

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO
REVISTA DEL MUSEO DE LA PLATA

(NUEVA SERIE)

TOMO XIV

1987

Botánica, N° 92

SUCESION FUNGICA EN LA HOJARASCA
DE *NOTHOFAGUS DOMBEYI*

IRMA J. GAMUNDI¹, ANGELICA M. ARAMBARRI¹
Y HORACIO A. SPINEDI¹

RESUMEN

Se estudia la sucesión de hongos sobre la hojarasca de *Nothofagus dombeyi* en dos sitios del Parque Nacional Nahuel Huapí: Lago Gutiérrez y Península Quetruhué (Argentina).

El método seguido es el de la observación directa de las hojas esterilizadas incubadas en "trampas" especialmente ubicadas entre la hojarasca, las que mensualmente se analizaron en el laboratorio, determinando la presencia y frecuencia relativa (f) de los hongos aparecidos en ambas superficies foliares, en cada hoja. Con estos datos se confeccionaron tablas sociológicas de doble entrada, volcándose los relevamientos de taxones en cada sitio y agrupándose según la técnica de Mueller-Dombois y Ellenberg (1974).

Como resultado se proponen seis GRUPOS SUCESIONALES. El GRUPO I representa las *especies pioneras* de la sucesión sobre las hojas caídas en el piso del bosque y su principal componente es *Zoellneria eucalypti*. El GRUPO II está conformado por un hongo endofítico: *Coleophoma cylindrospora* y por *Cladosporium cladosporioides*, ambos *saprófitos primarios*. El GRUPO III no muestra una neta distribución estacional por su aparición discontinua: está compuesto por hongos del suelo invasores de la hojarasca, como *Paecilomyces* sp. y *Acremonium* sp. El GRUPO IV, cuyo dominante es *Trichocladium opacum* es un *saprófito primario* agresivo y competitivo por su variada actividad enzimática. El GRUPO V, formado básicamente por ascomicetes, coloniza la hojarasca por un período largo, a veces están acompañados por hongos aeroacuáticos y pueden considerarse *saprófitos secundarios*. El GRUPO VI está conformado por *hongos de suelo* y *depredadores*, como *Monacrosporium gephyropagum* y *Mucor circinelloides*.

Al cabo de 4 años y 8 meses se percibe que la sucesión no ha llegado a su estado "climax", ya que solamente han aparecido aproximadamente un 70 % de los taxones detectados en la hojarasca natural, empleando el muestreo mensual.

¹ Instituto Spegazzini, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Calle 53 N° 477, 1900 La Plata, Argentina.

Existe cierta coherencia entre los GRUPOS SUCESIONALES y los GRUPOS ESTACIONALES estudiados en un trabajo anterior. (Gamundí et al., 1983).

Sucesión fúngica - Nothofagus dombeyi - Hojarasca - Grupos sucesionales.

ABSTRACT

FUNGAL SUCCESSION IN *Nothofagus dombeyi* LEAF-LITTER. — The experiment was performed in two sites of Nahuel Huapi National Park: nearby Lake Gutiérrez and Quetribué Peninsula. The method used was direct observation on sterilized leaves previously incubated in between leaf-litter on especial traps. Leaves were observed in the laboratory monthly during two years, determining the presence and relative frequency of fungi sporulating in both surfaces. Data obtained from both sites were used for preparing double entrance tables with taxa grouped according to Mueller-Dombois and Ellenberg (1974) method. As a result six groups of species were distinguished; GROUP I represent the pioneers in the succession on fallen leaves, with *Zoellneria eucalypti* as dominant. GROUP II is formed by an endophytic fungi, *Coleophoma cylindrospora* and *Cladosporium cladosporioides*, both considered here *primary saprophytes*. GROUP III does not show a successional pattern and is composed by species of discontinuous appearance originated in soil: we call these fungi *invaders* of the leaf-litter. There are *Paecilomyces* sp. and *Acremonium* sp. GROUP IV is dominated by *Trichocladium opacum*, which is an aggressive and competitive *primary saprophyte* due its complex enzymatic activity. GROUP V is represented mainly by Ascomycetes, accompanied in some cases by a few aeroaquatic fungi. The former colonizes the leaves for a long period and can be considered *secondary saprophytes*. GROUP VI is formed by soil and predator fungi as *Monacrosporium gephyropagum* and *Mucor circinelloides*. After 4 years and 10 month apparently the succession did not reach the "climax" state, because only about 70 % of the species found in natural leaf-litter have been detected. There is a certain coherence between SUCCESSIONAL GROUPS and SEASONAL GROUPS, th latter was reported in a previous paper (Gamundí et al., 1983).

Fungal succession - Nothofagus dombeyi - Leaf-litter - Successional Groups

INTRODUCCION

En trabajos anteriores (Gamundí et al., 1977, 1979, 1981) los autores se ocuparon de dar a conocer las especies nuevas para la ciencia o no citadas para la Argentina, de la micoflora de la hojarasca de *Nothofagus dombeyi* (n.v. "coihue"). En el primero de ellos se definió el término *hojarasca*, tal como se lo utilizó en ese trabajo y en los subsiguientes. Posteriormente (Gamundí et al., 1983) se estudió la variación estacional de la micoflora en ese sustrato, utilizando para ello la técnica fitosociológica tradicional (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974), llegando a reconocer *grupos de especies* en las distintas estaciones, relacionándolas con los factores climáticos, lo que permitió determinar los *cambios cíclicos de la micoflora* que se producen en el piso de bosques estables de "coihue".

Como complemento a este último trabajo, se encaró el estudio de la *sucesión fúngica* en la hojarasca (horizonte L), desde el mo-

mento en que la hoja cae al piso del bosque y es colonizada por los hongos saprófitos, que incluyen los principales degradadores de las sustancias químicas contenidas en las hojas moribundas y muertas. Un estudio reciente de Fernández Cirelli y Lederkremer (1984), sobre el contenido de azúcares de la hojarasca de "coihue", llegó a establecer en el extracto acuoso un 4 % de azúcares libres, entre los que se encontraron: glucosa (57.1 %), arabinosa (15.4 %), ramnosa (5.4 %), galactosa (2.7 %), xilosa (2.3 %) e inositol (1.6 %). Estos provienen posiblemente de la degradación de la celulosa y hemicelulosas. En el material soluble en etanol-benceno se identificaron: lignina (24.6 %), sustancias pécticas (16.8 %), holocelulosa (36.6 %), hemicelulosas (22.1 %) y α -celulosa (12.7 %). Tales sustancias constituyen el sustrato hidrocarbonado básico para la actividad y desarrollo de los hongos que colonizan la hojarasca. Toda sucesión primaria se inicia en un estado 0 en el que el sustrato se supone no ha sido anteriormente explotado por organismos. En el caso de la sucesión fúngica en hojas, se admite que la etapa inicial comienza en la hoja verde que forma parte del follaje de la planta (Hudson, 1968). Esta es susceptible de estar colonizada por *parásitos endofitos* que se nutren de las sustancias en las células vivas y por *parásitos débiles* y *saprófitos* que se desarrollan en el filoplano. Pero, en este trabajo se ha obviado esta etapa inicial, para concentrarse en los fenómenos que ocurren en el piso del bosque, donde las hojas caídas, moribundas o secas, comienzan a ser atacadas por los hongos llamados *saprófitos primarios* (Frankland, 1966). Esta constituye, pues, la etapa inicial de nuestro estudio.

Para una mejor evaluación de los resultados obtenidos, es recomendable consultar los climatogramas de los sitios de muestreo (L. Gutiérrez y Pen. Quetrihué) en Gamundí *et al.*, 1983: figs. 7 y 8, y la descripción del bosque (Frangi, 1976). Asimismo, conviene señalar algunos datos complementarios con respecto al suelo de esos sitios. En el horizonte (A_1), pueden distinguirse las siguientes capas, que varían ligeramente en las dos estaciones: en Gutiérrez la capa L (A_∞), formada por hojas de "coihue" perfectamente identificables, mide de 1-4 cm de espesor; la capa F (de fermentación) puede alcanzar 1 cm y en ella las hojas están compactadas formando un estrato bien definido, no así las hojas, que están fragmentadas; a veces esta capa no es discernible; la capa H (humus) es de 2.5 a 7 cm. En Quetrihué L alcanza 1.5-4.5 cm y la capa F está bien desarrollada pero es indiscriminable de la H, de modo que F + H mide aproximadamente 5 cm de espesor. El horizonte mineral mide 30-35 cm pero existe a una distancia de 2 y 10 cm respectivamente dos capas de cenizas volcánicas, las cuales están ausentes en Gutiérrez. El tipo de suelo orgánico se ha designado "mor" y está caracterizado por una baja tasa de descomposición (Griffin, 1972).

MATERIALES Y METODOS

Para asegurar la homogeneidad del sustrato, se eligieron hojas moribundas de color amarillento de ramas caídas en el bosque, cuidando

que el aspecto fuera lozano y el tamaño uniforme. Se desprendieron de las ramas, con peciolo y se colocaron en trampas de alambre tejido inoxidable de 10 x 15 cm de malla de 2 mm. En cada una se introdujeron 30 a 40 hojas, cerrándose los bordes con alambre fino. Luego fueron envueltas en papel de aluminio y esterilizadas en autoclave a 120°C durante una hora. Con ello se aseguró que las hojas estuvieran libres de microorganismos, pero al mismo tiempo, con la esterilización se modificó parcialmente el sustrato, en el sentido de que los azúcares, aminoácidos y otra sustancias solubles en agua fueron eliminadas.

Las "trampas" se trasladaron a las "miniclausuras" instaladas en los sitios de experimentación: Lago Gutiérrez y Península Quetrihué. En cada una de ellas se colocaron 60 "trampas" entre la hojarasca (capa L) (Fig. 1). Durante 24 meses se retiraron mensualmente un número de "trampas" que totalizaron 80-90 hojas. Las mismas, cuidadosamente empaquetadas entre láminas de polietileno expandido fueron enviadas por avión al laboratorio. Una vez recibidas, se confeccionaron cámaras húmedas con cajas de Petri esterilizadas de 9 cm de diámetro, donde se colocaron 15 hojas, totalizando mensualmente 6-8 cámaras húmedas, las que se sometieron a diferentes temperaturas: a) a temperatura ambiente (20-22°C); b) a temperatura controlada en cámara de cultivo de la siguiente manera: 9-10°C en otoño y primavera; 14-16°C en verano; 4-5°C en invierno, temperaturas que corresponden aproxima-

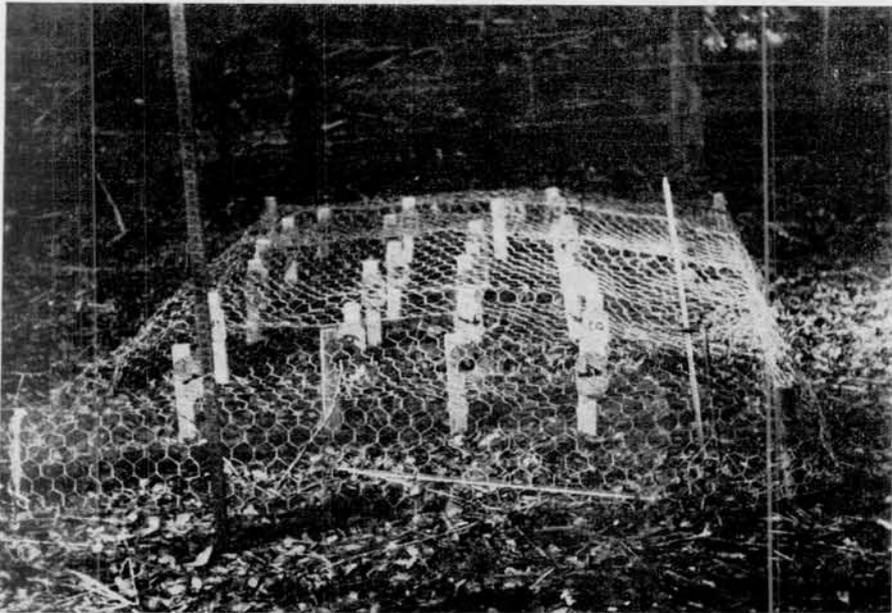


FIG. 1. — Aspecto de la "Miniclausura" de Quetrihué.

damente a las medias mensuales de las localidades donde se instalaron las "miniclausuras".

Las cámaras húmedas se examinaron durante 2-3 días seguidos y luego cada 5 días durante un mes; una caja sometida a temperatura ambiente y otra a temperatura controlada se dejaron como testigos sin abrir, analizándose al cabo de un mes. No se observaron diferencias con las examinadas periódicamente en cuanto a la composición de la micoflora.

El método de estudio utilizado fue el de la observación directa, en ambas superficies foliares, con microscopio de disección Wild M-5 y 100 aumentos. Una vez esporulado el hongo se lo examinó con microscopio Wild M-20 para su determinación.

El método de la observación directa sobre el sustrato ha sido ampliamente usado por Webster (1956), Hudson y Webster (1958), Hogg y Hudson (1966), Tubaki y Yokoyama (1971, 1973). Hogg y Hudson (*op. cit.*: 187) muestran un gráfico donde representan la variación mensual del n° de especies por el método de observación directa y por técnicas de aislamiento a partir de esporas sobre las superficies circulares de las mismas y luego incubando en medios APD con estreptomycin (método de Harley y Waid, 1955). Las curvas de mayor riqueza específica, especialmente en el 2° y 3° año, fueron las de observación directa. Se supone que el medio de cultivo ejerce una acción selectiva sobre las hifas o propágulos, permitiendo desarrollar solo algunas. En efecto, utilizando estos métodos de aislamiento, se repiten, en cualquier tipo de hoja y en diferentes latitudes, las mismas especies, clasificadas por Pugh (1980) como *sustrato no específicas* (SNS) y solo escasas *sustrato-específicas* (SS) las que mayormente son parásitas de hojas vivas. Con el método de observación directa nosotros hemos observado en hojas moribundas o muertas una apreciable cantidad de especies SS saprófitas, que con frecuencia no pudieron cultivarse "in vitro" y que raramente aparecen en las listas donde se emplean métodos de lavado y aislamiento. No obstante, puede objetarse al método de observación directa que incluya la presencia de especies del filoplano que no intervienen activamente en la descomposición del sustrato. Sin embargo, no puede negarse su presencia en un estudio de sucesión fúngica, aunque no pueda determinarse su función, lo cual es objeto de otro tipo de trabajo.

Se consideró la hoja como unidad natural de muestreo, contando la presencia de cada taxon por hoja y con un total de 80-90 hojas se determinó la frecuencia porcentual (f) en cada mes. La experiencia se inició en mayo de 1976 y finalizó en abril de 1978. No obstante, para obtener datos adicionales, se dejaron algunas trampas durante 4 años y 10 meses en la "miniclausura" de Gutiérrez.

Por otro lado, se intentó aislar las especies a partir de las esporas, lo que se efectuó en los siguientes medios de cultivo: agar-papa con dextrosa DIFCO (APD), agar-harina de maíz (CM), agar-malta DIFCO (AM). Los cultivos se dejaron a temperatura ambiente. En muchas ocasiones solamente el micelio, hialino o pardusco, desarrolló: en otros

casos se tuvo éxito en la obtención de cultivos esporulados lo que no ocurrió con ciertas Dematiáceas y Discomicetes.

En planillas especiales se hizo el relevamiento mensual de los taxones aparecidos en las cámaras húmedas, volcándose los relevamientos de cada sitio en tablas de doble entrada a partir de las cuales, permutando filas, se agruparon siguiendo el método de "helevé" (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974). (Cuadros I y II).

Simultáneamente, se utilizaron hojas verdes caídas en el bosque para preparar cámaras húmedas, con el mismo procedimiento señalado. Tales hojas verdes fueron extraídas de la hojarasca natural recogida durante los meses de mayo y junio, ya que durante el resto del año está compuesta solo de hojas castañas y amarillentas. El objetivo de este muestreo fue determinar qué taxones se encontraban en las hojas verdes, para compararlos con las otras listas. No se calculó la frecuencia porque la cantidad de hojas recogidas fue insuficiente.

RESULTADOS

A. LISTA 1: TAXONES ENCONTRADOS EN LAS HOJAS VERDES CAÍDAS

1. *Coleophoma cylindrospora*
2. *Polyscytalum fuegianum*
3. *Capsicumyces delicatus*
4. *Symptodiella unilateralis*
5. *Cladosporium cladosporioides*
6. *Chalara brevipes*
7. *Cyclodomus* sp.
8. *Pleurocataena foliicola*
9. *Trichoderma koningii*
10. *Pulvinotrichum album*
11. *Fusarium* sp.
12. *Phoma* sp.
13. *Alternaria* sp.
14. *Cylindrocarpon tenue*
15. *Zoellneria eucalypti* (anamorfo)
16. *Melanconiales* M-14

Algunas especies citadas se encuentran también en las hojas moribundas y secas del piso del bosque. Entre las especies endofitas importantes en la sucesión pueden citarse: *Coleophoma cylindrospora* y *Polyscytalum fuegianum* (Tablas I y II; figs. 4 y 5). De acuerdo a los esquemas de sucesión propuestos (Garrett, 1963; Frankland, 1966), ambos pertenecerían al grupo de los parásitos débiles. *Cladosporium cladosporioides* (cuadro I) aparece en otros estados sucesionales: en las hojas verdes es un hongo del filoplano, cuyos conidios, del tipo xerófilo, se encuentran en el aire y se depositan eventualmente sobre la super-

ficie foliar germinando sobre ella, pero sin introducirse en la hoja. *Trichoderma koningii* es un típico hongo del suelo, que esporádicamente coloniza las hojas. *Zoellneria eucalypti* es otro endofito en su estado *anamorfo*, que continúa su desarrollo en las hojas secas, donde aparece su *teleomorfo* (cuadros I y II; figs. 2 y 3).

B. SUCESIÓN FÚNGICA EN LAS HOJAS ESTERILIZADAS QUE PERMANECIERON ENTRE LA HOJARASCA DOS AÑOS.

En los cuadros I y II, que corresponden a las "miniclausuras" de Gutiérrez y Quetruhué, se observa una sucesión de microhongos, donde pueden distinguirse seis grupos.

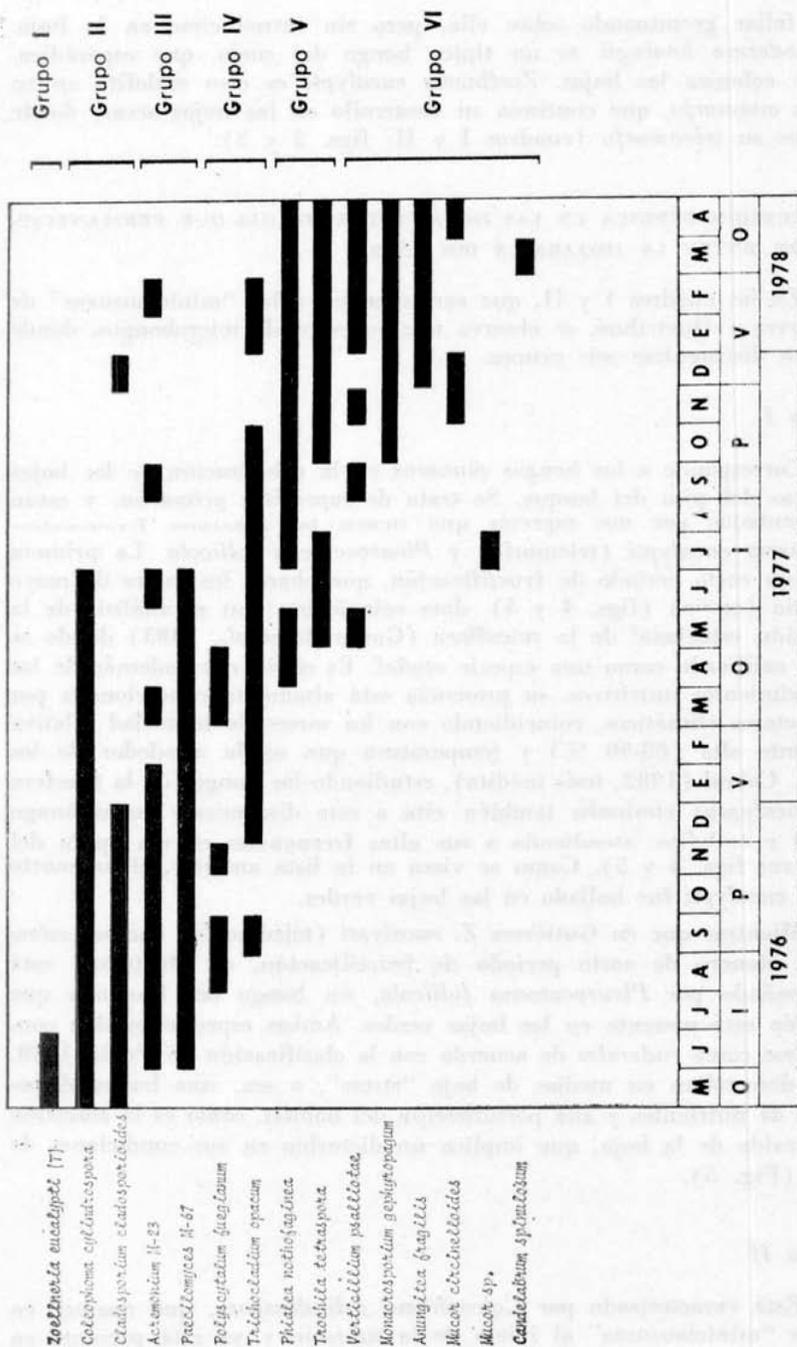
Grupo I

Corresponde a los *hongos pioneros* en la colonización de las hojas muertas del piso del bosque. Se trata de *saprófitos primarios*, y están representados por dos especies que tienen las máximas frecuencias: *Zoellneria eucalypti* (teleomorfo) y *Pleurocataena foliicola*. La primera tiene un corto período de fructificación, que abarca los meses de mayo y junio (otoño) (figs. 4 y 5), dato coincidente con el análisis de la variación estacional de la micoflora (Gamundí *et al.*, 1983) donde se la ha calificado como una especie *otoñal*. Es obvio que, además de los requerimientos nutritivos, su presencia está altamente condicionada por los factores climáticos, coincidiendo con los meses de humedad relativa ambiente alta (80-90 %) y temperatura que oscila alrededor de los 10° C. Cabral (1982, tesis inédita), estudiando los hongos de la filosfera de *Eucalyptus viminalis* también cita a este discomicete como hongo otoñal y endofito, atendiendo a sus altas frecuencias en esa época del año (ver figs. 4 y 5). Como se viera en la lista anterior, el anamorfo de *Z. eucalypti* fue hallado en las hojas verdes.

Mientras que en Gutiérrez *Z. eucalypti* (teleomorfo) aparece como único pionero de corto período de fructificación, en Quetruhué está acompañado por *Pleurocataena foliicola*, un hongo del filoplano que también está presente en las hojas verdes. Ambas especies pueden considerarse como *ruderales* de acuerdo con la clasificación de Pugh, 1980, pues desarrollan en medios de bajo "stress", o sea, una buena disposición de nutrientes y alta perturbación del habitat, como es la abscisión y la caída de la hoja, que implica un disturbio en sus condiciones de vida (Fig. 5).

Grupo II

Está caracterizado por *Coleophoma cylindrospora*, que aparece en ambas "miniclausuras" al inicio de la sucesión y ya está presente en



LÍNEAS HORIZONTALES INDICAN PRESENCIAS MENSUALES CON FRECUENCIAS MAYORES DE 5 %

Fig. 2. — Grupos sucesionales en la Clausura de L. Gutiérrez.

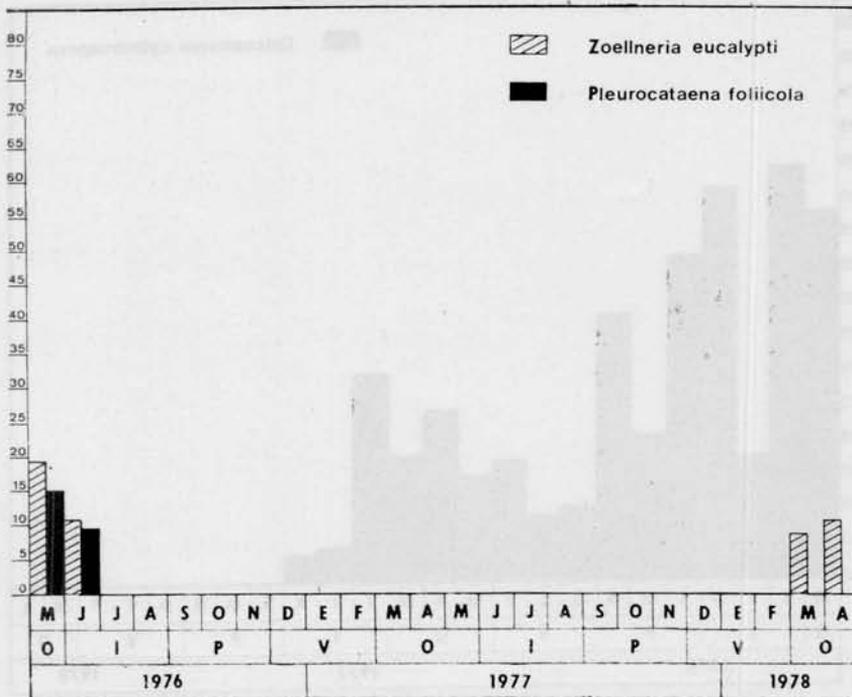


FIG. 5. — Clausura Quetritihué. Grupo I: frecuencias mensuales de *Zoellneria eucalypti* y *Pleurocataena foliicola*.

acuerdo con nuestra apreciación, su estrategia ecológica variaría: sería *ruderal* al principio, ya que coloniza un sustrato con buen tenor de nutrientes y con mucha perturbación (hoja verde, seguida de su abscisión y caída); al penetrar la hoja, pasaría a la categoría de "stress" *tolerante* (Pugh, 1980) donde se ubican los hongos que desarrollan en un habitat con mucho "stress" y poca perturbación, como lo es la hoja seca y caída en el bosque. *C. cladosporioides* es un hongo cosmopolita. Según Domsch *et al.*, (1980: 204) es un hifomicete tolerante a los cambios de temperatura y humedad, lo cual coincide con nuestras apreciaciones, ya que persiste durante todas las estaciones para desaparecer antes de finalizar el 2º año, pero reaparece en las muestras a los 4 años y 10 meses, con bajas frecuencias (ver lista 2). Tiene un alto grado de esporulación, pero explota el sustrato en forma discontinua. Park (1976) lo califica como celulolítico. Flanagan y Scarbrough (1974) investigando la actividad enzimática de los hongos que actúan como descomponedores determinaron que es pectinolítico, ácido gálico + (ligninolítico) y activo sobre ácidos húmicos, pero no celulolítico.

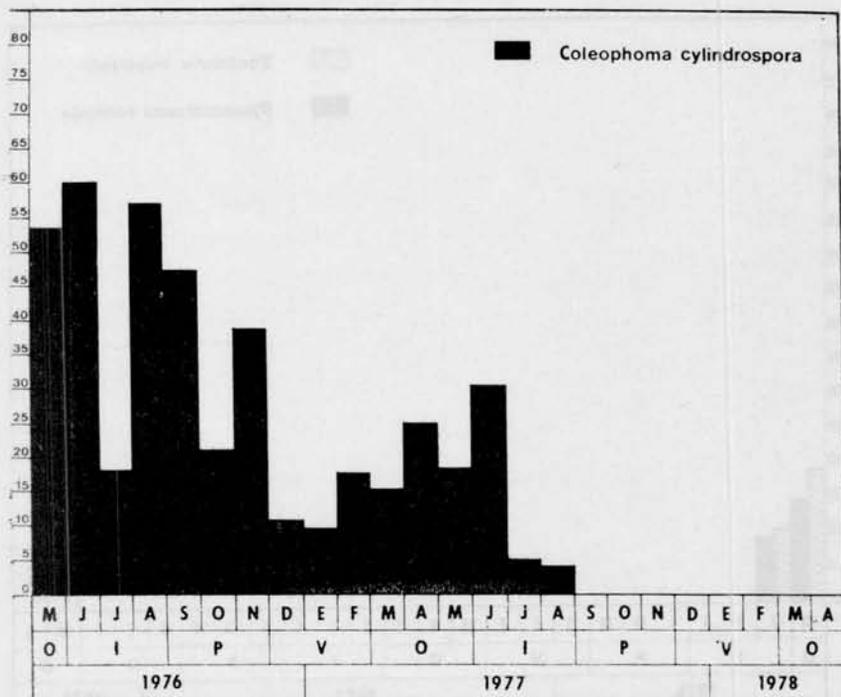


FIG. 6. — Clausura Guitérrez. Grupo II: frecuencias mensuales de *Coleophoma cylindrospora*.

Grupo III

Compuesto básicamente por especies que no muestran una neta distribución sucesional por su aparición discontinua (cuadros I y II, figs. 8 y 9). Su presencia en forma esporulada se inicia en el 1º y 2º mes de nuestra sucesión y abarca un largo período. Se trata de *Acremonium M-63* y *Paecilomyces M-67*. Ambos son hongos predominantemente del suelo que pueden invadir la hojarasca en cualquier momento, según sus necesidades nutritivas. Hering (1965) opina que ambos tienen poca o ninguna capacidad de descomponer la celulosa, pero al mismo tiempo muestran una alta capacidad de esporulación y germinación, que nosotros también hemos observado en la hoja e "in vitro", aparentemente no determinada por condiciones estrictas de temperatura y humedad. Su incidencia en cuanto a activos descomponedores de las hojas se supone que es baja en relación con la de las especies dominantes y subdominantes de otros grupos.

Grupo IV

La especie que presenta mayores frecuencias, superponiéndose parcialmente al GRUPO III, pero con un comportamiento diferente es

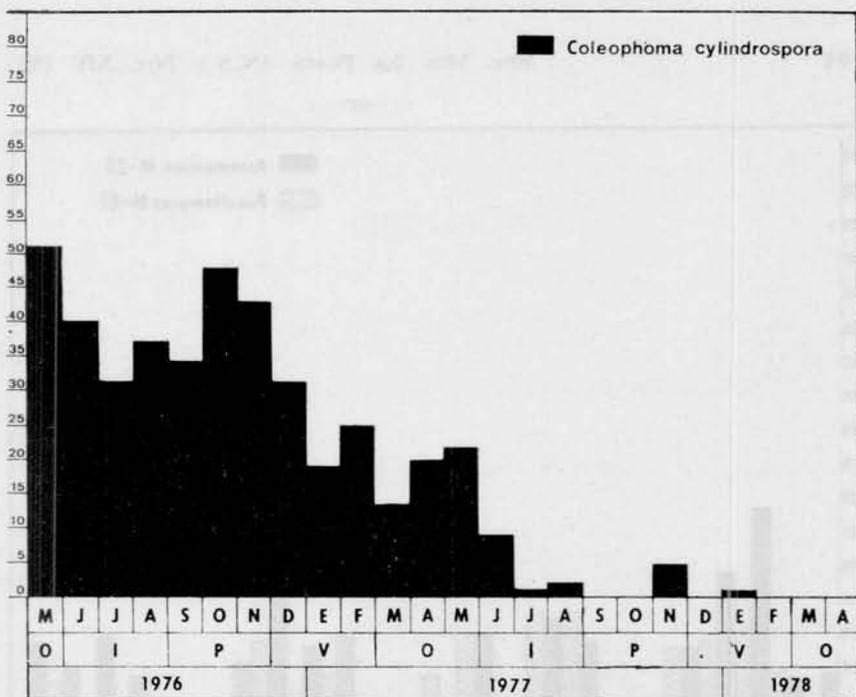


FIG. 7. — Clausura Quetrihué. Grupo II: frecuencias mensuales de *Coleophoma cylindrospora*.

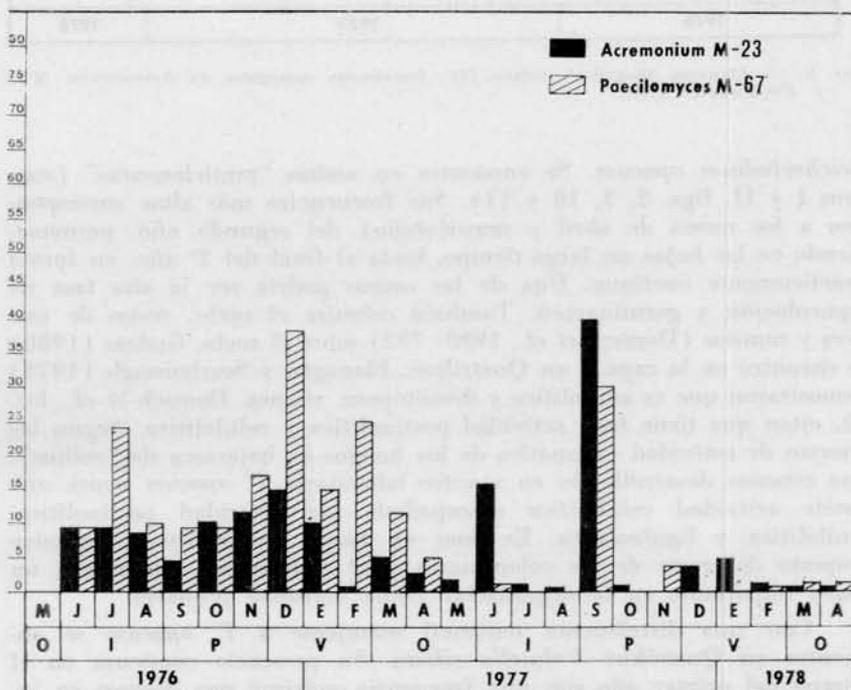


FIG. 8. — Clausura Gutiérrez. Grupo III: frecuencias mensuales de *Acremonium* M-23 y *Paecilomyces* M-67.

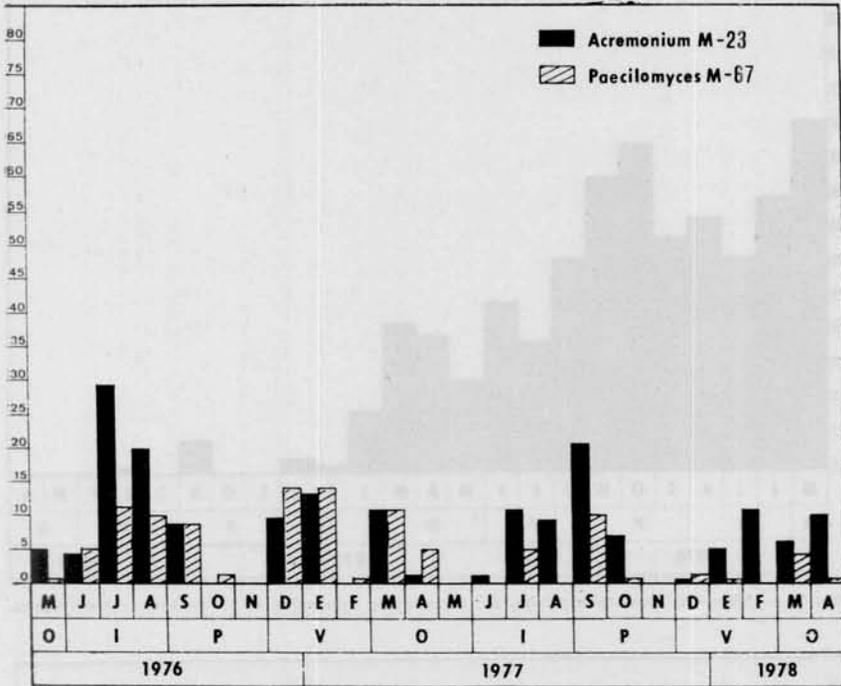


FIG. 9. — Clausura Quetrihué. Grupo III: frecuencias mensuales de *Acremonium* M-23 y *Paecilomyces* M-67.

Trichocladium opacum. Se encuentra en ambas "miniclausuras" (cuadros I y II, figs. 2, 3, 10 y 11). Sus frecuencias más altas corresponden a los meses de abril y mayo (otoño) del segundo año, permaneciendo en las hojas un largo tiempo, hasta el final del 2º año, en forma prácticamente continua. Una de las causas podría ser la alta tasa de esporulación y germinación. También coloniza el suelo, restos de madera y ramitas (Domsch *et al.*, 1980: 792) sobre el suelo. Godeas (1980) lo encontró en la capa F en Quetrihué. Flanagan y Scarborough (1974) demostraron que es amilolítico y descompone xilanos. Domsch *et al.*, *loc. cit.* citan que tiene baja actividad pectinolítica y celololítica. Según los ensayos de actividad enzimática de los hongos de hojarasca de "coihue", que estamos desarrollando en nuestro laboratorio *T. opacum* acusa una fuerte actividad celololítica acompañado por actividad pectinolítica, amilolítica y ligninolítica. Es pues un hongo competitivo y agresivo respecto del resto de los colonizantes y se deduce que desempeña un papel importante en la degradación como *saprófito primario*.

Con una distribución temporal semejante a *T. opacum* se encuentra en Quetrihué *Volutella ciliata*. Su presencia comienza en el verano del primer año con una frecuencia máxima que decrece en in-

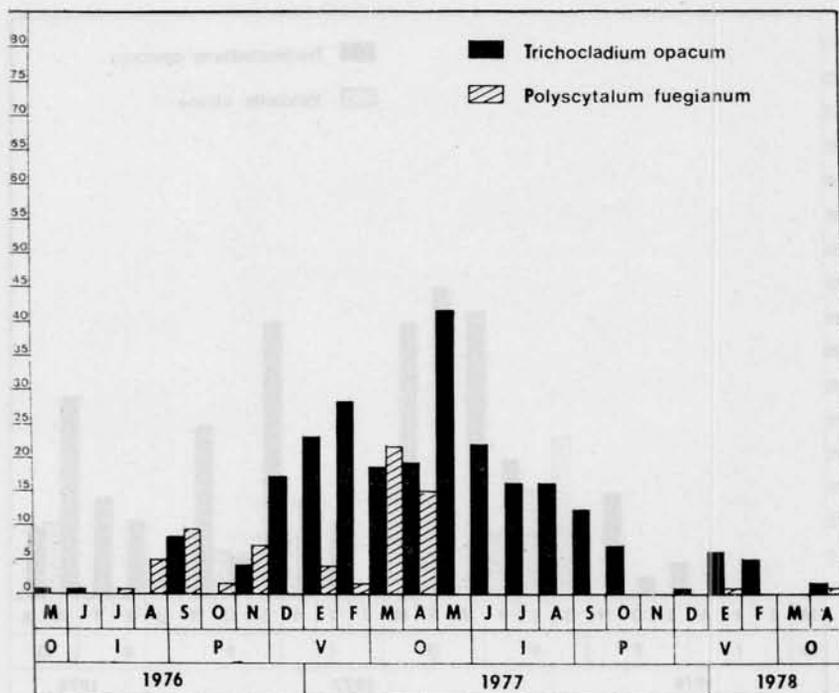


FIG. 10. — Clausura Gutiérrez. Grupo IV: frecuencias mensuales de *Trichocladium opacum* y *Polyscytalum fuegianum*.

vierno, para volver a aumentar en el verano del 2º año. Domsch *et al.*, (1980: 487) registra esta especie para suelo de bosques en zonas templadas y hojarasca de latifoliadas. Park (1976: 44) la registra como celulolítica, desarrollando su mayor actividad a niveles de N de 10.6 mg/l.

En Gutiérrez la situación difiere: el hongo con frecuencias relativamente bajas que acompaña temporalmente a *T. opacum* es *Polyscytalum fuegianum*. Este aparece en junio del primer año hasta mayo del segundo en forma esporulada. Sus frecuencias más altas se dan en el otoño del segundo año, cuando desaparece. *P. fuegianum* es un hifomicete típicamente folícola y característico de *Nothofagus*, cuyos conidios nacen de un estroma oscuro en conexión con hifas endofilas. En la hojarasca natural, es uno de los hongos más frecuentes y abundantes, que coloniza tanto las hojas verdes como las secas, estando presente durante todo el año (Gamundi *et al.*, 1983). Esta discrepancia de comportamiento en hojarasca natural y hojarasca de "trampa" podría deberse al tratamiento de la hoja, que al ser esterilizada para confeccionar la "trampa" ha modificado algunos nutrientes necesarios para su desarrollo en las primeras etapas, cuando la hoja está aún verde, lo que probablemente pueda condicionar su profuso desarrollo posterior.

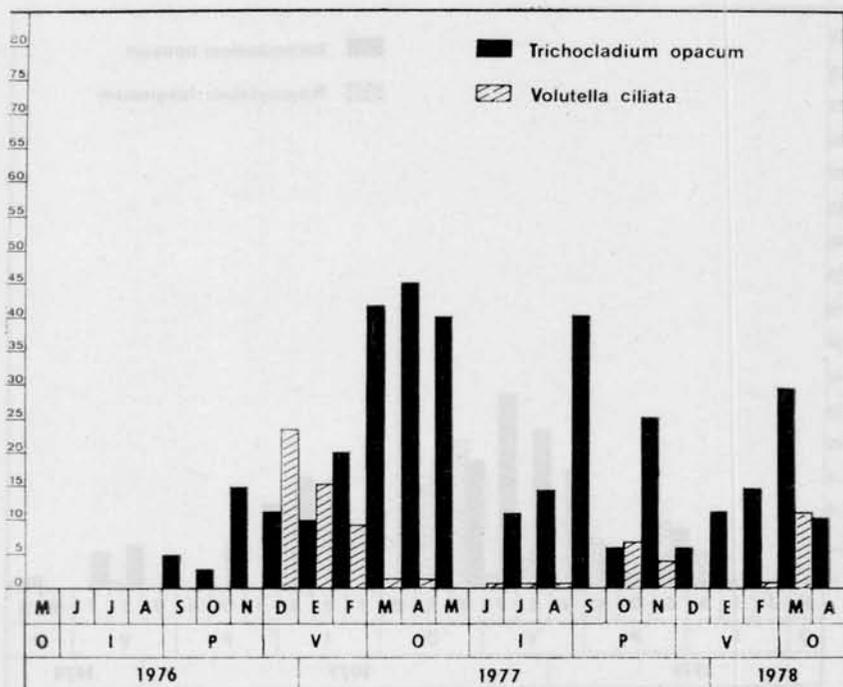


FIG. 11. — Clausura Quetrihué. Grupo IV: frecuencias mensuales de *Trichocladium opacum* y *Volutella ciliata*.

En Quetrihué aparece un grupo compacto (ver cuadro II) de bajas frecuencias, compuesto por *Chalara nothofagi*, *Ch. brevipes* y *Helicoon pluriseptatum*, que no se define en Gutiérrez, cuyas frecuencias máximas se extienden del otoño a la primavera del 2º año. El micelio de estas especies es superficial, por lo cual podrían considerarse colonizantes del filoplano. Tal vez su presencia esté más condicionada por la mayor humedad que hay en Quetrihué en esos meses que por factores nutricionales. Lamentablemente estas especies no pudieron aislarse para poder realizar ensayos de actividad enzimática. Tubaki y Yokoyama (1971) encontraron *Chalara* sp. en hojas esterilizadas de *Quercus phyllareoides* y *Castanopsis cuspidata* empleando técnicas similares a las usadas por nosotros, con una frecuencia pareja de noviembre a marzo (otoño-invierno) en Japón y por lo tanto mostrando una estacionalidad semejante a la de nuestro ensayo. *Helicoon pluriseptatum* es un hongo aeroacuático y está comprobado que es degradador de lignina (Fischer *et al.*, 1983). Aparentemente, este grupo compacto, que parcialmente coexiste con el GRUPO VI liderado por *T. opacum*, forma un definido grupo de *saprófitos primarios* de desarrollo restringido en el tiempo y a la "miniclausura" de Quetrihué.

Grupo V

Encontramos aquí una disparidad en la composición florística de ambas clausuras, en una etapa de la sucesión que comienza en el otoño del 2º año (teniendo en cuenta los organismos con mayor frecuencia), y se mantiene hasta el final del mismo. La única especie común de mayor frecuencia es: *Phialea nothofaginea* pero tiene un comportamiento diferente en las dos clausuras. En Gutiérrez *P. nothofaginea* se mantiene con altas frecuencias (40-50 %) desde abril del 2º año hasta el final de la experiencia, con un máximo en el verano. Es un ascomicete endofito en sus estados juveniles, que aparece sobre las venas de las hojas secas. No se conoce ningún aspecto de su fisiología porque no se ha podido cultivar pero por su posición en la hoja podría ser ligninofílico. En Quetrihué actúa con frecuencias muy bajas (hasta 12 %) que corresponde al mes de junio (invierno del 2º año), permaneciendo hasta el final del mismo. Siendo las condiciones climáticas de Gutiérrez más extremas que en Quetrihué, esta especie estaría más adaptada al xerofitismo. En Gutiérrez *P. nothofaginea* está acompañada por *Trochila tetraspora*, con una distribución semejante, pero con una frecuencia muy fluctuante y máximos en otoño y primavera. Tampoco esta especie pudo aislarse, pero se halló también en el muestreo de 4 años y 10 meses con una $f = 3.2 \%$ conjuntamente con *P. nothofaginea*, con $f = 6 \%$. Las evidencias indican que estas dos especies prosiguen colonizando las hojas muertas por un largo período y que se han adaptado a las fluctuaciones de nutrientes ocurridas durante casi cinco años. Ambas son SS y podrían categorizarse como competidoras (cuadros I y II, fig. 12).

En Quetrihué, este grupo está representado por otras especies: *Candelabrum spinulosum*, *Scolecobasidium dendroides* y *Anungitea fragilis* (fig. 13). Aparentemente por su posición en la sucesión, ocupan el mismo "sub-nicho" ecológico que *Phialea nothofaginea*-*Trochila tetraspora* en Gutiérrez. Esta suplantación de taxones, que están teóricamente explotando los mismos sustratos químicos ya fue observada por Flanagan y Scarborough (1974) en sus estudios sobre descomposición en la tundra, quienes establecieron que "el patrón de disimilitud taxonómica y similitud fisiológica se repite muchas veces en los hongos de la tundra" (*op. cit.*: 164).

Candelabrum spinulosum, por su distribución y frecuencia, asume en Quetrihué el papel de *P. nothofaginea*. En efecto, comienza a actuar en enero del 2º año (cuadro II) y alcanza su máxima frecuencia en el otoño. Su frecuencia permanece alta ($f = 48 \%$) al finalizar el 2º año, por lo que es probable que continúe presente en los meses subsiguientes. Uno de los factores limitantes de esta especie es la humedad, ya que es un hongo aeroacuático, lo cual se manifiesta por su muy baja frecuencia en Gutiérrez (hasta $f = 7 \%$), un sitio más xerofítico. En cuanto a su presencia, los datos son concordantes con los obtenidos en el estudio de la hojarasca natural (Gamundí *et al.*, 1983). Tubaki y Yokoyama (1973) citan esta especie como estival, ya que

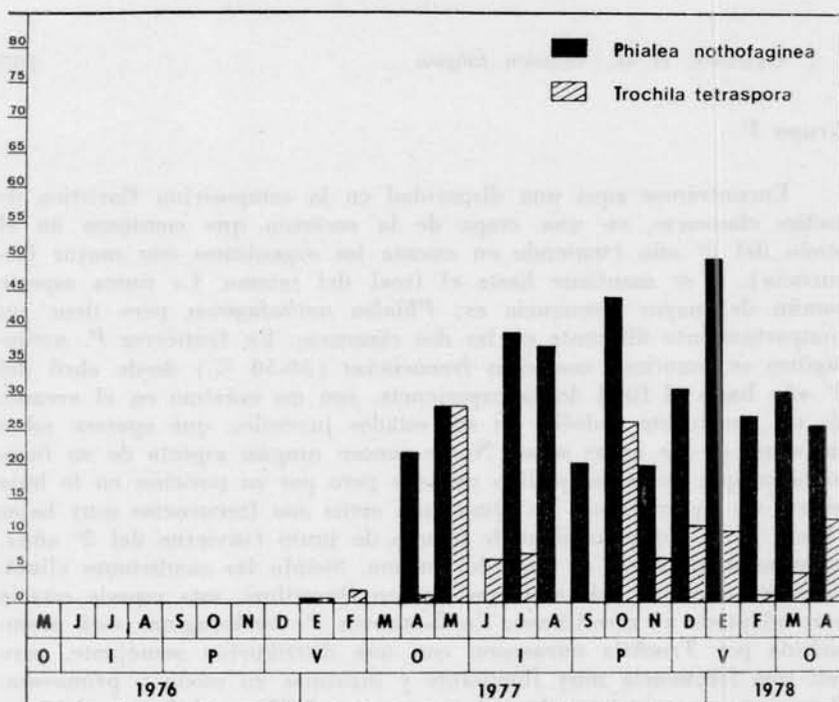


FIG. 12. — Clausura Gutiérrez. Grupo V: frecuencias mensuales de *Phialea Nothofaginea* y *Trochila tetraspora*.

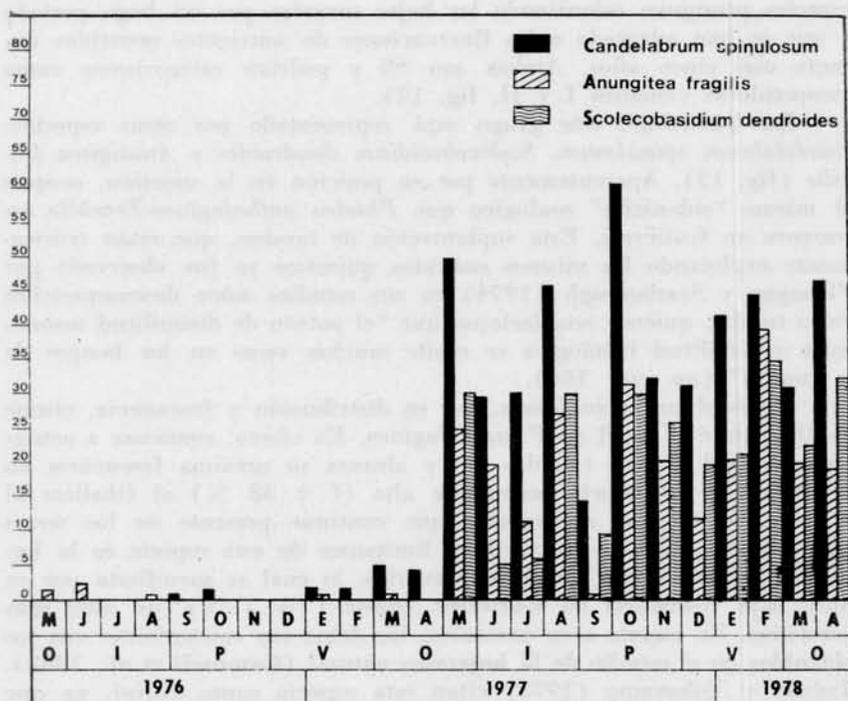


FIG. 13. — Clausura Quetruhué. Grupo V: frecuencias mensuales de *Candelabrum spinulosum*, *Anungitea fragilis* y *Scolecobasidium dendroides*.

en Japón, esa es la estación donde la temperatura y humedad son altas. Abdullah y Fischer (1984) la encontraron colonizando hojas caídas de *Fagus sylvatica*, *Acer pseudoplatanus*, *Quercus robur* y *Pinus strobus*, apareciendo tempranamente en hojas de *Q. robur* y *A. pseudoplatanus* y a los 10 meses en *P. strobus*. En nuestro ensayo se inicia al 4º mes, pero con una baja frecuencia ($f = 1\%$), desaparece unos meses y reaparece en mayo del 2º año con alta frecuencia.

Scolecobasidium dendroides alcanza sus frecuencias máxima ($f = 35\%$) en el verano del 2º año y continúa hasta finalizar el mismo. Las frecuencias decrecen en invierno, pero son bastante parejas el resto del año.

Anungitea fragilis se observa con muy baja frecuencia al iniciarse la sucesión, pero en el otoño del 2º año presenta frecuencias relativamente altas ($f = 35\%$), que se mantienen hasta el final de la experiencia, con un pico en febrero (verano). Está también presente a los 4 años y 8 meses con una $f = 10\%$.

La asociación de las tres especies nombradas ya se observó en nuestro trabajo anterior (*op. cit.*) y sus máximas frecuencias correspondieron al mes de enero, por lo que se las consideró "estivales preferentes".

Del análisis de las figuras 12 y 13 se desprende que el GRUPO V es homogéneo en cuanto a su distribución en el tiempo, a partir del 11º-12º mes y que las frecuencias se mantienen sin decrecer hasta finalizar el mes 24º, lo que sugeriría que este grupo sigue actuando durante el tercer año. Es posible que se trate de *saprófitos secundarios*, que actúan una vez que los *saprófitos primarios* (GRUPOS III y IV) han desdoblado la celulosa, hemicelulosas y pectina en compuestos hidrocarbonados más simples que ellos utilizan. Esto solo podrá comprobarse cuando se realicen los tests de actividad enzimática de las especies.

Grupo VI

Comienza a actuar, en general, en la segunda primavera, o sea a los 16 meses de iniciado el ensayo. Está conformado por las mismas especies dominantes y subdominantes en las dos "miniclausuras": *Verticillium psalliotae*, *Monacrosporium gephyropagum* y *Mucor circinelloides*, comunes a ambas clausuras. Sus frecuencias son muy variables mes a mes, lo que hace suponer que el factor climático es importante para su esporulación (cuadros I y II, figs. 14 y 15).

Verticillium psalliotae está registrado por Domsch *et al.*, (1980) como un hongo del suelo, que crece también sobre textiles, mudas de colémbolos, ácaros o como micoparásito. Nosotros lo hemos encontrado frecuentemente sobre mudas de colémbolos. Por todo ello, no es un hongo estrictamente folícola y creemos que proviene del suelo e invade el filoplano, cuando encuentra sobre él los nutrientes remanentes necesarios para su desarrollo. Este hongo se encuentra aún en las hojas a 5 años y 10 meses con una $f = 4\%$.

Monacrosporium gephyropagum es un hongo nematófago del suelo,

pero invade el filoplano cuando la hoja está bastante degradada. Aún se encuentra a los 4 años y 10 meses.

Mucor circinelloides, es, como la mayoría de las Mucorales, un hongo sacarofílico. En esta sucesión aparece muy tarde, por lo que se comportaría como sacarofílico secundario, nutriéndose de los azúcares simples provenientes de la descomposición de celulosas, hemicelulosas y pectinas, que degradarían los saprófitos primarios. Podrían categorizarse como hongos del suelo y depredadores.

Anungitea fragilis, calificada por afinidad con otros hongos como perteneciente al GRUPO V en Quetribué, se asocia al GRUPO VI en Gutiérrez, persistiendo en este sitio a los 4 años y 10 meses.

Es evidente que este grupo actúa mucho más allá del 2º año, ya que sus frecuencias pueden decrecer, quizá debido a factores climáticos estacionales, pero siempre reaparecen más tarde.

C. LISTA 2: ESPECIES PRESENTES A LOS 4 AÑOS Y 10 MESES EN TRAMPA (GUTIÉRREZ).

Especies	Frecuencias
	(Sobre un total de 120 hojas)
<i>Monacrosporium gephyropagum</i>	10.5 %
<i>Anungitea fragilis</i>	10 %
<i>Paecilomyces M-67</i>	6 %
<i>Trichoderma</i> sp.	6 %
<i>Phoma</i> sp.	4 %
<i>Verticillium psalliotae</i>	4 %
<i>Phialea nothofaginea</i>	3.2 %
<i>Cladosporium cladosporioides</i>	3.2 %
<i>Geomyces</i> sp.	3.2 %
<i>Mortierella</i> sp.	3.2 %
<i>Pezizella</i> sp.	2.4 %
<i>Aphanocladium album</i>	1.6 %
<i>Trochila tetraspora</i>	1.6 %
<i>Penicillium</i> sp.	1.6 %
<i>Trichocladium diversicoloratum</i>	0.8 %
<i>Ulocladium atrum</i>	0.8 %
<i>Cylindrocarpon tenue</i>	0.8 %
<i>Gliomastix murorum</i>	0.8 %
<i>Sympodiella gracillispora</i>	0.8 %
<i>Chordana pauciseptata</i>	0.8 %
<i>Zoellneria eucalypti</i> (T)	0.8 %
<i>Physarum</i> sp.	0.8 %

CONCLUSIONES

La hojarasca de *Nothofagus dombeyi*, por su alto contenido en lignina (24.6 %) y el carácter coriáceo de la hoja, con su gruesa

cutícula presupone un sustrato de lenta descomposición en su ambiente natural por efecto de los microorganismos. Se sabe que la descomposición de la lignina produce polifenoles que son inhibidores del desarrollo de los hongos, lo que podría ser una de las causas que determinan una degradación lenta. Esto podría confirmarse con estudios para determinar la tasa de descomposición, que llevaremos a cabo en el futuro. Las hojas de *N. dombeyi* en cuanto a la resistencia a la descomposición son comparables a las de *Fagus sylvatica*, donde Hogg y Hudson (1966) citan que permanecieron intactas entre la hojarasca a los 18 meses de enterradas. Es notable que casi a los 5 años de iniciada la sucesión no hayan aparecido basidiomicetes como *Mariasmium hemimycena* y *Sistotrema brinkmanni*, citados en la lista florística de la hojarasca natural (Gamundí *et al.*, 1983: 131). Comparando las listas de especies aparecidas en la hojarasca natural y hojarasca de "trampa" durante dos años, se ha calculado que están presentes en estas solamente un 70 % del total. Esta sería otra evidencia que indica que la sucesión no se ha consumado, o sea, que al cabo de cinco años no se ha llegado a un estado "climax" de la comunidad fúngica de la hojarasca.

Puede apreciarse que al tratar *Cladosporium cladosporioides* y explicar su comportamiento ecológico (pág. 13), interpretamos que puede utilizar al principio una estrategia, que categorizamos de *ruderal*, pero dadas otras condiciones de perturbación, se adaptaría a una estrategia "stress" *tolerante*. Si bien en Plantas Vasculares un cambio de estrategia es objetable, consideramos que en el caso de los hongos la situación varía. En efecto, los hongos son organismos fisiológicamente flexibles. Quizá baste para ejemplificar, que un hongo pleomórfico (*holomorfo*) coloniza distintos habitats y puede tener una fase (o fases) asexual, denominada *anamorfo*, parásita y agresiva, con una alta tasa de esporulación, que es la fase propagativa o de infección y una fase sexual (*teleomorfo*) saprófita, que desarrolla lentamente en un sustrato diferente y con condiciones ambientales (climáticas) también diferentes. ¿Podemos decir que tal organismo tiene una sola estrategia?

Es necesario pues, adentrarse en la fisiología fúngica para interpretar los esquemas ecológicos, aún cuando se hayan adaptado, como es el caso del de Pugh (1980) de la propuesta de Grime (1979).

Por ello el primer autor ha modificado, para adecuar a la ecología fúngica, el concepto de *perturbación* de Grime.

Si se comparan los *Grupos de taxones estacionales* (Gamundí *et al.*, *op. cit.*: cuadros I y II) y los *Grupos sucesionales* del presente trabajo (Cuadros I y II), puede apreciarse cierta coherencia general en cuanto a la estacionalidad de las especies y las frecuencias, dado que tanto en los primeros como en los grupos sucesionales las especies dominantes y subdominantes coinciden. Hay, empero, excepciones que merecen destacarse. Especies como *Penicillium implicatum*, *P. canescens*, *P. thomii*, *Aspergillus versicolor*, *Oidiodendron tenuissimum*, *Trichoderma koningii*, *T. polysporum*, que tienen importantes frecuencias en los "Grupos primaverales", se presentan en la sucesión con muy bajas frecuencias y bastante dispersos. Entre las explicaciones posibles a este hecho cabe

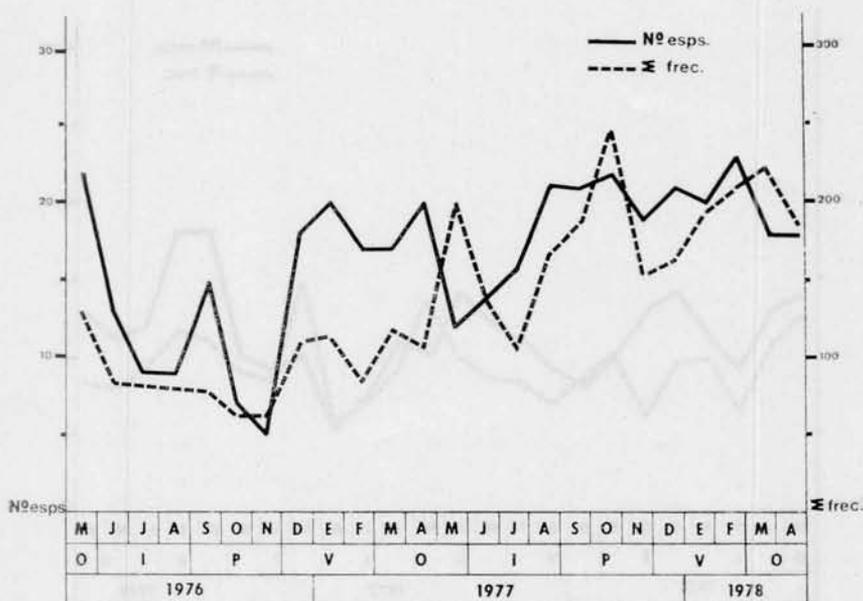


FIG. 16. — Variación del número y sumatoria de frecuencias de especies en Lago Gutiérrez (1976-1978).

mencionar la siguiente: en el ensayo de *Grupos estacionales* se utilizó un muestreo heterogéneo de hojarasca, lo que denominamos "hojarasca natural", compuesto por hojas en distintas etapas de descomposición, mientras que en la experiencia de *Grupos sucesionales* se parte de un muestreo subjetivo (hojas esterilizadas y elegidas) para asegurar la homogeneidad de la estructura física y química de las hojas y la ausencia de anteriores colonizadores. Es lógico que las especies arriba mencionadas no tengan gran incidencia en el ensayo de 2 años de sucesión porque el sustrato no les proveyó de los nutrientes necesarios para su desarrollo, pues en esa etapa la sucesión no está "concluida". O que tales especies no son típicamente folícolas, sino que ocasionalmente, invaden las hojas, y provienen del suelo. La presencia de algunos *Penicillium* y *Trichoderma* a los 4 años y 10 meses de la sucesión podría avalar la primera hipótesis.

Observando las figuras 16 y 17, que muestran la *frecuencia* total de especies y la *riqueza* por mes en ambas "miniclausuras", se pueden extraer las siguientes conclusiones: En Gutiérrez la máxima frecuencia y riqueza de especies se da en la primavera y verano del 2º año, o sea, entre los meses 18º y 21º. En Quetrihué la máxima frecuencia y riqueza de especies se da en verano del 2º año (20º mes). Los mínimos de los mismos parámetros ocurren en ambos sitios en el invierno del 2º año (mes 16º). Por lo que se deduce que la colonización fúngica,

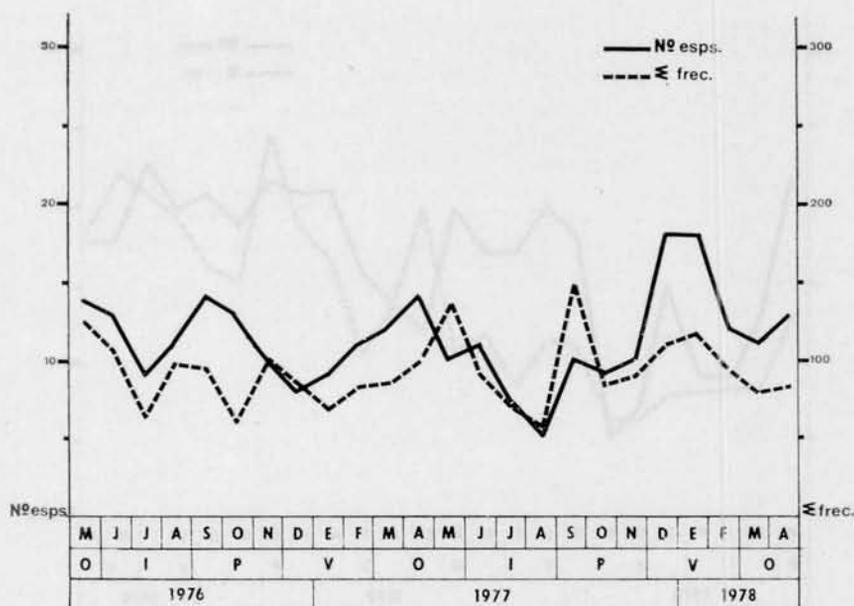


FIG. 17. — Variación del número y sumatoria de frecuencias de especies en Península Quetrihué (1976-1978).

en función de la esporulación, es más activa cuando la temperatura aumenta. Es evidente que el micelio es el degradador activo del sustrato, especialmente el endofítico. Pero no hay ninguna posibilidad de determinar una especie por su micelio, de donde es imprescindible detectar la fase esporulada para poder determinar, en primer lugar, en qué etapa de la sucesión interviene; luego, por inferencia, utilizando los tests de actividad celulolítica, amilolítica, pectinolítica, ligninolítica, etc., aunar los datos que permitan acercarse a la función real que desempeñan los hongos que colonizan la hojarasca. Este último tema es el que estamos desarrollando actualmente, y que será objeto de nuestro próximo trabajo.

AGRADECIMIENTOS

Queremos expresar nuestro agradecimiento especial a las Instituciones que colaboraron en la prosecución de este trabajo: Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por los subsidios acordados; Servicio Meteorológico Nacional por el generoso préstamo del instrumental; Servicio Nacional de Parques Nacionales y Gendarmería Nacional por el apoyo logístico en el Parque Nacional Nahuel Huapí. A los Intendentes de ese Parque, Sres. Diego Neil y Ernesto Giachino, al Ing. Agr. Alberto Suero por la ayuda recibida en

todo momento y muy especialmente a los Guardaparques Oscar Avila Cueto y Pedro Benavente, quienes mensualmente enviaron las muestras.

Asimismo, agradecemos al Dr. Jorge Frangi por la crítica lectura del manuscrito y sus atinadas sugerencias. Al Sr. Jorge Chayle por el mecanografiado del manuscrito.

BIBLIOGRAFIA

- ABDULLAH, S. K. y FISHER, D. P., 1984. Aeroaquatic fungal flora of two static water habitats in Devon. *Trans. Br. Mycol. Soc.*, 82 (2): 361-365.
- CABRAL, D., 1982. Contribución al estudio de la filofera de *Eucalyptus viminalis*. Dinámica de las poblaciones. Tesis inéd., 146 pp. Univ. Buenos Aires, Fac. Ciencias Exactas y Naturales.
- DICKINSON, C. H., 1965. The mycoflora associated with *Halimione portulacoides*. III. Fungi on green and moribund leaves. *Trans. Br. Mycol. Soc.*, 48 (4): 603-610.
- DOMSCH, K. H., GAMS, W. y ANDERSON, T. H., 1980. *Compendiums of Soil Fungi*. Academic Press, N. York, London, Toronto, Sydney, S. Francisco. Vols. 1 y 2.
- FERNÁNDEZ CIRELLI, A. y LEDERKREMER, R. M. DE, 1984. Composición en azúcares de hojarasca de *Nothofagus dombeyi*. *An. Asoc. Quím. Argent.* 72: 119-125.
- FISHER, P. J., DAVEY, R. A. y WEBSTER, J., 1983. Degradation of lignine by aeroaquatic Hyphomycetes. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 80 (1): 166-170.
- FLANAGAN, P. W. y SCARBOROUGH, A. M., 1974. Physiological Groups of decomposer Fungi on Tundra plant remains. En: HOLDING, A. J., HEAL, O. W., MACLEAN, S. F. & FLANAGAN, P. N. (Ed.), *Soil organisms and Decomposition in Tundra. Tundra Biome Steering Committee*. Stockholm, pp. 159-181.
- FRANGI, J., 1976. Descripción florística estructural de un "stand" de bosque de *Nothofagus dombeyi* en Lago Gutiérrez (Prov. Río Negro). *Darwiniana* 20 (3-4): 577-585.
- FRANKLAND, J. C., 1966. Succession of fungi on decaying petioles of *Pteridium equilinum*. *J. Ecol.* 54: 41-63.
- GAMUNDI, I. J., ARAMBARRI, A. M. y GIAIOTTI, A. L., 1977. Micoflora de la hojarasca de *Nothofagus dombeyi*. *Darwiniana* 21 (1): 81-114.
- 1977. Micoflora de la hojarasca de *Nothofagus dombeyi* II. *Darwiniana* 22 (1-3): 189-216.
- 1981. Micoflora de la hojarasca de *Nothofagus dombeyi* III. *Darwiniana* 23 (2-4): 327-348.
- GAMUNDI, I. J., ARAMBARRI, A. M., FRANGI, J. y SPINEDI, H. A., 1983. Variación estacional de la hojarasca de *Nothofagus dombeyi*. *Rev. Mus. La Plata, Bot.* 13 (74): 123-141.
- GARRETT, S. D., 1963. *Soil Fungi and Soil fertility*. Pergamon Press, Oxford, 165 pp.
- CODEAS, A., 1983. Estudios cuali y cuantitativos de los hongos del suelo del bosque de *Nothofagus dombeyi*. *Ciencia del suelo* 1, Nº 1: 21-31.
- GRIFFIN, D. M., 1972. *Ecology of Soil Fungi*. Chapman & Hall. London, 193 pp.
- GRIME, G. P., 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. Chichester, New York, Brisbane & Toronto. J. Wiley.
- HERING, T. F., 1965. The succession of fungi in the litter of a lake district oakwood. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 48: 391-408.

- HOGG, B. y HUDSON, H. J., 1966. Microfungi en leaves of *Fagus sylvatica*. 1º The microfungal succession. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 49 (2): 185-192.
- HUDSON, H. J., 1968. The ecology of fungi on plant remains above the soil. *New Phytol.* 67: 837-874.
- HUDSON, H. J. y WEBSTER, J., 1958. Succession of fungi on decaying stems of *Agropyron repens*. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 41: 165-177.
- MUELLER-DOMBOIS, D. y ELLENBERG, H., 1974. *Aimes and methods of Vegetation Ecology*. J. Wiley Intern.
- FARK, D., 1976. Carbon and nitrogen levels as factors influencing fungal decomposers. Ed. ANDERSON, J. M. & MACFADYEN, F. (Ed.), *The role terrestrial and aquatic organisms in Decomposition Processes*, Chapt. 3, pp. 41-59. Blackwell, London.
- PUGH, G. J. F., 1980. Strategies in fungal ecology. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 75 (1): 1-14.
- SUTTON, B. C., 1980. The Coelomycetes. Comm. Mycological Institute Kew, Surrey, England, 696 pp.
- TUBAKI, K. y YOKOYAMA, T., 1971. Successive fungal flora on sterilized leaves in litter of forests. I. *Inst. Ferm. Osaka, Res. Comm.* N° 5: 24-42.
- TUBARI, K. y YOKOYAMA, K., 1973. Idem II. *Ann. Rep. Inst. Ferm. Osaka* N° 6: 18-26.
- WEBSTER, J., 1956. Succession of fungi on decaying cocksfoot culms. I. *J. Ecol.* 44: 517-544.

Manuscrito recibido el 27 de febrero de 1985.

Manuscrito revisado recibido el 26 de abril de 1985.