

DINÁMICA DE LAS MICORRIZAS ARBUSCULARES EN DOS BOSQUES DE *AUSTROCEDRUS CHILENSIS* CON DIFERENTE ESTADO SANITARIO

SONIA FONTENLA*, NORA BACCALÁ* Y MARÍA HAVRYLENKO*

RESUMEN

El estudio de los bosques requiere de la integración de diferentes aspectos, destacándose la relación entre los organismos simbiotes y la sanidad forestal. Los bosques de *Austrocedrus chilensis* en Patagonia, están afectados por una enfermedad con severa defoliación y muerte de sus individuos. Se seleccionaron dos sitios: uno sano y otro enfermo, que presentaron diferencias en la pluviometría y en el tipo de procesos edáficos y vegetación acompañante. Ambos con una dominancia clara de la especie forestal y del tipo de micorrizas arbusculares. Se cuantificó la incidencia de la enfermedad, la dinámica estacional de las micorrizas arbusculares en *Austrocedrus chilensis* (frecuencia e intensidad de infección) y el número de esporas de micorrizas arbusculares en suelo.

El sitio enfermo presentó un aumento de la incidencia de la enfermedad del 28,6% en un año. La frecuencia de infección y el número de esporas, cuando se analizan los sitios en conjunto, presentaron un patrón estacional comparable entre ambos sitios y si bien el sitio enfermo mostró valores menores respecto al sano, las diferencias no fueron significativas. Por el contrario, cuando se analizaron los datos entre estaciones, el sitio enfermo presentó valores menores significativos en primavera en frecuencia e intensidad de infección. Momento en el que, al deterioro foliar y del sistema radical de los individuos enfermos, se suma el mayor requerimiento de fotosintatos estacional. Planteando que la severidad de este disturbio no modifica en forma conjunta la dinámica de micorrización arbuscular, pero sí se asocia con disminución de la infección micorrícica de la raíz en primavera.

Palabras clave: micorrizas arbusculares, *Austrocedrus chilensis*, secamiento de *Austrocedrus chilensis*, disturbios naturales, bosques nativos.

SUMMARY

An integrated view of different aspects concerning symbiont organisms and tree sanity is required in a forest study. Patagonian *Austrocedrus chilensis* woodlands are nowadays affected by a disease with a severe decline and mortality of their trees. One healthy and one unhealthy type places were selected for our work, on a clear basis of *A. chilensis* and arbuscular mycorrhizal fungi dominance. Both sites differ in annual rainfall data, edaphic process, and accompanying vegetation. The disease incidence rate, *A. chilensis* seasonal arbuscular mycorrhizal dynamic (infection frequency and intensity), and the soil spore number were determined.

* Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue. Dirección postal: Sonia Fontenla. CRUB. Universidad Nacional del Comahue. Calle Quintral 1250 (8400) S. C. de Bariloche, Río Negro, Argentina. E-mail: soniaf@crub.uncoma.edu.ar.

Recibido: 23/10/00.

Aceptado: 26/04/01.

The disease rate of the unhealthy place increased up to a 28.6% over one year. Arbuscular frequency and spore number of healthy and unhealthy places presented a similar season pattern of distribution, with lower and no significant values in unhealthy place. On the other hand, when data analysis between seasons was the case, the unhealthy place showed significant spring lower values about infection frequency and intensity. At this season, the major energy requirement and the aerial and root system deterioration of ill trees come together. This observation suggest that severe decline and mortality do not affect overall mycorrhizal dynamics of the unhealthy place, but surely it result in a pronounced decrease of its mycorrhizal spring infection.

Key words: arbuscular mycorrhizae, *Austrocedrus chilensis*, *Austrocedrus chilensis*' decline, natural disturbance, native forests.

INTRODUCCIÓN

Los bosques de *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Florin et Boutelje de Argentina, en su mayor parte, están afectados por un decaimiento, conocido como secamiento o mal del ciprés. Los síntomas aéreos son decoloración y secamiento foliar, con posterior defoliación. El sistema radical presenta dos tipos de alteraciones: una de ellas afecta a las raíces nutricias, que se encuentran ennegrecidas, quebradizas y secas; y otra en las raíces principales y parte del tronco con distintos tipos de pudriciones, causada por hongos Basidiomycetes (HAVRYLENKO *et al.* 1989; BARROETAVERÑA & RAJCHENBERG 1996).

No han sido determinadas hasta el presente, las causas que provocan este decaimiento y la muerte de individuos y rodales. La incidencia y dispersión del decaimiento siguen en expansión, afectando a los bosques que cubren las áreas con mayor precipitación. En cambio, los escasos bosques de la zona ecotonal y esteparia de la Patagonia no se ven afectados por la mortalidad (HAVRYLENKO *et al.* 1989; ROSSO *et al.* 1994; ROSSO 1997).

Estudios realizados previamente, permitieron evaluar la concomitancia existente entre algunos factores ambientales y la aparición de los síntomas propios del secamiento del ciprés, presentando las causas y los efectos, una interrelación compleja (BACCALÁ *et al.* 1998).

El estudio de los ecosistemas de los bosques nativos requiere una integración de los diversos aspectos de sus componentes biológicos y del medio ambiente (PERRY *et al.* 1987). Los microorganismos de la rizósfera son afectados por diversos

aspectos de un ecosistema, tales como el tipo y edad de las plantas y las condiciones edáficas (ABOTT & ROBSON 1991). Otro aspecto reconocido es la relación entre los simbiontes naturales y la sanidad forestal (CASTELLANO 1994). Las alteraciones presentes en los ecosistemas están generalmente acompañadas por una disminución en la frecuencia de aparición tanto de las micorrizas, como del número de propágulos de micorrizas (POWELL 1980; ALLEN 1991; BRUNDRETT 1991).

En la región estudiada, *Austrocedrus chilensis* y la mayoría de la vegetación asociada a estos bosques poseen micorrización de tipo arbuscular (MA) (FONTENLA *et al.* 1991; 1998).

Teniendo en cuenta las consideraciones precedentes y la influencia de agentes bióticos y abióticos en los ecosistemas boscosos, se realizó un estudio del comportamiento de la dinámica de las MA en dos bosques de *Austrocedrus chilensis* con diferente estado sanitario.

Para dicho objetivo, se cuantificó la incidencia de la enfermedad, la frecuencia e intensidad de infección en las raíces de *A. chilensis* y el número de esporas de MA presentes en el suelo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área y sitios en estudio

El área de estudio está ubicada en el Parque Nacional Nahuel Huapi, Argentina, situado entre 71° 02' - 71° 57' long. Oeste y 40° 08' - 41° 36' lat. Sur, en la región Andino-Patagó-

nica. Según la clasificación fitogeográfica de CABRERA (1976) el área se encuentra en la Provincia Subantártica, abarcando el distrito del bosque caducifolio. La temperatura media anual oscila entre 6 °C a 10 °C (KOEPPEN 1948). Los suelos son del tipo Andosoles, con el horizonte medio dominado por alofanos.

El clima es templado húmedo, con una estación seca estival (CABRERA 1976). La distribución anual de las lluvias es heterogénea, ocurriendo un 46 y 27% de las mismas durante el invierno y el otoño, respectivamente (JOBÁGY *et al.* 1995). Existen como características climáticas relevantes fuertes vientos provenientes del Oeste y un gradiente de precipitación muy pronunciado, que sucede de Oeste a Este y es consecuencia del efecto de sombra de lluvia de la cordillera de los Andes (DONOSO 1995). Este gradiente y su estacionalidad produce una notoria influencia en la estructura y función de los ecosistemas Patagónicos (PARUELO *et al.* 1998).

Los dos sitios en estudio presentaron bosques nativos de *A. chilensis*, con diferente estado sanitario. Las características edáficas y climáticas propias de cada uno de los sitios se detallan en HAVRYLENKO *et al.* (1989) y FONTENLA *et al.* (1998). Estos bosques presentan en zonas alejadas una composición florística con un 33% de similitud y la mayoría de las plantas posee asociación micorrícica del tipo arbuscular (FONTENLA *et al.* 1998).

Sitio sano: no presenta sintomatología atribuible al mal del ciprés. La vegetación está compuesta por un bosque puro y discreto de *A. chilensis*, con sotobosque arbustivo y herbáceo, mayormente esclerófilo, debido a la influencia ecotonal de la estepa Patagónica. El promedio de precipitación anual es de 940 mm. Se ubica entre el cerro Las Chivas y el río Limay, próximo al límite oriental del Parque Nacional Nahuel Huapi.

Sitio enfermo: bosque con presencia de síntomas típicos del mal del ciprés. La vegetación está compuesta por un rodal puro de *A. chilensis*, rodeado por bosque mixto de *Nothofagus dombeyi* - *A. chilensis*. El sotobosque corresponde al tipo mesófilo con elementos de la flora Valdiviana. El promedio de precipitación anual es de 2.000 mm.

Se ubica en la zona boscosa del Parque Nacional Nahuel Huapi, al pie del cerro Llao-Llao.

Cuantificación de la incidencia de la enfermedad de *Austrocedrus chilensis*:

Los árboles presentes en cada sitio fueron numerados y clasificados según su estado sanitario, en tres categorías: sanos (sin síntomas aéreos), enfermos (con presencia de síntomas) y muertos (sin follaje verde). Esta clasificación se estableció de acuerdo a HAVRYLENKO *et al.* (1989). La toma de muestras fue realizada en invierno (septiembre) y en otoño (junio). La incidencia de la enfermedad fue expresada como el porcentaje de la relación entre la suma de árboles enfermos y muertos y el número total de árboles.

Dinámica de micorrización MA: cuantificación de frecuencia e intensidad de infección en raíces de *A. chilensis* y número de esporas de MA en suelo

En cada sitio de estudio, se delimitaron tres parcelas de 500 m². En cada parcela se seleccionaron aleatoriamente tres ejemplares vivos de *A. chilensis*, comprendidos en la clase diamétrica 10-40 cm (DAP: diámetro a la altura del pecho).

Para la cuantificación de frecuencia e intensidad de infección se recogieron de cada uno de los tres árboles raíces nutricias vivas que conformaron una muestra conjunta, en cantidad suficiente como para llenar un recipiente de 50 ml. Se totalizaron tres réplicas por sitio y el procedimiento fue llevado a cabo trimestralmente en invierno, primavera, verano y otoño. Las raíces nutricias de *A. chilensis* fueron sometidas a clarificación y coloración según la metodología de BEVEGE (1968) y posteriormente la cuantificación de frecuencia e intensidad se llevó a cabo mediante el método de intersecciones de GIOVANETTI & MOSSE (1980). En cada uno de los recipientes se realizaron 100 apreciaciones de infección micorrícica, que constituyen la unidad experimental. La frecuencia fue calculada como el porcentaje de intersecciones que presentan raíces infectadas con MA con relación al número total de intersecciones observadas. La intensidad se estimó adjudicando, a cada

intersección, una categoría de porcentaje de raíz infectada. Se utilizaron las siguientes categorías de porcentaje de infección: C-0 = sin infección, C-I = 1-35%, C-II = 36-66% y C-III = 67-100% (SCHENK 1982). Los datos obtenidos se relacionaron utilizando un índice y se expresaron como grados de infección (G) según SAINZ *et al.* (1984).

Para la cuantificación del número de esporas de MA en suelo se utilizó el mismo diseño muestral empleado en frecuencia e intensidad de infección. Para ello se recogieron 500 g de suelo próximo a cada árbol, totalizando una muestra conjunta de 1.500 g de suelo por parcela. De cada una de las muestras conjuntas se utilizaron 50 g de suelo que conforman la unidad experimental. El número de esporas se determinó mediante la técnica de tamizado húmedo de suelo, utilizando tamices con tamaños de malla comprendidos entre 45-500 μm y posterior centrifugación en sacarosa (DANIELS & SKIPPER 1982; WALKER *et al.* 1982).

Análisis estadísticos

A los valores de frecuencia se les aplicó la transformación arco seno y los mismos fueron analizados utilizando un diseño completamente aleatorizado con un arreglo factorial 2 x 4 (ANOVA) y tres réplicas por celda. El factor 1 corresponde a sitio, con dos niveles: sano y enfermo. El factor 2 corresponde a estación, con cuatro niveles: invierno, primavera, verano y otoño. Para las comparaciones *a posteriori* se utilizó el Test de Comparaciones Múltiples de Duncan (MONTGOMERY 1981).

El número de esporas fue analizado con el mismo diseño estadístico que el utilizado para frecuencia.

Respecto a intensidad y a fin de analizar el número de intersecciones, en cada una de las categorías por sitio y estación, se utilizó un Análisis Factorial de Correspondencia Simple (AFCS) (BENZECRI 1976; LEBART *et al.* 1995). El AFCS permite describir las asociaciones existentes entre las distintas categorías o modalidades de dos variables categóricas. En este estudio, dicho análisis se realizó entre las siguientes variables cualitativas o categóricas: *sitio-estación* y *categorías de infección*. Las modalidades de cada una de las variables y sus correspondientes identificadores se detallan a continuación:

- *Sitio-estación*: enfermo-invierno (E-INV), enfermo-primavera (E-PRI), enfermo-verano (E-VER), enfermo-otoño (E-OTO), sano-invierno (S-INV), sano-primavera (S-PRI), sano-verano (S-VER), sano-otoño (S-OTO).
- *Categorías de intensidad de infección*: Categoría 0 (C-0), Categoría I (C-I), Categoría II (C-II), Categoría III (C-III).

RESULTADOS

Cuantificación de la incidencia de la enfermedad de *Austrocedrus chilensis*

El sitio sano no presentó sintomatología atribuible al mal del ciprés.

El sitio enfermo tenía un valor en invierno de 40,7% alcanzando un 72,3% en otoño.

Dinámica de micorrización MA

En la tabla 1 se explicitan los valores medios de frecuencia e intensidad de infección y el número de esporas de MA discriminados por sitio y estación. Los valores de frecuencia y número de esporas presentaron tendencia a ser inferiores en el sitio enfermo con respecto al sano, en invierno, primavera y verano. Respecto a los valores del índice de intensidad (G) el sitio enfermo presentó valores inferiores sólo en verano (tabla 1).

Del ANOVA aplicado a frecuencia se concluye que el efecto sitio y el efecto interacción (sitio * estación) no son significativos ($P \leq 0,05$), y sí lo es el efecto estación ($P \leq 0,05$) (tabla 2a). A este último factor se aplicó el test de Duncan para comparar entre estaciones y los resultados indican la conformación de tres grupos homogéneos: otoño-invierno, verano y primavera (tabla 3a).

En el AFCS se seleccionaron los dos primeros ejes factoriales que explicaron el 93,48% de la inercia total. El análisis del primer plano factorial (figura 1) muestra la conformación de las siguientes clases o grupos: La primera clase (cuadrantes superiores) está conformada por las modalidades E-PRI y C-0. La segunda clase (cuadrantes superior e inferior derecho) asocia las modalidades

TABLA 1

DINÁMICA DE MICORRIZACIÓN MA EN BOSQUES DE *AUSTROCEDRUS CHILENSIS* CON DIFERENTE ESTADO SANITARIO (SAÑO Y ENFERMO): VALORES MEDIOS DE FRECUENCIA E INTENSIDAD DE INFECCIÓN MA EN LAS RAÍCES NUTRICIAS Y NÚMERO DE ESPORAS DE MA POR 100 G DE SUELO.
 [MA DYNAMICS IN *AUSTROCEDRUS CHILENSIS* FORESTS WITH DIFFERENT SANITARY STATE (HEALTH AND DISEASE): FREQUENCY AND INTENSITY MEAN VALUES OF MA INFECTION IN NUTRITIONAL ROOTS AND NUMBER OF MA SPORES PER 100 G OF SOIL.]

Sitios	Sano			Enfermo		
	Frecuencia (%)	Intensidad (G)*	Número esporas	Frecuencia (%)	Intensidad (G)*	Número esporas
Estaciones						
Invierno	98	1,71	1.174,13	96	1,83	748,08
Primavera	91	1,03	1.933,60	73	1,43	1.891,60
Verano	96	1,58	2.278,23	85	1,09	2.004,47
Otoño	96	1,55	1.036,47	99	1,73	1.162,33

* G: grados de infección micorrízica, índice con valores comprendidos entre 1-3.

E-VER, S-PRI con C-I. La tercera clase (cuadrante inferior izquierdo) formada por las restantes modalidades se asocia a las categorías C-II y C-III. En general, en ambos sitios, el invierno y el otoño están asociados a categorías altas (> 36%) y grados de intensidad altos (G > 1,55). Las clases formadas en el AFCS muestran que la diferenciación

entre sitios se establece en primavera y verano; en el sitio sano la primavera es la única que se diferencia del resto de las variables del sitio sano (Clase 2), asociándose a la categoría baja (C-I) y pre-

TABLA 2

CUADROS DE ANOVA DE LAS VARIABLES FRECUENCIA DE INFECCIÓN MICORRÍZICA EN *AUSTROCEDRUS CHILENSIS* Y NÚMERO DE ESPORAS DE MICORRIZAS ARBUSCULARES EN SUELO.

[ANOVA OF MYCORRHIZAL INFECTION FREQUENCY IN *AUSTROCEDRUS CHILENSIS* AND NUMBER OF MYCORRHIZAL ARBUSCULAR SPORES IN SOIL.]

A) Arcoseno de frecuencia	Suma de cuadrados	GL	F	Sig. de F
Fuentes de variación				
Sitio	0,07	1	3,58	0,077
Estación	0,28	3	4,48	0,018**
Sitio * estación	0,12	3	1,95	0,162
Error	0,33	16		
Total	0,81	23		
B) Número de esporas de MA				
Fuentes de variación				
Sitio	142.450,04	1	0,81	0,382
Estación	6.171.489,13	3	11,65	0,000**
Sitio * estación	267.929,12	3	0,51	0,684
Error	2.825.383,33	16		
Total	9.407.251,62	23		

** Efecto significativo (p ≤ 0,05).

TABLA 3

TEST DE COMPARACIONES MÚLTIPLES DE DUNCAN PARA LOS DISTINTOS NIVELES DEL EFECTO ESTACIÓN APLICADO A LAS VARIABLES FRECUENCIA DE INFECCIÓN MICORRÍZICA EN *AUSTROCEDRUS CHILENSIS* Y NÚMERO DE ESPORAS DE MICORRIZAS ARBUSCULARES EN SUELO.

[MULTIPLE COMPARATIONS BY DUNCAN TEST FOR THE DIFFERENT LEVELS OF SEASON'S EFFECT IN THE FREQUENCY OF MYCORRHIZAL INFECTION IN *AUSTROCEDRUS CHILENSIS* AND IN THE NUMBER OF MYCORRHIZAL ARBUSCULAR SPORES IN SOIL.]

Variables	Valor medio	n	Grupos homogéneos*
A) Arcoseno de la frecuencia de infección			
Estaciones			
Invierno	1,41	6	a
Primavera	1,17	6	b
Verano	1,29	6	a b
Otoño	1,45	6	a
B) Número de esporas de MA			
Estaciones			
Invierno	961,17	6	b
Primavera	1.912,50	6	a
Verano	2.141,17	6	a
Otoño	1.099,67	6	b

* Letras iguales conforman grupos homogéneos.

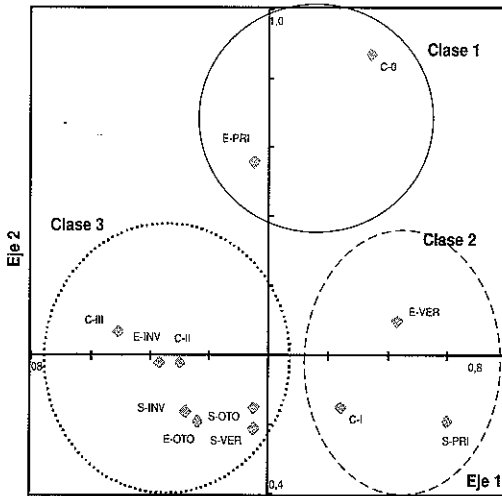


Fig. 1. Primer plano factorial del Análisis Factorial de Correspondencia Simple (AFCS) de las variables sitio-estación y categorías de intensidad de infección micorrizica en *A. chilensis*. Referencias: Modalidades de Sitio-estación: E-INV: enfermo-invierno; E-PRI: enfermo-primavera; E-VER: enfermo-verano; E-OTO: enfermo-otoño; S-INV: sano-invierno; S-PRI: sano-primavera; S-VER: sano-verano; S-OTO: sano-otoño. Modalidades de categorías de intensidad de infección: C-0= sin infección, C-I= entre 1-35%, C-II= entre 36-66% y C-III= entre 67-100%.

[First factorial plane of Simple Correspondence Analysis for the variables place-season and the categories of mycorrhizal infection intensity in *Austrocedrus chilensis*. References: Categories of place-season: E-INV= disease-winter; E-PRI= disease-spring; E-VER: disease-summer; E-OTO: disease-autumn; S-INV: health-winter; S-PRI: health-spring; S-VER: health-summer; S-OTO: health-autumn. Categories of mycorrhizal infection intensity: C-0= without infection, C-I= between 1-35%, C-II= between 36-66% y C-III= between 67-100%.]

sentando el menor valor de intensidad ($G = 1,03$); mientras que el verano se ubica con los valores de intensidad altos ($G = 1,58$) y categorías de infección mayores a 36% en la Clase 3. En el sitio enfermo, estas estaciones adquieren dos particularidades: por un lado, el verano se corresponde con la primavera del sitio sano con valores bajos de categoría de infección (C-I) y de intensidad ($G = 1,09$) (Clase 2). Por otro, la primavera forma la Clase 1 que se separa de todas las otras modalidades sitio-estación y se asocia principalmente con la categoría sin infección (C-0). Este resultado no se pone claramente de manifiesto en el valor del índice de intensidad ($G = 1,43$; tabla 1), debido a que en la construcción del índice de intensidad la categoría C-0 no participa.

El ANOVA aplicado al número de esporas indica que el efecto sitio y el efecto interacción (sitio * estación) no son significativos y sí lo es el efecto estación ($P \leq 0,05$) (tabla 2b). El test de Duncan indica la formación de dos grupos homogéneos: verano-primavera y otoño-invierno (tabla 3b).

DISCUSIÓN

Es extensa la bibliografía referida a la importancia de las micorrizas arbusculares y su relación con la integridad de los ecosistemas forestales (BRUNDRETT 1991; CASTELLANO 1994).

En el área estudiada, la especie arbórea dominante *A. chilensis* y la mayoría de la vegetación acompañante presentan asociación con micorrizas arbusculares (FONTENLA *et al.* 1998).

Los estudios referidos a disturbios en la dinámica de la asociación micorrizica de ecosistemas naturales son escasos y en general muestran una reducción en la micorrización (POWELL 1980; BRUNDRETT 1991). Cuando el disturbio involucra el proceso fotosintético y la actividad del sistema radical (como es el caso del secamiento de *A. chilensis* en este trabajo), el funcionamiento de la asociación micorrizica puede verse alterado. La planta hospedante ante la situación de estrés sufre una serie de cambios en su metabolismo, temporales o permanentes, que provocan competencia por los hidratos de carbono entre la planta y las micorrizas. Esta reorganización de la limitada producción de fotosintatos puede en algunos casos disminuir el aporte para el micobionte (BRUNDRETT 1991; AZCÓN-AGUILAR & BAGO 1994). En este trabajo, la severidad de la incidencia del secamiento de *A. chilensis* se manifestó en el sitio enfermo con un incremento del 31,6% durante el período en estudio, afectando al 72,3% de los árboles. A pesar del elevado deterioro encontrado, los resultados demuestran que el efecto de este disturbio no altera, en general, la dinámica de micorrización. Los valores de frecuencia y número de esporas no difieren significativamente entre el sitio sano y el enfermo. Se observa un comportamiento estacional común a ambos sitios, independientemente del estado sanitario del bosque. En relación a la frecuencia, el grupo otoño-invierno tiene valores superiores, alcanzando el valor mínimo en

primavera. Respecto al número de esporas se observa un comportamiento estacional complementario al de frecuencia; donde el grupo invierno-otoño disminuye con respecto al de primavera-verano (tablas 2 y 3). Es importante reconocer que los valores del sitio enfermo presentan una tendencia a estar por debajo de los del sano (siendo especialmente bajos los valores de primavera) sin llegar a ser significativos (tabla 1).

Los resultados de intensidad corroboran, en parte, lo antes mencionado para las otras variables, ya que en el sitio enfermo, primavera y verano se asocian a las categorías más bajas y primavera se separa del resto formando sola una clase que se asocia a la categoría sin infección.

Existen, por consiguiente, dos aspectos a tener en cuenta; por un lado, la infección dentro de la raíz arroja en primavera un valor bajo, asociado a la categoría sin infección y, por otro, la tendencia del sitio enfermo a tener valores inferiores, no significativos. Al respecto debe considerarse que en general los árboles en primavera requieren de energía adicional para su mayor crecimiento vegetativo. En los árboles enfermos, a este requerimiento se suma la intensa defoliación y el estrés

hídrico a los que están sometidos. Ambas razones podrían suponer un menor aporte de fotosintatos que justificaran las tendencias más bajas de los valores de micorrización, especialmente en primavera, en el sitio enfermo. Por otro lado, el sitio enfermo tiene una serie de características ecológicas diferentes (mayor precipitación, mayor cobertura vegetal, etc.) que posiblemente permitan a la población micorrícica minimizar el efecto del disturbio, resultando en tendencias menores no significativas.

En un futuro, el desarrollo de técnicas de detección de la enfermedad en estadíos previos a la aparición de los síntomas aéreos, permitirá seleccionar sitios con mayor similitud ecológica y analizar la evolución del comportamiento micorrícico en función de la enfermedad en etapas tempranas.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por la Secretaría de Investigaciones de la Universidad Nacional del Comahue y por la Red Latinoamericana de Botánica. Los autores expresan su agradecimiento a H. Peredo y a P. Rosso por su constante colaboración.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABBOTT, L.K. & ROBSON, A.D. 1991. Factors influencing the occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhizae. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 35: 121-150.
- ALLEN, M.F. 1991. *The ecology of Mycorrhizae*. 184 pp. Cambridge University Press. Cambridge.
- AZCON-AGUILAR, C. & BAGO, B. 1994. Physiological characteristics of the host plant promoting an undisturbed functioning of the mycorrhizal symbiosis. En: S. Gianinazzi & H. Schüepp (eds.) *Impact of arbuscular mycorrhizas on sustainable agriculture and natural ecosystems*, pp. 47-59. Birkhäuser Verlag, Berlin.
- BACCALÁ, N., ROSSO, P. & HAVRYLENKO, M. 1998. *Austrocedrus chilensis* mortality in the Nahuel Huapi National Park (Argentina). *Forest Ecology and Management* 109: 261-269.
- BARROETAVERÑA, C. & RAJCHENBERG, M. 1996. Hongos Aphylllophorales (Basidiomycetes) que causan pudriciones en *Austrocedrus chilensis* en pie. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 31 (3-4): 201-216.
- BENZECRI, J.P. 1976. *L'analyse des donnés. II L'analyse des correspondances*. 616 pp. Dunod. Paris.
- BEVEGE, D.I. 1968. A rapid technique for clearing tannins and staining intact roots for detection of mycorrhizas caused by *Endogone* spp., and some records of infection in Australasian Plants. *Trans. Br. Mycol Soc.* 52 (5): 808-810.

- BRUNDRETT, M. 1991. Mycorrhizas in natural systems. *Adv. Ecol. Res.* 21: 271-315.
- CABRERA, A.L. 1976. Regiones Fitogeográficas Argentinas. Fascículo 1. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería, tomo II, 2.^a edición. 85 pp. Editorial ACME, Buenos Aires.
- CASTELLANO, M.A. 1994. Current status of outplanting studies using ectomycorrhiza-inoculated forest trees. En: F.L. Pflieger & R.G. Linderman (eds.). *Mycorrhizae and plant health*, pp. 261-281. APS Press, St Paul, Minnesota.
- DANIELS, S. & SKIPPER, H. 1982. Methods for the recovery and quantitative estimation of propagules from soil. En: N. Schenck (ed.). *Methods and principles of mycorrhizal research*, pp. 29-35. APS Press, St. Paul.
- DONOSO, C. 1995. Bosques templados de Chile y Argentina. Variación, Estructura y Dinámica. 3.^a edición. 484 pp. Editorial Universitaria. Santiago de Chile.
- FONTENLA, S., HAVRYLENKO, M. & ROSSO, P.H. 1991. Micorrizas Vesículo-Arbusculares en *Austrocedrus chilensis*. *Suelo y Planta* 1: 251-255.
- FONTENLA, S., GODOY, R., HAVRYLENKO, M. & ROSSO, P. 1998. Root associations in *Austrocedrus chilensis* forests and seasonal dynamics of arbuscular mycorrhiza. *Mycorrhiza* 8: 29-33.
- GIOVANETTI, M. & MOSSE, B. 1980. An evaluation of techniques for measuring VA mycorrhizal infection in roots. *New. Phytol.* 84: 489-500.
- HAVRYLENKO, M., ROSSO, P.H.A. & FONTENLA, S.B. 1989. *Austrocedrus chilensis*: contribución al estudio de su mortalidad en Argentina. *Bosque* 10(1): 29-36.
- JOBBÁGY, E.G., PARUELO, J.M. & LEÓN, R.J.C. 1995. Estimación de la precipitación y de su variabilidad interanual a partir de información geográfica en el NW de Patagonia, Argentina. *Ecología Austral* 5: 47-53.
- KOEPPEL, W. 1948. *Climatología*. 478 pp. Fondo de Cultura Económica. México.
- LEBART, J., MORINEAU, A. & PIRON, M. 1995. *Statistique exploratoire multidimensionnelle*. 439 pp. Dunod. París.
- MONTGOMERY, D.C. 1981. *Design and analysis of experiments*. 538 pp. J. Wiley & Sons. New York.
- PARUELO, J.M., BELTRÁN, E., JOBBÁGY, E., SALA, O.E. & GOLLUSCIO, R.A. 1998. The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic process. *Ecología Austral* 8: 85-101.
- PERRY, D.A., MOLINA, R.Y & AMARANTHUS, M.P. (1987). *Mycorrhizae, mycorrhizospheres and reforestation: current knowledge and research needs*. *Can J For Res* 17: 929-940.
- POWELL, C.L. 1980. Mycorrhizal infectivity of eroded soil. *Soil Biol. Biochem.* 12: 247-250.
- ROSSO, P.H. 1997. *Austrocedrus* decline. En: E.M. Hansen & K.J. Lewis (eds.). *Compendium of Conifer Diseases*. 101 pp. APS Press. Saint Paul.
- ROSSO, P.H., BACCALÁ, N., HAVRYLENKO, M., FONTENLA, S. 1994. Spatial pattern of *Austrocedrus chilensis* wilting and the scope of autocorrelation analysis in natural forests. *Forest Ecology and Management*, 67: 273-279.
- SAINZ, J.M., FABREGAS, R. & ARINES, J. 1984. Micorrizas vesículo arbusculares en praderas de Galicia. *Anales de Edafología y Agrobiología*. XLII (3-4): 651-658.
- SCHENK, N.C. 1982. *Methods and principles of mycorrhizal research*, pp. 23-35. APS, St. Paul.
- WALKER, C., MIZE, C.W. & MCNABB, H.B. 1982. Populations of endogonaceous fungi at two locations in central Iowa. *Can. J. Bot.* 60: 2518-229.