(9), 2292-2301. <https://doi.org/10.1890/02-0413>
- Korb, J., Johnson, N., & Covington, W. (2003). Arbuscular mycorrhizal propagule densities respond rapidly to ponderosa pine restoration treatments. *Journal of Applied Ecology*, 40, 101-110. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2003.00781.x>
- Koske, R. E., & Gemma, J. N. (1989). A modified procedure for staining roots to detect VA mycorrhizas. *Mycological Research*, 92(4), 486-488. [https://doi.org/10.1016/S0953-7562\(89\)80195-9](https://doi.org/10.1016/S0953-7562(89)80195-9)
- Laterra, P. (1997). Post-burn recovery in the Flooding Pampa: Impact of an invasive legume. *Journal of Range Management Archives*, 50(3), 274-277. <https://journals.uair.arizona.edu/index.php/jrm/article/viewFile/9215/8827>
- Laterra, P., Vignolio, O. R., Hidalgo, L., Fernández, O. N., Cauhépé, M. A., & Maceira, N. (1998). Dinámica de pajonales de paja colorada (*Paspalum* spp.) manejados con fuego y pastoreo en la Pampa deprimida argentina. *Ecotrópicos*, 11(2), 141-149. https://www.researchgate.net/publication/286632215_Dinamica_de_pajonales_de_paja_colorada_Paspalum_spp_manejados_con_fuego_y_pastoreo_en_La_Pampa_Deprimida_Argentina
- Laterra, P., Vignolio, O. R., Linares, M. P., Giaquinta, A., & Maceira, N. (2003). Cumulative effects of fire on a tussock pampa grassland. *Journal of Vegetation Science*, 14(1), 43-54. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02126.x>

- Leake, J., Johnson, D., Donnelly, D., Muckle, G., Boddy, L., & Read, D. (2004). Networks of power and influence: The role of mycorrhizal mycelium in controlling plant communities and agroecosystem functioning. *Canadian Journal of Botany*, 82(8), 1016-1045. <https://doi.org/10.1139/b04-060>
- López-Mársico, L. (2020). *Efecto del fuego sobre la vegetación y variables ambientales en pastizales de sierras del este, Uruguay* [Disertación doctoral]. Universidad de la República.
- López-Mársico, L., Altesor, A., Oyarzabal, M., Baldassini, P., & Paruelo, J. M. (2015). Grazing increases below-ground biomass and net primary production in a temperate grassland. *Plant and Soil*, 392, 155-162. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2452-2>
- López-Mársico, L., Farías-Moreira, L., Lezama, F., Altesor, A., & Rodríguez, C. (2019). Light intensity triggers different germination responses to fire-related cues in temperate grassland species. *Folia Geobotanica*, 54, 53-63. <https://doi.org/10.1007/s12224-019-09336-5>
- López-Mársico, L., Lezama, F., & Altesor, A. (2019). ¿Qué sabemos sobre los efectos del fuego en pastizales? En A. Altesor, L. López-Mársico, & J. M. Paruelo (Eds.), *Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de los pastizales II* (pp. 97-107). INIA. https://www.researchgate.net/publication/332130748_Que_s_abemos_sobre_los_efectos_del_fuego_en_pastizales
- López-Mársico, L., Lezama, F., & Altesor, A. (2021). Heterogeneity decreases as time since fire increases in a South American grassland. *Applied Vegetation Science*, 24(1), Artículo e12521. <https://doi.org/10.1111/avsc.12521>
- López-Mársico, L., Lezama, F. & Altesor, A. (2024). Fire and grazing interaction in a subhumid grassland: Effects on a dominant tussock grass. *Applied Vegetation Science*, 27(3), Artículo e12795. <https://doi.org/10.1111/avsc.12795>
- López-Mársico, L., Oyarzabal, M., Altesor, A., & Paruelo, J. M. (2024). Grazing exclusion reduces below-ground biomass of temperate subhumid grasslands of South America: A meta-analysis and a database. *Austral Ecology*, 49, Artículo e13304. <https://doi.org/10.1111/aec.13304>

- Lugo, M. A., Menoyo, E., Allione, L. R., Negritto, M. A., Henning, J. A., & Anton, A. M. (2018). Arbuscular mycorrhizas and dark septate endophytes associated with grasses from the Argentine Puna. *Mycologia*, 110(4), 654-665. <https://doi.org/10.1080/00275514.2018.1492846>
- Mandyam, K., & Jumpponen, A. (2005). Seeking the elusive function of the root-colonising dark septate endophytic fungi. *Studies in Mycology*, 53(1), 173-189. <https://www.ingentaconnect.com/contentone/wfbi/sim/2005/00000053/00000001/art00013?crawler=true&mimetype=application/pdf>
- Miller, R. G., Tangney, R., Enright, N. J., Fontaine, J. B., Merritt, D. J., Ooi, M. K., Ruthrof, K. X., & Miller, B. P. (2019). Mechanisms of fire seasonality effects on plant populations. *Trends in Ecology & Evolution*, 34(12), 1104-1117. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.07.009>
- Miller, R. M., & Kling, M. (2000). The importance of integration and scale in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Plant and Soil*, 226, 295-309. <http://dx.doi.org/10.1023/A:1026554608366>
- Mullath, S. K., Błaszowski, J., Govindan, B. N., Al Dhaheri, L., Symanczik, S., & Al-Yahya'ei, M. N. (2019). Organic farming practices in a desert habitat increased the abundance, richness, and diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. *Emirates Journal of Food and Agriculture*, 31(12), 969-979. <https://doi.org/10.9755/ejfa.2019.v31.i12.2057>
- Newsham, K. K., Fitter, A. H., & Watkinson, A. R. (1995). Arbuscular Mycorrhiza Protect an Annual Grass from Root Pathogenic Fungi in the Field. *Journal of Ecology*, 83(6), 991-1000. <https://doi.org/10.2307/2261180>
- Oehl, F., Sieverding, E., Palenzuela, J., Ineichen, K., & da Silva, G. A. (2011). Advances in Glomeromycota taxonomy and classification. *IMA Fungus*, 2, 191-199. <https://doi.org/10.5598/imafungus.2011.02.02.10>
- Oliveira, J. M., & Pillar, V. D. (2004). Vegetation dynamics on mosaics of Campos and Araucaria forest between 1974 and 1999 in Southern Brazil. *Community Ecology*, 5, 197-202. <https://doi.org/10.1556/ComEc.5.2004.2.8>
- Overbeck, G. E., Müller, S. C., Pillar, V. D., & Pfadenhauer, J. (2005). Fine-scale post-fire dynamics in southern Brazilian subtropical grassland. *Journal of Vegetation Science*, 16(6), 655-664. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02408.x>

- Overbeck, G. E., Müller, S. C., Pillar, V. D., & Pfadenhauer, J. (2006). No heat-stimulated germination found in herbaceous species from burned subtropical grassland. *Plant Ecology*, 184, 237-243. <https://doi.org/10.1007/s11258-005-9068-1>
- Oyarzabal, M., Andrade, B., Pillar, V. D., & Paruelo, J. (2020). Temperate subhumid grasslands of southern South America. En M. I. Goldstein & D. A. DellaSala (Eds.), *Encyclopedia of the World's Biomes* (pp. 577-593). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-409548-9.12132-3>
- Panario, D. (1988). *Geomorfología del Uruguay*. Universidad de la República. https://www.researchgate.net/publication/267210334_Geomorfologia_del_Uruguay_Propuesta_de_un_marco_estructural_y_un_esquema_de_evolucion_del_modelado_del_relieve_uruguayo
- Parodi, G., & Pezzani, F. (2011). Micorrizas arbusculares en dos gramíneas nativas de Uruguay en áreas con y sin pastoreo. *Agrociencia (Uruguay)*, 15(2), 1-10. <https://doi.org/10.31285/AGRO.15.587>
- Pausas, J. G., Bradstock, R. A., Keith, D. A., & Keeley, J. E. (2004). Plant functional traits in relation to fire in crown-fire ecosystems. *Ecology*, 85(4), 1085-1100. <https://doi.org/10.1890/02-4094>
- Pezzani, F., Montaña, C., & Guevara, R. (2006). Associations between arbuscular mycorrhizal fungi and grasses in the successional context of a two-phase mosaic in the Chihuahuan Desert. *Mycorrhiza*, 16, 285-295. <https://doi.org/10.1007/s00572-006-0044-y>
- Prober, S. M., Thiele, K. R., & Lunt, I. D. (2007). Fire frequency regulates tussock grass composition, structure and resilience in endangered temperate woodlands. *Austral Ecology*, 32(7), 808-824. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2007.01762.x>
- Rillig, M. C., & Mummey, D. L. (2006). Mycorrhizas and soil structure. *New Phytologist*, 171(1), 41-53. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01750.x>
- Rodríguez, C., Leoni, E., Lezama, F., & Altesor, A. (2003). Temporal trends in species composition and plant traits in natural grasslands of Uruguay. *Journal of Vegetation Science*, 14(3), 433-440. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02169.x>

- Rodríguez, R. J., White, Jr, J. F., Arnold, A. E., & Redman, A. R. A. (2009). Fungal endophytes: Diversity and functional roles. *New phytologist*, 182(2), 314-330. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02773.x>
- Rosendahl, S. (2008). Communities, populations and individuals of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 178(2), 253-266. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02378.x>
- Rosengurtt, B. (1979). *Tablas de comportamiento de las especies de plantas de campos naturales en el Uruguay*. Universidad de la República. https://eva.interior.udelar.edu.uy/pluginfile.php/27283/mod_resource/content/1/Tabla%20de%20comportamiento.pdf
- Royal Botanic Gardens, Kew. (s.f.). *Hypoxis decumbens* L. Plants of the World Online. <https://powo.science.kew.org/taxon/urn:lsid:ipni.org:names:65385-1/images>
- Royo Pallarés, O., Berretta, E. J., & Maraschin, G. E. (2005). The South American campos ecosystem. En J. M. Suttie, S. G. Reynolds, & C. Batello (Eds.), *Grasslands of the world* (pp. 171-179). FAO. <http://www.ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/6168/1/The-South-American-Berretta-2005.pdf>
- Rundel, P. W., Arroyo, M. T., Cowling, R. M., Keeley, J. E., Lamont, B. B., Pausas, J. G., & Vargas, P. (2018). Fire and plant diversification in Mediterranean-climate regions. *Frontiers in Plant Science*, 9, Artículo 851. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00851>
- Saparrat, M. C. N., Ruscitti, M. F., & Arango, M. C. (2020). *Micorrizas arbusculares. Biología y aplicaciones en el sector agro-forestal*. Editorial de la Universidad de La Plata. <https://doi.org/10.35537/10915/99599>
- Schüssler, A., Schwarzott, D., & Walker, C. (2001). A new fungal phylum, the Glomeromycota: Phylogeny and evolution. *Mycological Research*, 105(12), 1413-1421. <https://doi.org/10.1017/S0953756201005196>
- Scott, A. C. (2018). *Burning planet: The story of fire through time*. Oxford University Press.
- Scott, A. C., Bowman, D. M., Bond, W. J., Pyne, S. J., & Alexander, M. E. (2014). *Fire on earth: An introduction*. Wiley-Blackwell.

- Smith, S. E., Facelli, E., Pope, S., & Andrew Smith, F. (2010). Plant performance in stressful environments: Interpreting new and established knowledge of the roles of arbuscular mycorrhizas. *Plant and Soil*, 326, 3-20.
<https://doi.org/10.1007/s11104-009-9981-5>
- Smith, S. E., & Read, D. J. (1997). *Mycorrhizal Symbiosis* (2nd ed.). Academic Press.
- Smith, S. E., & Read, D. J. (2008). *Mycorrhizal symbiosis* (3rd ed.). Academic Press.
- Solidago chilensis*. (s.f.). Psamofila: Semillas nativas. <https://psamofila.com/solidago-chilensis-2/>
- Soriano, A., León, R. J. C., Sala, O. E., Lavado, R. S., Deregibus, V. A., Cauhépé, M. A., Scaglia, O. A., Velásquez, C. A., & Lemcoff, J. H. (1991). Río de la Plata grasslands. En R. T. Coupland (Ed.), *Natural grasslands: Introduction and Western Hemisphere* (pp. 367-407). Elsevier.
- Terra, S. (2021). *Restauración de un pastizal post-forestación con pinos: Estudio del potencial micorrízico del suelo* [Trabajo final de grado]. Universidad de la República.
- Van Der Heijden, M. G., Bardgett, R. D., & Van Straalen, N. M. (2008). The unseen majority: Soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 11(3), 296-310. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01139.x>
- Welker, C. A. D. (2020). *Saccharum angustifolius*. Flora e Funga do Brasil. <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB106093>
- Wilson, D. (1995). Endophyte: The evolution of a term, and clarification of its use and definition. *Oikos*, 73, 274-276. <https://doi.org/10.2307/3545919>
- Wilson, G. W., Rice, C. W., Rillig, M. C., Springer, A., & Hartnett, D. C. (2009). Soil aggregation and carbon sequestration are tightly correlated with the abundance of arbuscular mycorrhizal fungi: Results from long-term field experiments. *Ecology Letters*, 12(5), 452-461. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01303.x>

Zobel, M., & Öpik, M. (2014). Plant and arbuscular mycorrhizal fungal (AMF) communities— which drives which? *Journal of Vegetation Science*, 25(5), 1133-1140. <https://doi.org/10.1111/jvs.12191>

8 ANEXOS

Anexo A.

Presencia de estructuras de micorrizas (promedios de porcentaje de colonización total y por estructuras) y de hongos septados oscuros (DSE, promedio de porcentaje de colonización).

Especie	Micorrizas (%)			Arbúsculos (%)			Ovillos (%)			Vesículas (%)			DSE (%)		
	C	PQ	PQR	C	PQ	PQR	C	PQ	PQR	C	PQ	PQR	C	PQ	PQR
<i>Hypoxis decumbens</i> (F)	98,8	96,8	96,3	39,3	51,1	36,3	22,5	18,7	27,0	63,9	60,8	58,0	84,9	85,8	79,2
<i>Stenachaenium megapotamicum</i> (F)	99,9	100	97,1	84,0	92,5	74,7	8,8	13,8	7,4	85,9	92,2	67,1	96,5	99,0	77,3
<i>Acanthostyles buniifolius</i> (T)	98,2	90,0	87,0	0,1	0,4	1,8	0,3	3,8	1,7	73,3	33,6	31,4	88,4	77,8	51,8
<i>Saccharum angustifolium</i> (T)	85,9	81,6	83,5	19,8	7,3	19,7	2,5	2,8	1,1	38,9	31,6	37,4	82,0	68,5	80,8
<i>Solidago chilensis</i> (S)	87,0	94,8	94,5	5,3	42,2	23,6	0,1	4,9	1,0	5,8	19,3	16,0	79,6	91,8	77,8

Nota. En negrita se muestran los valores que fueron significativamente mayores según los modelos. Tratamientos: C (Clausura), PQ (Pastoreado y Quemado), PQR (Pastoreado y Quemado Reciente). Tipo de respuesta a la quema: F (favorecida), T (tolerante); S (sensible)