



Estructura de las comunidades de hongos micorrizógenos arbusculares en algunos ecosistemas naturales o afectados por la minería en Moa, Cuba Communities structure of arbuscular mycorrhizal fungi in some natural or affected by mining ecosystems in Moa, Cuba

Ricardo A. Herrera-Peraza^{1†}, Yamir Torres-Arias¹ y Eduardo Furrázola^{1*}

Palabras clave: bosques, continuum *r-K*, especies indicadoras, micorrizas arbusculares, taxonomía

Key words: arbuscular mycorrhizas, forests, indicators species, *r-K* continuum, taxonomy

Recibido: 14/01/2014

Aceptado: 07/04/2016

RESUMEN

Se presenta el análisis de las estructuras de las comunidades de Glomeromycota, compuesta por 62 especies o tipos de espora en 17 sitios de muestreo en Moa y se comparan los resultados obtenidos con los de Sierra del Rosario. Se determinaron cuatro grupos de especies de Glomeromycota: a) los más relacionados con los pinares naturales, b) los más relacionados con bosques que presentan concentraciones altas de calcio y magnesio, c) los que participan indistintamente en los dos tipos de bosques naturales anteriores y/o en algunas de las plantaciones, ocupando posiciones intermedias, y d) los que no tienen relación alguna con los dos tipos de bosques naturales pues su presencia es exclusiva de las plantaciones. Se pone de manifiesto la existencia en Moa de 11 especies de Glomeromycota que pueden ser consideradas como indicadoras de suelos ultramáficos, calcáreos, ricos en aluminio, o excesivos en níquel, cobalto y/o cobre. Se comprueba que la Teoría Triangular C-S-R de Grime tiene aplicación limitada en Moa y que la División Glomeromycota en dicho territorio se caracteriza por especies productoras de esporas muy pequeñas y con distribuciones binomiales negativas que sugieren la presencia de flóruas ancestrales y ricas en endémicos locales, al igual que sucede con las plantas vasculares y otros taxones.

ABSTRACT

The analyses of Glomeromycota communities' structure consisting of 62 species or spore morphotypes in 17 sampling sites in Moa and the comparison with other results previously obtained in Sierra del Rosario are presented. Overall four groups of Glomeromycota species were determined: a) the most related to natural pine forests, b) the most related with forests that have high concentrations of calcium and magnesium, c) participating equally in the two types of natural forests above and / or in some plantations, occupying intermediate positions, and d) which have no relation to the two types of natural forests because their presence is exclusive in plantations. It also highlights the existence of 11 glomeromycotan species in Moa that can be considered as indicators of ultramafic, calcareous, rich in aluminum, or excessive nickel, cobalt and / or copper soils. At the same time, it is found that the Grime Triangular Theory (C-S-R) has limited application in Moa and the Glomeromycota Division in that territory is characterized by producing species with very small spores and negative binomial distributions that suggest the presence of ancient and rich floras in local endemic, as is the case with vascular plants and other taxa.

* Autor para correspondencia. eduardof@ecologia.cu

¹ Instituto de Ecología y Sistemática, Ministerio de Ciencia, Tecnología y Medio Ambiente,

Carretera de Varona 11835 e/ Oriente y Lindero, Calabazar, Boyeros, La Habana 19, C.P. 11900. La Habana, Cuba.

INTRODUCCIÓN

Las micorrizas arbusculares y vesículo-arbusculares constituyen una simbiosis universal que interviene en los procesos funcionales y sucesionales de todas las comunidades vegetales en el planeta, principalmente en las terrestres (Sieverding, 1991; Herrera-Peraza *et al.*, 2004). Los hongos responsables de constituir esta simbiosis pertenecen a la División Glomeromycota (Shuessler *et al.*, 2001).

Cada vez son menos frecuentes los trabajos dedicados a la caracterización taxonómica y estructural de las comunidades de Glomeromycota asociadas a ecosistemas naturales. En este sentido, se conocen los trabajos realizados en varios ecosistemas de La Gran Sabana, Venezuela (Cuenca y Lovera, 1992), por Stürmer y Bellei (1994) en dunas costeras de Santa Catarina, en Brasil, por Montilla *et al.* (2002) en los páramos andinos de Venezuela, por Bever *et al.* (1996) en campos abandonados después de varios años de cultivos en el campus de la Universidad de Duke, NC, USA, y otros pocos trabajos.

Aunque en Cuba han sido estudiadas las especies de Glomeromycota presentes en distintos ecosistemas de todo el país, la mayoría de los trabajos se han concentrado en la Reserva de la Biosfera Sierra del Rosario (Herrera *et al.*, 1988, 1997). Algunos de los reportes cubanos sobre Glomeromycota en ecosistemas ultramáficos (sobre serpentinita) se han referido al descubrimiento de nuevas especies (Ferrer y Herrera, 1980; Herrera-Peraza *et al.*, 2003).

El presente trabajo pretende caracterizar la estructura de distintas comunidades de especies de Glomeromycota en sitios de Moa, provincia Holguín, Cuba. También presentamos los primeros intentos para clasificar las estrategias *r* y *K* (MacArthur y Wilson, 1967) en hongos de la división presentes en Moa, mediante la utilización de análisis de multivariados de agrupamiento y ordenación, que incluyen, además de algunos programas comunes disponibles, el uso del Análisis de Correspondencia Canónica, el empleo del método de Dufrene y Legendre (1997), la prueba de Monte Carlo para distinguir la significación estadística de las correlaciones canóni-

cas y los valores de indicación de las especies, y otros métodos para conocer, entre otros aspectos, cuáles son los patrones que caracterizan las estructuras de la División Glomeromycota en ecosistemas oligotróficos (Moa) o eutróficos (Sierra del Rosario) y la utilidad de la Teoría Triangular "C-S-R" de Grime (Wilson y Lee, 2000) con vistas a caracterizar los cambios en la estructura de la comunidad debidos a las perturbaciones ambientales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para los análisis se emplean tanto análisis de exploración multivariada como análisis estadísticos clásicos para comparar las matrices de datos taxonómicos o ambientales mediante el empleo de relaciones por chi cuadrado, análisis de agrupamiento, análisis de correspondencia canónica (CCA), método de Dufrene y Legendre para conocer el valor de las especies como indicadores (valores IV) y la prueba de Monte Carlo para identificar el valor significativo de tanto el CCA como los valores de indicación. Se presentan además otros análisis descriptivos para conocer las estructuras de las comunidades.

Sitios de Muestreo

Fueron realizados muestreos de suelo, hasta 15 cm de profundidad en tres zonas cercanas a la ciudad de Moa: un bosque conservado con pinos y otras especies, remanente dentro de un área contaminada por la minería a cielo abierto, en un sector conocido como Vista Alegre; plantaciones de casuarinas y pinos; y un bosque natural de pinos y otras especies. A continuación se describen los tres sitios estudiados:

Vista Alegre (BVA): Fue examinado un sector comprendido entre las coordenadas 21° 46'02", 21° 43'18" N y 79° 06'52", 79° 04'35" W expuesto intensamente no sólo a las actividades mineras de extracción y transporte en los alrededores del área, sino también a la contaminación industrial de los humos con SO₂ producidos por las chimeneas de la fábrica Pedro Soto Alba causantes de lluvias ácidas (Instituto de Meteorología, 1995). No obstante, Vista Alegre puede ser considerada como un bosque bien preservado, que aun presenta los elementos propios de un pinar. El estrato arbóreo es de 12 a 15 m de

altura. Las muestras fueron colectadas en el borde del bosque, cercano a la carretera que va al área de explotación de la mina. La vegetación en los sitios de colecta estaba compuesta por pequeñas macollas dispersas de *Rynchospora* spp. así como poblaciones de *Cirilla* sp., *Jacaranda* sp., *Guetarda* sp. y sobre todo *Metopium venosum*. En total fueron colectadas tres muestras denominadas: BVA01, BVA02 y BVA03.

Bosque Natural de la Empresa Minera Ernesto Che Guevara (BFab): El área se caracteriza por presentar un pinar típico con *Pinus cubensis* como especie dominante. En ella se observa una elevada diversidad de plantas vasculares, y en la zona de colecta, el pinar es algo más abierto (cobertura aprox. 50 a 60%), y el estrato arbóreo es de 10 a 12 (- 15) m de alto en algunos pinos más robustos. Esta zona en estudio se encuentra al SSE de la Oficina de la Mina en las cuadrículas N 53-54, aproximadamente a 2 km de la misma, en una zona alomada, a 500 m del río Yagrumaje. Dos de las muestras BFab01(D) y BFab02(D) fueron colectadas en asociación con *Dracaena* sp., mientras que BFab03 y BFab04 fueron colectadas en el resto del sotobosque circundante, caracterizado por ser poco denso y con predominio de arbolitos y arbustos del bosque. En este sitio la hojarasca es abundante.

Plantaciones: Se incluyen varias plantaciones de casuarinas con árboles de 5 - 6 años y pinos con árboles de 3.5 años de plantados. En todas existe una buena cobertura del suelo con abundante hojarasca. Las áreas circundantes a las plantaciones y las propias plantaciones antes de ser reforestadas constituían zonas con suelo desnudo con posterioridad al cese de las actividades de minería a cielo abierto. En las plantaciones el suelo que se emplea es transportado. En general se trata de una mezcla proveniente de las zonas donde se acumula el suelo separado en las áreas de destape, que vuelve a ser esparcido sobre el sustrato desnudo después del cese de la actividad minera. En general, la superficie del suelo es removida antes de comenzar la actividad y el sustrato es entonces acumulado en distintos sectores del área minera. Para la siembra de dichas plantaciones se practican hoyos de siembra y en cada uno, antes de colocar la nueva plántula se añaden

de en el fondo 1 kg de una mezcla de cachaza y estiércol (1:1, v/v). En los alrededores se encuentran otras áreas repobladas con marañón. Las plantaciones estudiadas se encuentran al W y a menos de 1 km de la oficina de la mina. Fueron colectadas 4 muestras en plantaciones de casuarinas (Cas01 a Cas04) y 4 en plantaciones de pinos (Pin01 a Pin04).

Análisis de las especies de Glomeromycota

En los sitios visitados fueron colectadas muestras de suelo para conocer los hongos glomeromicetos (pertenecientes a la División Glomeromycota, productores de micorrizas arbusculares) presentes. Primeramente, las muestras de suelo fueron secadas al aire y tamizadas por 2 mm. A continuación fueron procesadas utilizando la técnica del tamizado en húmedo y decantado del sustrato ("wet sieving and decanting", Gerdemann y Nicolson, 1963) y centrifugadas en gradiente de sacarosa 2M (Sieverding, 1991). Las esporas fueron colectadas con pipetas Pasteur bajo microscopio estereoscópico y clasificadas de acuerdo con las características generales de las especies o morfoespecies observadas. A continuación, fueron montadas en portaobjetos con PVLG o PVLG-Melzer (Internacional Vesicular Arbuscular Mycorrhizal Collection, INVAM, <http://www.invam.caf.wvu.edu>).

Para la clasificación de las especies encontradas fueron utilizados los trabajos con las descripciones originales de las especies que actualmente se reportan para Glomeromycota y además, las revisiones generales existentes (Schenck y Pérez, 1990). Cuando fue necesario, los morfotipos o especies fueron comparados con los ejemplares existentes en el Herbario Nacional de Cuba.

La caracterización taxonómica de las especies o tipos encontrados y otros análisis relacionados, que sirven como base para el presente trabajo pueden consultarse por separado (Torres-Arias *et al.*, 2005). Para el presente trabajo nos basamos en los datos de Torres-Arias *et al.* (2005) y fueron estimados los biovolúmenes individuales promedio para cada especie de hongo (biovolumen de una espora) mediante la fórmula de una esfera ($= 4\pi r^3/3$) presentándose los valores en mm^3/dm^3 , correspondientes a

las poblaciones de cada sitio, una vez conocidos los conteos de esporas para cada especie o tipo.

Análisis químico de los suelos

Las muestras de suelo colectadas en Moa fueron analizadas en el Centro Federal de Investigaciones Biológicas para la Agricultura y la Silvicultura (BBA, Berlín, Alemania). El análisis de nitrógeno y carbono fue realizado empleando un Analizador CHNS Vario El, mientras que para otros elementos se utilizó el método de extracción con ácido nítrico y las determinaciones fueron realizadas en equipos de espectrometría de absorción atómica (AAS) o acoplamiento inducido por plasma (ICP). La [Tabla 1](#) muestra los resultados obtenidos para los elementos correspondientes a los sitios considerados en el presente trabajo.

Análisis de exploración multivariada y estadísticos

Para examinar la estructura de las comunidades de Glomeromycota en los sitios estudiados fueron empleados los programas NTSYSpc versión 2.10j (Rohlf, 1993; Copyright ©Applied Biostatistics Inc., 1986-2000, *all rights reserved worldwide*) y PC-ORD versión 4.5 (McCune y Mefford, 1999).

La matriz de elementos químicos fue inicialmente procesada para conocer el agrupamiento de las distintas parcelas. Posteriormente se conformó una matriz mayor incluyendo, además de los elementos químicos, los valores correspondientes a los biovolúmenes de esporas de hongos de Glomeromycota (en mm^3/dm^3). En ambos casos, las matrices fueron procesadas empleando en el programa NTSYS-pc la Distancia por Chi Cuadrado como coeficiente de intervalo. Posteriormente, las matrices resultantes fueron procesadas por SAHN (sequential, agglomerative, hierarchical and nested clustering methods) usando el método UPGMA (unweighted pair-group method, arithmetic average). En todos los casos fue empleada la opción FIND, que encuentra todos los fenogramas posibles. Con esta opción, la obtención de un sólo fenograma evidencia una gran fortaleza del resultado. Finalmente, fueron obtenidas las matrices de valores cofenéticos para cada fenograma mediante el programa COPH.

Para conocer las diferencias significativas entre las medias de distintos tratamientos fueron usadas las posibilidades brindadas por el programa SPSS versión 10.0. En este sentido fueron realizados algunos análisis de varianza (ANOVA) o determinadas las diferencias entre medias mediante la prueba de Duncan. También fueron determinados en algunos casos los coeficientes de correlación de Pearson (r).

Empleo del Análisis de Correspondencia Canónica (CCA)

El Análisis de Correspondencia Canónica (CCA, ter Braak 1986, 1988, 1990 y 1994) es único entre los métodos de ordenación ofrecido por PC-ORD debido a que la ordenación de la matriz principal (por promedios recíprocos) es limitada por la regresión múltiple de las variables que se incluyen en una segunda matriz. Al estudiar la ecología de una comunidad, este recurso es en extremo valioso si se considera que la ordenación de las especies colectadas es limitada por sus relaciones con las variables ambientales. Esta posibilidad facilita mucho la interpretación de los resultados si se considera que el usuario ha sabido seleccionar variables ambientales relevantes. El CCA contrasta con la realización de otros tipos de ordenación de la comunidad partiendo del análisis conjunto de especies y variables, lo que conduce a expresar gradientes de comunidad puros, que si bien no dejan de ser importantes, imprimen a las variables ambientales un papel secundario e independiente.

De este modo, para el CCA hacen falta dos matrices, una principal, correspondiente a la distribución de las especies en distintos sitios examinados y otra secundaria, correspondiente a las características ambientales conocidas para los mismos sitios. En la matriz secundaria el número de variables ambientales no puede exceder al número de sitios examinados, o sea, si el número de sitios es n , el de variables debe ser como máximo $n - 1$. Si esto no ocurre, entonces se divide la matriz en dos secciones y se corre el análisis dos veces. En ambas matrices, principales y secundarias, los sitios constituyen las filas y las especies o variables las columnas.

El CCA es mucho más útil cuando: 1) las respuestas de las especies son unimodales (en forma de joroba)

y 2) las variables ambientales de importancia subyacente han sido medidas. Es necesario notar que la condición "1" causa problemas para los métodos que asumen curvas de respuesta lineal (Análisis de Componentes Principales, PCA) pero no causa problemas en el caso del CCA (ter Braak, 1986, 1994). La condición 2 se obtiene cuando se emplea una matriz con datos ambientales que limita los resultados de la ordenación, lo cual no es garantizado por ningún tipo de ordenación, a menos que se emplee algún método de correlación canónica. Debido a esto, el CCA ha sido denominado como "análisis directo de gradientes" (ter Braak, 1986).

Comprobación de la existencia de especies indicadoras

Para valorar la existencia de especies indicadoras se empleó el método de Dufrene y Legendre (1997). Este método asume que existen dos o más grupos compuestos por sitios de muestreo seleccionados *a priori*, y que las abundancias de las especies han sido registradas en cada una de dichos sitios de muestreo. Debido a esto, tanto la matriz principal como la secundaria deben ser agrupadas inicialmente empleando el método que convenga para definir dos o más grupos de sitios, cada uno de los cuales debe agrupar al menos a dos sitios, quedando eliminados aquellos sitios que no formen parte de ningún grupo. Para el agrupamiento, el usuario puede seleccionar cualquier opción conveniente en programas de análisis multivariado, tales como NTSYS-pc, PC-ORD, etc., o simplemente puede crear los grupos de acuerdo con los tratamientos empleados para el muestreo. En nuestro caso, este fue el método seguido, es decir, los sitios de muestreo fueron asociados en 5 grupos: 1) BFab(D), 2 muestras; 2) BFab, 2 muestras; 3) BVA, 3 muestras; 4) plantaciones de casuarina, 4 muestras; y 5) plantaciones de pino, 4 muestras. Como se explicó antes, el número de variables n de la matriz secundaria debe ser igual como máximo a $n - 1$ número de sitios.

Después de seleccionados los grupos, los mismos se adicionan como una nueva variable a las matrices principal y secundaria, asignando el mismo número (1, 2, 3, etc.) a todos los sitios que integran cada grupo, al igual que se hace para reconocer los facto-

res (tratamientos) en programas estadísticos como Statistica o SPSS.

Empleo de la prueba de Monte Carlo

En el presente trabajo la prueba de Monte Carlo es empleada para dos tipos de análisis: a) comprobación del grado de certidumbre de los auto-vectores (*eigenvalues*) en el Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) y b) comprobación del grado de certidumbre de los valores de indicación (*IV*) de especies con vistas a comprobar si pueden ser o no consideradas como indicadoras.

Comprobación del grado de certidumbre de los valores de indicación máximos (*IVmax*) de las especies

En este caso, la prueba de Monte Carlo se emplea para evaluar la significación estadística de los valores de *IVmax* resultantes de la aplicación del método de Dufrene y Legendre (1997).

Se realizan permutaciones de los sitios de muestreo un gran número de veces (por defecto = 1000), calculando cada vez los *IVmax*. La probabilidad de error tipo I se basa en la proporción de veces en que los *IVmax* de los sets de datos permutados iguala o excede los *IVmax* del set de datos real (resultante de la aplicación del método de Dufrene y Legendre, 1997). La hipótesis nula consiste en que el *IVmax* real no es mayor que el resultante de las permutaciones, o sea, que la especie no tiene valor como indicadora. De este modo, la especie no podría ser considerada como indicadora si $p > 0.05$, cumpliéndose así la hipótesis nula. Pero en caso contrario ($p \leq 0.05$) puede considerarse que la especie es indicadora.

En resumen, el estimado de p para determinar el valor de una especie como indicadora se calcula a partir de la proporción de corridas en que los valores de indicación igualan o exceden a los observados, de manera que:

$$p = (1 + \text{número de corridas} \geq \text{observada}) / (1 + \text{número de corridas permutadas}),$$

siendo Grup-Max = identificador de grupo en que es máximo el *IV* observado.

Después de conocidas las especies indicadoras, fueron estimadas las correlaciones de Pearson entre los biovolúmenes de las mismas y los elementos químicos de los sitios de muestreo. Las correlaciones fueron estimadas para los biovolúmenes de esporas de las 11 especies correspondientes a los 5 grupos y comparadas por separado para N, C, Ca, Al, K, Mg y P, o Co, Cu, Hg, Mn, Mo, Ni, S, Ti, Cd, Pb, Sn, y V.

Análisis descriptivo de la estructura de la comunidad de Glomeromycota

En el caso de Moa, se incluyeron un total de 62 especies o tipos de Glomeromycota, a partir de los resultados reportados por Torres-Arias *et al.* (2005). Estos autores contemplan un total de 17 áreas, dos de las cuales no han sido incluidas en los análisis anteriores por carecerse de la información sobre los suelos. En cuanto a Sierra del Rosario, los datos corresponden a 24 sitios de 8 parcelas sucesional y funcionalmente diferentes en Vallecito, Macizo El Salón, Reserva de la Biosfera Sierra del Rosario.

En primer lugar, fueron empleados los datos de presencia ausencia para conocer el cumplimiento de la Teoría Triangular C-S-R de Grime en 10 sitios correspondientes a plantaciones de casuarina, pino o marañón en comparación con los sitios de bosques, mencionados anteriormente como parcelas BFab o BVA.

En un segundo análisis, fueron considerados los biovolúmenes promedio de las esporas de cada especie, calculados por la ecuación de una esfera (ver arriba) y los promedios de poblaciones de esporas (Esp/dm^3) que una especie puede producir en varios ecosistemas emparentados funcionalmente y relativamente cercanos entre sí. A partir de dichos datos de biovolumen ($\text{mm}^3 \times 10^{-4}$) y promedios de poblaciones (Esp/dm^3) en que cada especie o tipo puede estar representada (dividiendo los totales de espora por especie o tipo entre el número total de sitios examinados), fueron construidos gráficos de biovolumen de la especie o tipo vs. poblaciones promedio de cada una, empleando escalas logarítmicas en ambos ejes.

Finalmente, fueron confeccionados los gráficos de distribución de los porcentajes de especies por clases de biovolumen o población promedio para identificar cómo se distribuyen los taxones en ecosistemas oligotróficos (Moa) o eutróficos (SR: Sierra del Rosario).

RESULTADOS

Características químicas de las parcelas

Al ser procesada la matriz de elementos químicos, las 15 parcelas estudiadas formaron tres grupos sobre la base de las distancias por chi cuadrado entre los sitios (Fig. 1). En el primer grupo se unieron los sitios BVA02, BVA03 y Cas03, lo que evidencia que, al menos sobre la base de sus elementos químicos, la parcela de casuarina (Cas03) se separa del resto de las plantaciones. Las restantes de plantaciones de casuarina o pino quedaron unidas en el mismo grupo (Grupo II, Cas01, Pin04), mientras que las cuatro parcelas de pinar natural (parcelas BFab) se reunieron para formar un tercer grupo. Finalmente, la parcela BVA01 quedó separada completamente del resto, a una distancia por chi cuadrado considerable larga (83% de diferencia con respecto a los otros grupos).

Las causas de la formación de grupos en la Fig. 1, aparecen explicadas en el dendrograma de la Fig. 2. Se observa en esta figura que la parcela BVA01 se separa del resto debido a sus contenidos de Ca y Mg, que como se verá más adelante, son extraordinariamente altos. El agrupamiento del resto de las parcelas está orientado por los contenidos de N, C y Hg en primer término, y en segundo término por los contenidos de Ti, Mn, P, K, y Cd por un lado y los contenidos de los elementos restantes por otro lado. Como se observará más adelante, el agrupamiento de los elementos químicos es causa directa del asociación de las parcelas con la consiguiente formación de grupos. Desconocemos qué asociación pudo tener el mercurio con el carbono para demostrar una asociación bastante alta por chi cuadrado, como se observa en la Fig. 2.

Los contenidos de N, particularmente mayores en las parcelas de bosque natural (BFabs y BVAs) que

en las plantaciones en unión de los contenidos de C y Hg también más altos en las primeras (aunque no significativamente mayores al comparar BVAs con plantaciones), justifican la separación de un primer grupo de elementos (N, C y Hg) significativamente importantes en la Fig. 2.

En segundo término, los altos contenidos de talio, manganeso, fósforo, potasio y cadmio observados en las parcelas BFabs justifican su separación del resto en la rama principal final de elementos químicos (Fig. 2).

En la Tabla 2 se presenta el análisis de varianza (ANOVA) para todos los elementos químicos para los cuales se produjeron diferencias. Se observa que en la mayoría de los casos se presentaron valores altos de F estadísticamente significativos para $p \leq 0.05$. Sin embargo, varios elementos (arsénico, boro, berilio, cromo, hierro, antimonio, selenio y zinc) no produjeron diferencias estadísticamente significativas (datos no mostrados), debido a lo cual quedaron excluidos de los análisis posteriores.

Los contenidos de N fueron significativamente mayores en los grupos III (pinar natural) y I (bosque de Vista Alegre), siendo significativamente menores en las plantaciones (Tabla 3a). En la misma tabla también se observa que en el grupo III (BFabs) los contenidos de talio, aluminio, potasio, manganeso, fósforo, plomo y estaño fueron significativamente mayores que en los otros dos grupos, mientras que los de cadmio, molibdeno y vanadio fueron además significativamente mayores también para las parcelas BVAs.

La Tabla 3b muestra aquellos elementos para los cuales fueron demostradas concentraciones significativamente altas para las parcelas BVA. Como se observa, el calcio y el magnesio fueron significativamente altos en el grupo I (parcelas BVA sin incluir a BVA03 donde estos contenidos son aún mucho mayores). Por otra parte, los contenidos de cobalto y cobre, fueron significativamente mayores en las parcelas BVA y en las plantaciones con respecto al grupo III (pinar natural), y los contenidos de níquel y azufre fueron significativamente mayores en las plantaciones (grupo II).

Relaciones entre las especies o tipos de Glomeromycota y el ambiente químico

En la Fig. 3 se muestra el resultado del agrupamiento basado en las distancias por chi cuadrado para las matrices de datos de biovolúmenes correspondientes a 58 especies de Glomeromycota y los elementos químicos considerados antes. Se aprecia que la formación de grupos obtenida es similar a la de la Fig. 1, sólo existió una ligera disminución de la correlación cofenética, pero esto pudiera estar relacionado con el análisis de un número de datos que triplica el empleado en la Fig. 1.

Por su parte, en la Fig. 4 se observa que al centro del dendrograma se mantiene intacto el agrupamiento obtenido para los elementos químicos y presentados en la Fig. 2. Comenzando por este centro químico y a medida que se alejan del mismo, se disponen distintos grupos de especies o tipos de Glomeromycota. A medida que dichos grupos de especies se alejan del centro se pierde gradualmente la relación de los mismos con el núcleo central.

Las Tablas 4 y 5 presentan los primeros resultados del Análisis de Correspondencia Canónico. En la Tabla 4 se aprecia que el nitrógeno, carbono, mercurio, aluminio, potasio, manganeso, molibdeno y fósforo mantuvieron correlaciones positivas entre sí, pero negativas con calcio, cobalto, cobre, magnesio, níquel y azufre. En cuanto a los valores modulares de dichas relaciones, todas fueron de relativamente altas a altas con excepción de las correspondientes a calcio y magnesio. Por otra parte, en la Tabla 5 se observa que al incluir la influencia de los biovolúmenes de esporas de Glomeromycota, la mayor parte de las correlaciones, siendo éstas positivas o negativas, disminuyen su valor modular, sin embargo, se observa que aumentan los valores modulares para las correlaciones con calcio y magnesio. Obviamente, las correlaciones entre calcio y magnesio son altas y positivas.

La varianza total obtenida en el ACC para los datos de especies puede ser considerada como alta (Tabla 6). Del mismo modo fueron altos los porcentajes de varianza explicada y varianza acumulada. Aunque una correlación alta puede deberse a causas

debidas puramente al azar (ver Materiales y Métodos), los valores obtenidos para los tres ejes canónicos fueron realmente altos, utilizando la correlación de Pearson o la de Kendall.

Los mayores coeficientes canónicos reales (Tabla 7) de las variables ambientales examinadas fueron obtenidos en primer lugar para mercurio y nitrógeno en los ejes 1, 2 y 3, y además para molibdeno en los ejes 1 y 3, y para carbono en el eje 2. Sin embargo, al analizar los coeficientes canónicos estandarizados (sobre la base de las variables ambientales centradas y estandarizadas), se observa que los mayores valores fueron obtenidos para calcio y magnesio en los tres ejes, carbono y manganeso en los ejes 1 y 2, mercurio, aluminio y molibdeno en los ejes 1 y 3, fósforo en el eje 1, cobre en el eje 2 y cobalto y azufre en el eje 3.

La Tabla 8 presenta los resultados correspondientes a los registros WA (promedios resultantes del sobrepesado de los sitios con respecto a la matriz de especies) y los registros LC (combinaciones lineales de los sitios con relación a las variables ambientales). Los resultados fueron los mismos para los dos tipos de registros.

En cuanto a las correlaciones intra-set y registros biplot (coordenadas en los ejes, dada por la punta de cada variable con respecto al centroide) para las 14 variables ambientales examinadas, además de las correlaciones inter-set, se observa en las Tabla 9 y 10 que los resultados fueron también los mismos. Dichas correlaciones constituyen al mismo tiempo las coordenadas de las variables ambientales en los ejes del gráfico de CCA.

Como se observa en la Fig. 5, las parcelas de pinar natural (parcelas BFabs) se encuentran íntimamente relacionadas entre sí. Al igual que en los resultados anteriores, nitrógeno, potasio, aluminio, manganeso, fósforo, mercurio y carbono, se asocian principalmente a estas parcelas.

En la misma figura, en la parte inferior, se encuentran ubicados los sitios BVA. Dichas parcelas se caracterizaron por altos contenidos de Ca y Mg, así como de otros elementos que aparentemente

contrastan sus características con las de las parcelas BFabs. Por último, las parcelas de casuarina y pino se ubican muy esparcidas en todo el gráfico, aparentemente sin una gran correspondencia al ser comparadas con los sitios de bosques naturales (BFabs y BVAs).

En cuanto a la distribución de especies o tipos de Glomeromycota, se observa en la Fig. 5 que pueden ser divididos en 4 grupos: a) los más relacionados con los sitios BFabs, b) los más relacionados con los sitios BVA, c) los que participan indistintamente en los dos tipos de bosques naturales examinados y/o en algunas de las plantaciones, ocupando coordenadas intermedias, y d) los que no tienen relación alguna con los dos tipos de bosques naturales pues su presencia es exclusiva de las plantaciones.

Las Tablas 11 y 12 muestran los resultados de la Prueba de Monte Carlo cuando la misma es aplicada para conocer la significación estadística de los autovectores y las correlaciones especie-ambiente. En ambos casos se observa que los valores de p fueron altamente significativos.

Como se observa en la Tabla 13, fue determinada la presencia de 11 especies indicadoras en los 15 sitios de muestreo (ver listado debajo). De ellas 4 pertenecieron al grupo 1 (BFabs(D)), 1 al grupo 2 (BFabs), 4 al grupo 3 (BVA) y 1 al grupo 4 (plantaciones de casuarina). No fueron encontradas especies indicadoras asociadas al grupo 5 (plantaciones de pinos). Entre las especies indicadoras, el GI 20 y el GI 32 presentaron indicación perfecta (100%) en el grupo 1, seguidos por Ac 01, también en el grupo 1 y GI 22, en el grupo 2. El listado que sigue presenta los nombres y acrónimos asignados (Torres-Arias *et al.*, 2005), así como los grupos a que pertenecen las especies indicadoras encontradas.

La Tabla 14 presenta los resultados de la prueba de Monte Carlo para la determinación de la significación estadística de las especies indicadores. Las probabilidades obtenidas para las 11 especies indicadoras fueron seleccionadas siempre y cuando fueran mayores de un 90% de seguridad ($p \leq 0.10$). Los valores de p obtenidos fueron aproximadamente

iguales independientemente de los elementos químicos empleados para las corridas.

Las [Tablas 15](#) y [16](#) presentan los resultados de correlaciones de Pearson entre las especies indicadoras y dos grupos de elementos químicos. En la [Tabla 15](#) se observan las correlaciones con N, C, Ca, Al, K, Mg y P, y en la [Tabla 16](#) las correlaciones con Co, Cu, Hg, Mn, Mo, Ni, S, Ti, Cd, Pb, Sn y V.

En primer lugar, se destaca el hecho de que tanto en la [Tabla 15](#) como en la [Tabla 16](#) todas las especies se correlacionan con una segunda o incluso hasta una tercera especie. También se observa la existencia de tres especies (Ac 02, Gl 09 y Gl 16) que no presentan correlación fuerte con los elementos químicos examinados. Sin embargo, en general fueron obtenidas buenas correlaciones entre las especies indicadoras y los elementos químicos más importantes. Sólo es necesario destacar que, mientras que algunas especies se correlacionaron más con N (Gl 01 y Gl 06), otras lo hicieron más con C, K y P (Gl 13, Gl 20 y Gl 32), con Al (Gl 20, Gl 32 y Gl 36), o sólo con Ca y Mg (Gl 39).

Por otra parte en la [Tabla 16](#) se observa que cinco especies indicadoras (Gl 01, Gl 06, Gl 09, Gl 16, y Gl 39) no mostraron correlación fuerte con ninguno de los elementos químicos considerados en esta tabla. La especie Ac 02 muestra correlaciones fuertes positivas con Mn y V; Gl 13, con Hg, Mn, Ti y Pb; Gl 20 con Hg, Mn, Ti, Pb y V; Gl 22 con Sn; Gl 32 con Hg, Mn, S, Pb y V; y Gl 36 con Hg, Mn, Ti, Pb y V. Sin embargo, la especie Gl 13 muestra correlación fuerte, pero negativa, con Ni, al igual que Gl 22, que además la presenta con Cu. Por último, la especie Gl 36 muestra correlación fuerte negativa con V.

En las [Fig. 6](#) a la [9](#) brindan la posibilidad de observar las variaciones de las correlaciones entre las especies indicadoras y distintos elementos químicos. En la [Fig. 6](#), se observa que las especies Gl 01, Gl 06 y Gl 09 tienden a correlacionarse con mayor fuerza y positivamente con las concentraciones de K, mientras que las demás especies indicadoras se correlacionan en forma pareja para todos los elementos considerados. Entre estas últimas, Ac 02, Gl

13, Gl 20, Gl 22 y Gl 32 tienden a ser, en general, favorecidas por las mayores concentraciones de N, C, K y P, destacándose la especie Gl 22 que, a diferencia de las otras, más influidas por el nitrógeno, parece ser más favorecida por las mayores concentraciones de carbono. Por otro lado, Gl 36 y Gl 39 reaccionan en forma inversa, y sobre todo Gl 36 parece ser perjudicada por las mayores concentraciones de los elementos de referencia.

Por otra parte, en la [Fig. 7](#) se observa que los biovolúmenes de Ac 02, Gl 13, Gl 20, Gl 22 y Gl 32 son favorecidos por las mayores concentraciones de Al, y a su vez tienden a ser reaccionar en forma inversa ante los aumentos de Ca y Mg. Además, las especies Gl 01, Gl 06, Gl 09 y Gl 16 son poco influidas por Ca, Al y Mg, mientras que los biovolúmenes de Gl 36 tienden a ser deprimidos por el aluminio y las de Gl 39 muy favorecidos por Ca y Mg.

Como se observa en la [Fig. 8](#), las especies Ac 02, Gl 13, Gl 20 y Gl 32 parecen ser las más favorecidas por el conjunto de elementos Hg, Mn, Ti, Pb y V, tendiendo la primera a ser más favorecida por el vanadio y el plomo y las restantes menos favorecidas por éstos y más favorecidas por manganeso o el conjunto de mercurio, manganeso y talio. En menor medida, Gl 22 reacciona parecido a estas últimas. Por otro lado, los biovolúmenes de Gl 01, Gl 06, Gl 09, Gl 16 y Gl 39 tienden a ser indiferentes ante las concentraciones de los elementos mencionados, aunque se observa una ligera tendencia a ser favorecidas por vanadio y plomo. Una reacción muy diferente se observa en el caso de Gl 36, cuyos biovolúmenes tendieron a ser perjudicados por el conjunto de elementos mencionados, pero sobre todo por el vanadio.

Por último, en la [Fig. 9](#) se muestra que, salvo en el caso de la especie Gl 36, los biovolúmenes de todas las demás especies tienden a ser perjudicados por cobalto, cobre y níquel. Sin embargo, mientras que Ac 02, Gl 13, Gl 20, Gl 22 y Gl 32 tienden a ser más perjudicados por Co y Ni, parece resultar el cobre el elemento más perjudicial para Gl 01, Gl 06, Gl 09, Gl 16 y Gl 39.

Caracterización descriptiva de las comunidades de Glomeromycota en Moa y Sierra del Rosario

La [Tabla 17](#) muestra la lista de especies presentes en los 4 sitios BFab y 3 sitios BVA en comparación con las 10 plantaciones de casuarina, pino, o marañón (Cas-Pin) de acuerdo con los resultados de Torres-Arias *et al.* (2005). Como se observa en la tabla, dos de las especies indicadoras de los sitios BFab (GI 19 y GI 13) y una de los sitios BVA (GI 07) se encuentran también en las plantaciones. También se observa en la tabla que algunas de las especies características de los sitios BFab o BVA se presentan en las plantaciones con biovolúmenes importantes, tales como GI 19 y GI 36, mientras que otras son exclusivas de las últimas.

Con el fin de resumir los resultados de la [Tabla 17](#), en la [Tabla 18](#) se observa que 54.8% de las especies o tipos de espora de Glomeromycota presentes en las plantaciones fueron colectadas también en los sitios BFab y/o BVA, mientras que el 25.8% de las flóculas de Glomeromycota en plantaciones son exclusivas de las mismas, pues no aparecen en bosques naturales (BFab o BVA). Como se observa en la [Tabla 19](#), sólo tres especies alcanzaron en plantaciones proporciones mayores del 30% de la flora de Glomeromycota en las plantaciones de Moa, mientras que la mayoría (91.1%) estuvieron representadas por biovolúmenes cuyas proporciones son menores de 20%.

El método para examinar los biovolúmenes de cada especie o tipo de Glomeromycota vs. las poblaciones promedio que cada una puede producir en distintos sitios, modificado a partir de los resultados originales (de Souza *et al.*, 2005) permitió reconocer la existencia de hasta 20 clases en una comunidad, resultantes de la multiplicación de 5 clases de biovolumen y 4 de poblaciones promedio. En este sentido, en la [Tabla 19](#) se observa que la ocupación de las clases en Moa y Sierra del Rosario, sigue patrones bien diferentes. Mientras que en Moa, las clases más ocupadas (más de 5 especies o tipos por clase) son I, V, VI, IX y X, en Sierra del Rosario lo son las clases IX, X y XI. Estos resultados aparecen graficados en las [Fig. 6 y 7](#).

Por último, en las [Fig. 10 y 11](#), se presentan para Moa y Sierra del Rosario, los porcentajes de distribución de biovolúmenes y poblaciones promedio de espora, respectivamente. Como se observa en la [Fig. 11](#), mientras que en Sierra del Rosario la distribución de los biovolúmenes sigue una distribución normal casi perfecta, en Moa se observa claramente que la distribución tiende a un comportamiento binomial negativo (valores máximos a la izquierda de la media). Un resultado similar se observa en las [Fig. 12 y 13](#), donde se aprecia que la distribución binomial negativa tiende a caracterizar, más que una distribución normal, el comportamiento de las poblaciones promedio de esporas en Sierra del Rosario, y a dominar completamente el comportamiento de las mismas en Moa.

DISCUSIÓN

Características químicas de los suelos de Moa

Al observar las características químicas de los suelos de Moa no encontramos explicación para la asociación entre el mercurio y el carbono en las parcelas estudiadas. El mercurio es considerado en general como un elemento tóxico, sin embargo, pudiera ser que las bajas concentraciones en que este elemento se encuentra sean de cierto interés para la biología de los ecosistemas en Moa y en particular para el funcionamiento de las comunidades de Glomeromycota (ver más adelante).

Los contenidos de N significativamente menores en las plantaciones (grupo II) evidencian que las enmiendas orgánicas empleadas al inicio del trasplante (ver materiales y métodos) son todavía insuficientes en comparación con los contenidos de nitrógeno que pueden encontrarse en pinares naturales.

Los contenidos significativamente mayores de calcio y magnesio en las parcelas BVAs evidencian que en el sitio o bien existen afloramientos calizos, o existe algún tipo de contaminación ambiental relacionada con la construcción de caminos u otra similar, pues de lo contrario no se justificarían los contenidos tan altos de dichos elementos. Por su parte, las mayores concentraciones de níquel y azufre fueron

encontradas en el grupo II (plantaciones), donde también fueron altos los contenidos de cobre y cobalto. Consideramos que estas concentraciones significativamente mayores de azufre pudieran estar relacionadas con las lluvias ácidas en el territorio y a la carencia, en las plantaciones, de un mecanismo satisfactorio como el que probablemente se presenta en los grupos I y III, para encauzar las entradas extra de azufre. Por otro lado, los altos contenidos de níquel, cobalto y cobre en el grupo II, puede que se relacionen más bien con las características del substrato en las plantaciones, ya que en las mismas, al ser removida la capa vegetal antes de la entrada de la minería, y las capas subyacentes, durante la posterior actividad minera, quizás motiven que queden finalmente expuestas en superficie las capas inferiores, comúnmente de ubicación más profunda.

Agrupamiento y Análisis de Correspondencia Canónica de los biovolúmenes de especies de Glomeromycota

El hecho de que en el dendrograma de la Fig. 3 se agrupan las parcela en la misma forma que en la Fig. 1, e incluso se mantienen sin variación las distancias obtenidas, evidencia que las relaciones por chi cuadrado entre elementos químicos dominan el procesamiento por SAHN en el programa empleado (NTSYS-pc) por encima de la influencia que pudieran tener los biovolúmenes correspondientes a las especies y tipos de Glomeromycota adicionalmente incluidas en la matriz de datos originales para este análisis.

El aumento de la distancia por chi cuadrado de los grupos de especies o tipos de Glomeromycota con respecto al núcleo central conformado por los elementos químicos en la Fig. 4, evidencia la gradual pérdida de relación micocenológica con las comunidades que realmente forman parte de los ecosistemas en Moa. Aquellos grupos más cercanos al núcleo químico central conforman micocenosis adaptadas a los mismos, y por tanto, estas son las verdaderas comunidades de Moa.

Como resultado de las Tablas 4 y 5 se observa que al igual que en las Fig. 1 y 3 y las Tablas 3 a, b y c, existen tres grupos de elementos con tendencias bien diferentes. En primer lugar se encuentran nitró-

geno, carbono, mercurio, aluminio, potasio, manganeso, molibdeno y fósforo que predominan y se correlacionan alta y positivamente para los pinares naturales (BFabs) y/o en ocasiones para las parcelas BVAs. Dichos elementos parecen estar más conectados con el funcionamiento nutricional básico de los ecosistemas originales. En segundo lugar se encuentran cobalto, cobre, níquel y azufre, que presentan correlaciones negativas y altas con todos los elementos mencionados anteriormente. Estos elementos presentan concentraciones significativamente mayores en las plantaciones y probablemente su acción es desfavorable para el funcionamiento de las comunidades de Glomeromycota, y probablemente para la propia nutrición vegetal de los sitios donde se encuentran en altas concentraciones. Por último, se encuentran calcio y magnesio, cuyas concentraciones son significativamente mayores en las parcelas BVAs, donde, como explicamos anteriormente, existan afloramientos calizos o contaminaciones de construcción que los contienen.

La metodología del CCA advierte, que al igual que en otras situaciones, una correlación muy alta puede ser debida a relaciones biológicas subyacentes realmente altas, o a relaciones debidas al azar. Sin embargo, como se observa en los resultados de la Prueba de Monte Carlo, los valores mínimos obtenidos tanto para los auto-vectores como para las correlaciones especie-ambiente, son realmente altos, por lo cual, sin lugar a dudas, podemos pensar que los valores muy altos obtenidos para las correlaciones de Pearson y Kendall, por separado, son efectivamente debidos a la biología subyacente en el análisis y no a otras causas producto del azar.

Como resultado del análisis de los coeficientes canónicos (Tabla 7) se observa que los mayores valores, tanto reales como estandarizados, se obtienen para aquellos elementos químicos (variables ambientales) que guardan una relación importante con el funcionamiento de las comunidades de Glomeromycota y/o probablemente con el propio de los ecosistemas. En ningún caso se obtuvieron coeficientes canónicos importantes para aquellos elementos considerados como desfavorables. En el caso del níquel los coeficientes canónicos nunca fueron mayores de 1, mientras que en el caso de

cobalto, cobre y azufre, los valores fueron poco mayores de 1 (cobre y azufre) o ligeramente más altos en el caso del cobalto.

En cuanto a las correlaciones intra-set, inter-set y registros biplot para las variables ambientales, en otros análisis de CCA observados, hemos constatado que no siempre se obtienen los mismos valores para los tres ejes como en nuestro caso, aunque en general son muy parecidos. Suponemos que en nuestro caso la igualdad entre los tres grupos de datos de las Tablas 9 y 10 se deban a las altas correlaciones obtenidas por distintas vías entre las propias variables ambientales y entre las mismas y los biovolúmenes de especies o tipos de Glomeromycota examinados.

Como se observa en la Fig. 5, el cuadrante superior a la derecha, representa las características principales del ecosistema ultramáfico más típico de las parcelas examinadas, tanto por las comunidades de Glomeromycota presentes como por la relevancia de los elementos nitrógeno, potasio, aluminio, manganeso, fósforo, mercurio y carbono, que como se señaló antes, y como resultado de varios análisis, presentan concentraciones y niveles de significación mayores en los pinares naturales.

El hecho de que la parcela Pin02 también se encuentra junto a las de Bfab constituye en sí un artefacto debido al azar, pues la primera tiene sólo 4 especies, de las cuales dos presentaron biovolúmenes muy bajos, y por tanto muy poco influyentes, otra fue exclusiva de Pin02 y por lo tanto no influye sobre su agrupamiento con otros sitios, y la cuarta es Gl 19, que como siendo un dominante funcional (ver más adelante) presenta biovolúmenes mayores en los sitios BFab.

La separación de los sitios BVA, bastante alejados de los sitios BFab en la Fig. 5, y sus características químicas particulares (ver Tablas 3a y 3b) es un índice de que estas parcelas pertenecen probablemente a un tipo de vegetación no ultramáfico, o en todo caso puede que presenten afloramientos calizos o estén influidos por contaminación de los rrelenos empleados para la construcción de caminos.

La comprobación de que las especies o tipos de espóra de Glomeromycota pueden ordenarse en cuatro grupos (más relacionados con BFabs, más relacionados con BVAs, comunes para los dos anteriores y/o las plantaciones, y exclusivos de plantaciones), constituye una evidencia de que las flóculas de Glomeromycota pueden estar muy conectadas por su acoplamiento funcional y/o especificidad con relación a los huéspedes que caracterizan a las plantas vasculares de cada ecosistema.

Por otro lado, la existencia de especies de Glomeromycota exclusivas para las plantaciones pudiera ser considerada como una prueba certera de que las altas perturbaciones ocasionan el cumplimiento invariable de mecanismos de autosucesión o falta de relaciones taxonómicas con los ecosistemas naturales, o sea, el cumplimiento de la Teoría Triangular C-S-R de Grime. Sin embargo, como se observa en la Fig. 5 (ver también más adelante), todas las especies encontradas en las plantaciones no fueron exclusivas de las mismas, y esta evidencia va en contra del cumplimiento de la teoría de referencia, al igual que han señalado otros autores (Wilson y Lee, 2000).

La alta significación estadística obtenida para los auto-vectores y correlaciones especie-ambiente (Tablas 11 y 12) evidencian que puede confiarse plenamente en los resultados del CCA y a su vez demuestran que las altas correlaciones especie-ambiente obtenidas tanto al utilizar las correlaciones de Pearson o las de Kendall, son confiables.

Especies indicadoras de Glomeromycota en Moa

El empleo del método de Dufrene y Legendre (1997) y la prueba de Monte Carlo (Tablas 13 y 14) para comprobar la existencia de especies indicadoras demostraron que un taxón puede presentar un valor de indicación estadísticamente significativo a pesar de no contar con altos valores de Abundancia Relativa o Frecuencia Relativa. Las especies Gl 20 y Gl 32, con indicación perfecta (100) y en menor medida Ac 02 (97) resultaron ser las indicadoras por excelencia de las poblaciones de *Dracaena* (Grupo 1) presentes en los pinares naturales (sitios BFab). Al mismo tiempo, Gl 22 resultó ser la especie con

mayor valor de indicación para la comunidad vegetal predominante en pinares naturales. Por otra parte, las especies indicadoras del bosque de Vista Alegre (GI 01, GI 06, GI 09, GI 16, GI 39, Grupo 3, sitios BVA), o la única indicadora de las plantaciones de casuarina (GI 36, Grupo 4) no presentaron valores de indicación elevados, a pesar de que si fueron estadísticamente significativos para un 90 o 95% de seguridad. No aparecieron especies indicadoras para las plantaciones de pino (Grupo 5).

Es curioso que la mayoría de las especies indicadoras pertenezcan al género *Glomus*. Tal resultado concuerda con el criterio de que las especies pertenecientes al orden Glomerales son más resistentes que aquellas pertenecientes a Diversisporales (de Souza *et al.*, 2005). También es de destacar las dos especies de *Glomus* con indicación perfecta (GI 20 y GI 32) son formadoras de esporas pardas. De acuerdo con nuestra experiencia, los *Glomus* de color pardo se encuentran entre los principales dominantes funcionales de ecosistemas naturales y se sospecha que su costo de mantenimiento (gasto en consumo de fotosintatos) es probablemente menor que el de otras especies de Glomeromycota. Donde quiera que ellos dominan siempre las micomasas de micelio son mayores y las micomasas de endófito menores. Hemos observado que su predominio se produce casi siempre en sitios más tensionados hídrica o nutricionalmente, donde las tasas fotosintéticas son por lo regular también menores.

De acuerdo con los resultados de las [Tablas 15 y 16](#), y las [Fig. 6 a la 9](#) se demuestra que la importancia ecológica de los valores de indicación para las especies examinadas en Moa, radica en las relaciones entre las especies indicadoras y las características principales de los ecosistemas a los que pertenecen.

En primer término, las especies indicadoras de las poblaciones de *Dracaena* presentes en los pinares naturales (Ac 02, GI 13, GI 20 y GI 32), al igual que la especie indicadora de los propios pinares naturales (GI 22) son favorecidas por N, C, K y P. La única diferencia consiste en que, mientras las cuatro primeras son más influidas por el fósforo, la última es más influida por el carbono. Este resultado es

doblemente interesante, en primer lugar por la afinidad entre la esporulación de cuatro especies de *Glomus* nativas y las mayores concentraciones de fósforo en el suelo. Y en segundo término, por la afinidad de una de las especies hacia las mayores concentraciones de carbono. Las altas concentraciones de fósforo han sido ampliamente señaladas a escala mundial (Sieverding, 1991) como deletéreas para el funcionamiento micorrízico. Sin embargo, debe considerarse que en nuestro caso, el método de análisis químico empleado (extracción con ácido nítrico) pudo haber sido demasiado agresivo, y por lo tanto, las concentraciones de P reportadas pueden incluir no sólo cantidades solubles del elemento, sino también una parte importante de las reservas de fósforo total del suelo.

Por otra parte, la afinidad entre una de las especies y el carbono si es una evidencia importante para pensar en sus probables habilidades saprofitas. La posibilidad de que ciertas habilidades saprofitas (consumos de fuentes carbonadas del suelo en sustitución de carbono fotosintético) pueden constituir el extremo *K* en el continuum *r-K* propio para el funcionamiento de las micorrizas arbusculares en ecosistemas estabilizados, ha sido discutida por separado (Herrera-Peraza y Furrázola, 2003; Herrera-Peraza *et al.*, 2004). Sin embargo, también contábamos con evidencias experimentales para pensar que las especies pertenecientes al grupo de *Glomus mosseae*, pueden tener habilidades saprofitas, y hasta ahora no contábamos con demostraciones. La especie GI 22, pertenece a este grupo.

Las especies indicadoras presentes en los Grupos 1 y 2, tendieron a ser favorecidas por las mayores concentraciones de aluminio, mientras que fueron poco influidas por Ca y Mg. La reacción ante Ca y Mg pudiera explicarse por un simple mecanismo de adaptación de dichas especies. Sin embargo, se sabe que los hongos glomeromicetos pueden servir de filtro para el aluminio (G. Cuenca, comun. pers.). Específicamente, se ha observado que las vesículas intraradicales de un *Glomus*, o las células auxiliares externas de una *Scutellospora* almacenan el aluminio absorbido y no dejan que pase para la planta. Sin embargo, no se conoce si este elemento juega algún papel funcional importante en la biología del

propio componente fúngico, lo que no sería de extrañar, pues de lo contrario, ¿cómo podría explicarse que el hongo sea capaz de acumularlo? Por lo demás, el hecho de que la esporulación de cinco especies indicadoras tienda a ser favorecida por aluminio, evidencia que de algún modo este elemento puede influir de alguna forma en la fisiología de dichas especies.

Las biovolúmenes de esporas de las cuatro especies indicadoras del Grupo 1 (*Dracaena*) tendieron a ser favorablemente influidas por mercurio, manganeso, talio, plomo y vanadio. Sin embargo, el vanadio parece influir más sobre Ac 02 y menos sobre Gl 13, Gl 20 y Gl 32 (Fig. 8). Al mismo tiempo, dichas especies son influidas negativamente por cobre, cobalto y níquel, pero sobre todo por los dos últimos elementos. En cuanto al Gl 22, indicador del Grupo 2, los biovolúmenes son menos influidos por Hg, Mn, Tl, Pb y V que en los indicadores del Grupo 1, y al mismo tiempo, tanto cobre, como cobalto y níquel parecen ser deletéreos para la esporulación. El resultado pone de manifiesto una mayor resistencia al cobre de los indicadores asociados a *Dracaena*.

Entre las especies indicadoras de los Grupos 1 y 2, Gl 13 y probablemente Gl 20 han sido también colectadas (observaciones personales) en suelos de La Gran Sabana, en el Escudo de la Guayana Venezolana, donde las concentraciones de aluminio son también altas. Por lo demás, tal comportamiento pone de manifiesto la existencia de estas probables paleo-especies en los paisajes más antiguos de Venezuela y Cuba, sobre todo si se considera que *Dracaena cubensis* es un paleo-endémico.

En la literatura mundial existen muy pocos reportes acerca de las relaciones fisiológicas entre manganeso y aluminio y las micorrizas arbusculares. Sin embargo, no conocemos ningún reporte acerca de la influencia que sobre el funcionamiento de la simbiosis pueden tener mercurio, talio, plomo, vanadio, cobalto, cobre y níquel.

Si se observa la Fig. 2, podrá constatarse que el mercurio está asociado al carbono, lo que quiere decir que de algún modo las pequeñas concentraciones de mercurio pudieran estar asociadas a la

biomasa antes de convertirse en necromasa y posteriormente pasar a formar parte de la materia orgánica del suelo. En la misma Fig. 2 se observa que el talio y el manganeso tienen una fuerte asociación con fósforo, potasio y cadmio, mientras que el plomo la tiene con numerosos elementos químicos, principalmente con hierro, vanadio y aluminio. Debido a esto, no puede descartarse que el valor de indicación de dichas especies con respecto a Hg, Tl, Pb, V, Co, Cu y Ni pudiera también deberse más a consumos fortuitos por parte de las plantas vasculares de los ecosistemas que a la influencia de algún elemento en particular.

De todos modos, como se señaló antes, se sabe muy poco acerca de la importancia biológica que pueden tener los metales pesados y otros elementos raros sobre el funcionamiento de las micorrizas arbusculares en el ámbito del ecosistema. Se conoce algo acerca de que el manganeso en bajas dosis puede favorecer el funcionamiento micorrízico (Sieverding, 1991), pero sobre el posible beneficio de los otros elementos mencionados, salvo el molibdeno, que es considerado como un microelemento importante, no se sabe nada, por lo cual, sería interesante realizar algunas investigaciones en este sentido.

En cuanto a las especies indicadoras del Grupo 3, sólo los biovolúmenes de Gl 01, Gl 06 y Gl 09 tendieron a ser influidos por las mayores concentraciones de nitrógeno. De este modo, la mayoría parecen estar adaptadas a las concentraciones existentes de C, K, P, Ca, Mg y Al (Fig. 6 y 7) aunque en el grupo, la especie Gl 39 se separa por ser muy influida por las altas concentraciones de calcio y magnesio. En cuanto al comportamiento de los biovolúmenes de las mismas especies en cuanto a Hg, Mn, Tl, Pb, V, Co, Cu y Ni (Fig. 8 y 9) no se presentaron cambios notables, con excepción de que los biovolúmenes de las especies Gl 01, Gl 06 y Gl 09 parecieron ser más afectados por el cobre.

Por último, los biovolúmenes de la especie Gl 36, indicadora del Grupo 4, tendieron a correlacionarse negativamente con las concentraciones de N, C, K, P, Ca, Mg y Al (Fig. 6 y 7). Un comportamiento similar fue observado en cuanto a Hg, Mn, Tl, Pb y V

(Fig. 8). Sin embargo, la especie tendió a ser favorecida por las concentraciones de Co, Cu y Ni, reaccionando así en forma muy diferente al resto de las especies. Los resultados evidencian que GI 36 es una especie introducida o extraña en comparación con las demás especies indicadoras de Moa y, como se verá más adelante, su existencia y comportamiento avala el cumplimiento de la Teoría Triangular C-S-R de Grime.

Estructura de las comunidades de glomeromicetos en Moa

El hecho de que 54.8% de las especies de Glomeromycota en las plantaciones aparecen también en bosques naturales (BFab y/o BVA) y que incluso dos de las especies (GI 19 y GI 36) participan con biovolúmenes mayores de 30% en la flora de estos hongos en Moa, no concuerda con los postulados de la Teoría Triangular C-S-R de Grime en cuanto a que en sitios altamente perturbados ocurren procesos de autosucesión y se pierden las relaciones de las flórlas presentes con respecto a los ecosistemas originales.

En concordancia con los planteamientos de Wilson y Lee (2000) la Teoría Triangular C-S-R, en nuestro caso no se cumple. A pesar de esto, debe tenerse en cuenta que el 25.8% de las especies presentes en los sitios de plantaciones son exclusivas de los mismos, lo cual pudiera tener que ver con los procesos de autosucesión mencionados. No obstante, más bien consideramos que la exclusividad de especies de Glomeromycota en plantaciones pudiera deberse a los suelos originales empleados en los viveros para reproducir las plántulas, que siendo de orígenes muy diversos, pudieran explicar la alta dispersión de los sitios de plantaciones y especies de glomeromicetos asociadas a las mismas, según se observa en el resultado principal del CCA en la Fig. 5.

Los resultados de la Tabla 19 y las Fig. 8 y 9 permiten validar como muy efectivo el método empleado para conocer la estructura de las comunidades de Glomeromycota en Moa y Sierra del Rosario. El empleo de escalas logarítmicas para ambos ejes es

obligatorio, pues de lo contrario la gran mayoría de las especies quedan agrupadas en sectores cercanos al cruce de los dos ejes (cerca del valor 0).

Tras el análisis de la tabla y figuras mencionadas antes, puede observarse que las distribuciones por clases en Moa (sitios de colecta oligotróficos) y Sierra del Rosario (sitios de colecta eutróficos), son muy contrastantes. Se evidencia que, mientras en Moa las especies tienden a presentar biovolúmenes y promedios de poblaciones de espora menores, en Sierra del Rosario dichos valores tienden a ser bastante mayores. Tal resultado tiene que ver probablemente, no tanto con las mejores condiciones nutricionales en Sierra del Rosario con respecto a Moa, sino con el posible predominio en el segundo caso de comunidades vegetales compuestas por especies con menores tasas fotosintéticas y por lo tanto con menores capacidades para disponer de drenajes de carbono fotosintético lo suficientemente amplios como para abastecer una flórla como la existente en los sitios de Sierra del Rosario.

Por otra parte, las tendencias a una distribución binomial negativa, más significativas en Moa que en Sierra del Rosario, están dadas con seguridad por un mayor predominio en el primer caso de especies o tipos de Glomeromycota en general con esporas más pequeñas (menor biovolumen). De ahí, la binomial negativa mucho más significativa obtenida para Moa, según se observa en la Fig. 9. Un comportamiento similar a este se observa, en forma particular en la distribución de clases de diámetros reportados para el género *Paraglomus*, que constituye uno (<http://www.invam.caf.wvu.edu>) de los probables ancestros para la División Glomeromycota. Si esto es cierto o no, es algo que habrá que comprobar en futuras investigaciones, pero de serlo, el hecho no tendría nada de extraño, por ser Moa el territorio geológicamente más viejo del archipiélago cubano, por presentar Moa los porcentajes más altos de endémicos locales en toda Cuba y por las relaciones florísticas, que si bien necesitando ser profundizadas, han quedado demostradas entre Moa en Cuba y La Gran Sabana en Venezuela en el presente trabajo.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Programa “El Hombre y la Biosfera” de División de Ciencias Ecológicas de la UNESCO, y en particular la ayuda personal de Malcolm Hadley, por los equipamientos y estímulos permanentes para mejorar las investigaciones ecológicas en Cuba. También agradece el financiamiento recibido por parte del proyecto *CIUF-CUD-MUCL-Caraïbes* otorgado por la comunidad francesa de Bélgica a nuestra institución (*Conseil Inter-Universitaire de la Communauté Française de Belgique: Coopération Universitaire au Développement*).

LITERATURA CITADA

- Bever JD, Morton JB, Antonovics J, Schultz PA. 1996.** Host-dependent sporulation and species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in a mown grassland. *Journal of Ecology*. 84:71-82.
- Chardy P, Glemarec M, Laurec A. 1976.** Application of inertia methods to benthic marine ecology: practical implications of the basic options. *Estuarine Coastal Marine Science*. 4:179-205.
- Cuenca G, Lovera M. 1992.** Vesicular-arbuscular mycorrhizae in disturbed and revegetated sites from La Gran Sabana, Venezuela. *Canadian Journal of Botany*. 70:73-79.
- de Souza FA, Dalpé Y, Declerck S, de la Providencia I, Séjalon-Delmas N. 2005.** Life History Strategies in Gigasporaceae: insight from monoxenic culture. En: Declerck S, Strullu DG, Fortin JA. (eds.), *In Vitro Culture of Mycorrhiza*, 73-91, Springer-Verlag, Heidelberg.
- Dufrene M, Legendre P. 1997.** Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*. 67:345-366.
- Faith DP, Minchin PR, Belbin L. 1987.** Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. *Vegetatio*. 69:57-68.
- Ferrer RL, Herrera RA. 1980.** El género *Gigaspora* Gerdemann et Trappe (Endogonaceae) en Cuba. *Revista del Jardín Botánico Nacional*. 1:43-66.
- Gerdemann JW, Nicolson TH. 1963.** Spores of mycorrhizal *Endogone* species extracted from soil by wet-sieving and decanting. *Transactions of the British Mycological Society*. 46:235-244.
- Herrera RA, Menéndez L, Rodríguez ME, García, EE. 1988.** *Ecología de los bosques siempre-verdes de la Sierra del Rosario, Cuba. Proyecto MAB No.1, 1974-1987*. ROSTLAC, Montevideo.
- Herrera-Peraza RA, Ferrer RL, Sieverding E. 2003.** *Glomus brohultii*: A new species in the arbuscular mycorrhiza forming Glomerales. *Journal of Applied Botany – Angewandte Botanik*. 77: 37-40.
- Herrera-Peraza RA, Furrázola E. 2003.** Influência das taxas de renovação da necromassa no funcionamento exuberante ou austero de micorrizas vesicular-arbusculares (MVA) em floresta tropical. En: Kageyama PY, de Oliveira RE, de Moraes LFD, Gandara F, (eds.), *Restauração Ecológica de Ecossistemas Naturais*, 165-184, Fundação de Estudos e Pesquisas Agrícolas e Florestais – FEPAF, Botucatu, SP.
- Herrera-Peraza RA, Furrázola E, Ferrer RL, Fernández-Valle R, Torres-Arias Y. 2004.** Functional strategies of root hairs and arbuscular mycorrhizae in an evergreen tropical forest, Sierra del Rosario, Cuba. *Revista CENIC Ciencias Biológicas*. 35:113-123.
- Herrera-Peraza RA, Ulloa DR, Valdés-Lafont O, Priego AG, Valdés AR. 1997.** Ecotechnologies for the sustainable management of tropical forest diversity. *Nature & Resources*. 33:2-17.
- Jongman RHG, ter Braak CJF, van Tongeren OFR. 1995.** *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ferrer RL, Herrera RA. 1980.** El género *Gigaspora*

- MacArthur RH, Wilson EO. 1967.** *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- McCune B. 1997.** Influence of noisy environmental data on canonical correspondence analysis. *Ecology*. 78:2617-2623.
- McCune B, Mefford MJ. 1999.** *PC-ORD for Windows, Multivariate Analysis of Ecological Data*, Version 4.25. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, U.S.A.
- Montilla M, Herrera RA, Monasterio M. 2002.** Influencia de los períodos de descanso sobre la distribución vertical de raíces, micorrizas arbusculares y pelos radicales en páramos andinos venezolanos. *Ecotrópicos*. 15:85-98.
- Oksanen J, Minchin PR. 1997.** Instability of ordination results under changes in input data order: explanations and remedies. *Journal of Vegetation Science*. 8:447-454.
- Palmer MW. 1993.** Putting things in even better order: the advantages of canonical correspondence analysis. *Ecology*. 74:2215-2230.
- Rohlf FJ. 1993.** *NTSYS-pc, Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System*. Version 1.80. Applied Biostatistics Inc., Exeter Software, New York.
- Schüßler A, Schwarzott D, Walker C. 2001.** A new fungal phylum, the *Glomeromycota*: phylogeny and evolution. *Mycological Research* 105: 1413-1421.
- Sieverding E. 1991.** *Vesicular-Arbuscular Mycorrhiza Management in Tropical Agrosystems*. Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ) GmbH, Eschborn, Germany.
- Stürmer SL, Bellei MM. 1994.** Composition and seasonal variation of spore populations of arbuscular mycorrhizal fungi in dune soils on the island of Santa Catarina, Brazil. *Canadian Journal of Botany*. 72:359-363.
- ter Braak CJF. 1986.** Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67:1167-1179.
- ter Braak CJF. 1988.** *CANOCO*. Agricultural Mathematics Group. Technical Report LWA-88-02. Wageningen, Netherlands.
- ter Braak CJF. 1990.** *Update Notes: CANOCO Version 3.10*. Agricultural Mathematics Group. Wageningen, Netherlands.
- ter Braak CJF. 1994.** Canonical community ordination. Part I: Basic theory and linear methods. *Ecoscience*. 1:127-140.
- Torres-Arias Y, Furrázola E, Fernández-Valle R, Herrera-Peraza Ra. 2005.** Caracterización general de la División Glomeromycota en la region de Moa, Cuba. En: Rodríguez ME., Implementación de ecotecnologías para la rehabilitación de areas degradadas por la minería. Informe Final del Proyecto (0053). Instituto de Ecología y Sistemática, La Habana.
- Wilson JB, Lee WG. 2000.** C-S-R triangle theory: community level predictions, tests, evaluation of criticisms, and relation to other theories. *Oikos*. 91: 77-96.