




# MICORRIZAS ARBUSCULARES Y ENDÓFITOS SEPTADOS EN TRES ESPECIES DE THELYPTERIDACEAE DE AMBIENTES RIPARIOS DE LAS YUNGAS (TUCUMÁN, ARGENTINA)

## ARBUSCULAR MYCORRHIZAE AND SEPTATE ENDOPHYTES IN THREE SPECIES OF THELYPTERIDACEAE OF RIPARIAN ENVIRONMENTS OF THE YUNGAS (TUCUMÁN, ARGENTINA)


Gabriela Romagnoli<sup>1\*</sup>, Marcelo D. Arana<sup>2,3</sup> & Patricia L. Albornoz<sup>1,4</sup>

1. Facultad Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán. San Miguel de Tucumán, Argentina
2. Instituto Criptogámico, Área Botánica, Fundación Miguel Lillo. San Miguel de Tucumán, Argentina
3. Grupo GIVE, Departamento de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias Exactas, Físico-Químicas y Naturales, Instituto ICBA (UNRC-CONICET), Universidad Nacional de Río Cuarto. Río Cuarto, Argentina
4. Instituto de Morfología Vegetal, Área Botánica, Fundación Miguel Lillo. San Miguel de Tucumán, Argentina

\*mgromagnoli@csnat.unt.edu.ar

### Citar este artículo

ROMAGNOLI, G., M. D. ARANA & P. L. ALBORNOZ. 2024. Micorrizas arbusculares y endófitos septados en tres especies de Thelypteridaceae de ambientes riparios de las Yungas (Tucumán, Argentina). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 59: 335-343.

 DOI: <https://doi.org/110.31055/1851.2372.v59.n3.44734>

### SUMMARY

**Background and aims:** The status of the presence of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) in lycophytes and ferns has been analysed in 11% of them. This work aims to characterise and quantify the AMF colonisation and to characterise septate endophytes present on the roots of the Thelypteridaceae: *Amauropelta jujuyensis*, *A. nubicola*, and *Pelazoneuron patens*.

**M&M:** Ten individuals per species were collected in August 2022. Conventional staining and techniques were used to estimate colonisation.

**Results:** The root of *Amauropelta jujuyensis*, *A. nubicola*, and *Pelazoneuron patens* showed AMF with *Arum* and *Paris* morphological types simultaneously. The hyphal colonization showed no significant difference among species, arbuscular colonization was significantly higher in *A. jujuyensis*, while vesicular colonization was considerably higher in *A. nubicola*. In addition, septate endophytes were evident in the species of the genus *Amauropelta*.

**Conclusion:** The association of AMF and other fungal endophytes with the native Argentine Thelypteridaceae *Amauropelta jujuyensis*, *A. nubicola*, and *Pelazoneuron patens* is evidenced for the first time in riparian environments of the Yungas. The coexistence of *Arum* and *Paris* morphological types in the three studied fern species is demonstrated.

### KEY WORDS

*Amauropelta*, arbuscular mycorrhizae, ferns, fungal endophytes, *Pelazoneuron*.

### RESUMEN

**Introducción y objetivos:** El estatus de la presencia de hongos micorrízicos arbusculares (HMA) en licofitas y helechos se ha analizado en un 11 %. El objetivo de este trabajo es caracterizar y cuantificar la colonización de los HMA y caracterizar endófitos septados en raíces de las Thelypteridaceae: *Amauropelta jujuyensis*, *A. nubicola* y *Pelazoneuron patens*.

**M&M:** Se recolectaron 10 individuos por especie en agosto del 2022. La colonización se estimó utilizando técnicas y tinción convencionales.

**Resultados:** Las raíces de *Amauropelta jujuyensis*, *A. nubicola* y *Pelazoneuron patens* presentaron HMA de tipo morfológico *Arum* y *Paris*, simultáneamente. La colonización hifal no mostró diferencia significativa entre las especies, la arbuscular evidenció un porcentaje significativo mayor en *A. jujuyensis* y la vesicular fue mayor en *A. nubicola*. Además, se evidenciaron endófitos septados en las especies analizadas del género *Amauropelta*.

**Conclusiones:** Se evidencia, por primera vez en ambientes riparios de las Yungas, la asociación de los HMA y otros endófitos fúngicos con *Amauropelta jujuyensis*, *A. nubicola* y *Pelazoneuron patens*. Se demuestra en estas la coexistencia de los tipos morfológicos *Arum* y *Paris*.

### PALABRAS CLAVES


*Amauropelta*, endófitos fúngicos, helechos, micorrizas arbusculares, *Pelazoneuron*.

Recibido: 12 Abr 2024

Aceptado: 1 Jul 2024

Publicado en línea: 30 Sep 2024

Publicado impreso: 30 Sep 2024

Editor: Gonzalo J. Márquez 

ISSN versión impresa 0373-580X

ISSN versión on-line 1851-2372

## INTRODUCCIÓN

La asociación simbiótica mutualista entre las raíces de plantas vasculares y los hongos del Phylum Glomeromycota, se denomina micorriza arbuscular (MA) (Brundrett & Tedersoo, 2018). Los hongos micorrícicos arbusculares (HMA) se caracterizan por presentar hifas cenocíticas que colonizan inter e intracelularmente las células de la corteza radical constituyendo dos tipos morfológicos denominados *Arum* y *Paris*. En el último, las hifas forman circunvoluciones que pueden desarrollar arbusculos, mientras que en la forma *Arum* las hifas intercelulares forman arbusculos intracelulares (Brundrett, 2004; Dickson, 2004; Smith & Read, 2008). En esta asociación la planta proporciona hidratos de carbono al hongo, y este transfiere nutrientes minerales y agua a la planta, favoreciendo una mayor tolerancia de la planta frente a factores bióticos y abióticos adversos (Bolan, 1991; Sieverding *et al.*, 1991; Brundrett, 2009; Hoysted *et al.*, 2018). Otro grupo de hongos que se encuentran en las raíces, pertenecientes a Ascomycetes o Basidiomycetes, son los endófitos septados oscuros (ESO) que se caracterizan porque sus hifas melanizadas colonizan inter e intracelularmente la corteza (Jumpponen, 2001; Barrow, 2003). Aunque su función es aún discutida, algunos estudios sugieren que, en determinadas condiciones, ejercen un efecto beneficioso sobre el crecimiento de la planta (Redman *et al.*, 2002; Mandyam & Jumpponen, 2005; Newsham *et al.*, 2009; Chadha *et al.*, 2014). Lizarraga *et al.* (2018) mencionan la presencia de otros endófitos septados, a los que denomina hongos septados desconocidos, cuya colonización es similar a los ESO, sin embargo, se diferencian por la morfología de los microesclerocios y sus hifas no melanizadas.

En relación a la diversidad estimada de licofitas y helechos, que comprende aproximadamente unas 12.000 especies (PPG I, 2016), se ha analizado la presencia de HMA en un 11%, evidenciándose esta asociación en el 67% de los taxones (Lehnert & Kessler, 2016; Lehnert *et al.*, 2017). Los antecedentes sobre los HMA en licofitas y helechos se han enfocado principalmente en caracterizar esta asociación en especies de bosques templados y tropicales

(Kessler *et al.*, 2014; Lara-Pérez *et al.*, 2014; Sánchez Baizabal *et al.*, 2020; entre otros). En Argentina la asociación de los HMA con estas plantas fue estudiada por Fernández *et al.* (2008, 2010, 2012) y Fontela *et al.* (1998, 2001, 2022) en ambientes templado fríos de los Bosques Valdivianos y de la estepa patagónica, por Becerra *et al.* (2007) para las Yungas, y por Albornoz & Hernández (2006), Hernández *et al.* (2008, 2010) y Fracchia *et al.* (2009) en helechos presentes en ambientes xéricos de los Valles Calchaquíes (provincia del Monte) y chaqueños (Chaco Serrano).

La familia Thelypteridaceae, cuya distribución es cosmopolita, está representada por 1200 especies reunidas en 37 géneros (Fawcett & Smith, 2021; Fawcett *et al.*, 2021). En Argentina se citan 8 géneros y 37 especies que habitan en diferentes ambientes. (Ponce, 2016; Yañez *et al.*, 2022; Berrueta *et al.*, 2023), habitando preferentemente bordes de selvas, bosques y riberas de cursos de agua. Para la provincia de Tucumán, Ponce (1987, 2016) mencionó 14 especies, número que fue ampliado por Romagnoli *et al.* (2023) quienes incorporaron 2 nuevas especies a la flora tucumana.

El ambiente ripario representa una interfase entre los hábitats terrestres y acuáticos, con características físicas y químicas propias, convirtiéndolo en zonas de vital importancia para el mantenimiento de la biodiversidad, propiciando un microclima húmedo ideal para el crecimiento de los helechos (Freire Boado & Guitián Rivera, 2005; Sirombra & Mesa, 2010; Silva *et al.*, 2019). En las riberas del río Los Sosa, que discurre en ambientes yungueños tucumanos, se encuentran tres especies de Thelypteridaceae de dos géneros: *Amauropelta jujuyensis* (de la Sota) Salino & T.E. Almeida, *A. nubicola* (de la Sota) Salino & T.E. Almeida y *Pelazoneuron patens* (Sw.) A.R. Sm. & S.E. Fawc. Debido a la escasa información acerca de los HMA asociados a licofitas y helechos en ambientes riparios en general, y en particular en Argentina, el objetivo de este trabajo es caracterizar y cuantificar la colonización de los HMA y caracterizar endófitos septados presentes en las raíces de tres especies nativas de Thelypteridaceae: *Amauropelta jujuyensis*, *A. nubicola* y *Pelazoneuron patens*, presentes en las riberas del río Los Sosa.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

La cuenca del río Los Sosa se ubica en la vertiente oriental de las Sierras del Aconquija ( $26^{\circ} 57' S$   $65^{\circ} 39' W$ ), en la provincia de Tucumán (Argentina) y se extiende a lo largo de la quebrada del mismo nombre. Este río nace del embalse La Angostura a los 2.000 m s.n.m. y desciende hasta los 400 m s.n.m. en la zona pedemontana (Fernández & Lutz, 2003). La cuenca está comprendida dentro de la provincia biogeográfica de las Yungas, región Neotropical, también conocidas como selva Tucumano-Boliviana (Arana *et al.*, 2021). De acuerdo con la clasificación climática de Köppen, el clima es templado moderado lluvioso con invierno seco no riguroso (Cw) cuya precipitación anual es del 80% entre los meses de noviembre a abril (Mendoza & González, 2011).

### Muestreo

Se realizaron dos muestreos en el mes de agosto del 2022 en la cuenca del río Los Sosa, donde se recolectaron al azar cinco individuos por especie en cada muestreo. *Amauropelta jujuyensis* y *A. nubicola* se encontraron a los 800 m s.n.m., mientras que *P. patens* fue colectada a los 1300 m s.n.m. (Fig. 1). Cabe destacar que las especies de *Amauropelta* mencionadas constituyen endemismos que caracterizan a la provincia biogeográfica de las Yungas, en cambio *P. patens* posee una distribución más amplia (Ponce, 2016, Arana & Ponce, 2021).

### Identificación y cuantificación de la colonización micorrícica arbuscular (CMA)

Los sistemas radicales de las tres especies fueron clarificados y coloreados mediante las técnicas de Phillips & Hayman (1970) y Grace & Stribley (1991). Para cada individuo se montaron en glicerol



Fig. 1. Ambiente ripario yungueño en el río Los Sosa, Tucumán, Argentina.

30 fragmentos de raíces de 1 cm de longitud. Para la estimación de la CMA se utilizó la técnica de McGonigle *et al.* (1990).

Por otra parte, se observó la existencia de esporas de HMA adheridas a las superficies de las raíces tratadas. Las observaciones se realizaron en microscopio óptico (Carl Zeiss, Axiostar Plus, Göttingen, Alemania). Las microfotografías se tomaron con cámara digital (Olympus SP350, 8.0MP, Tokyo, Japón).

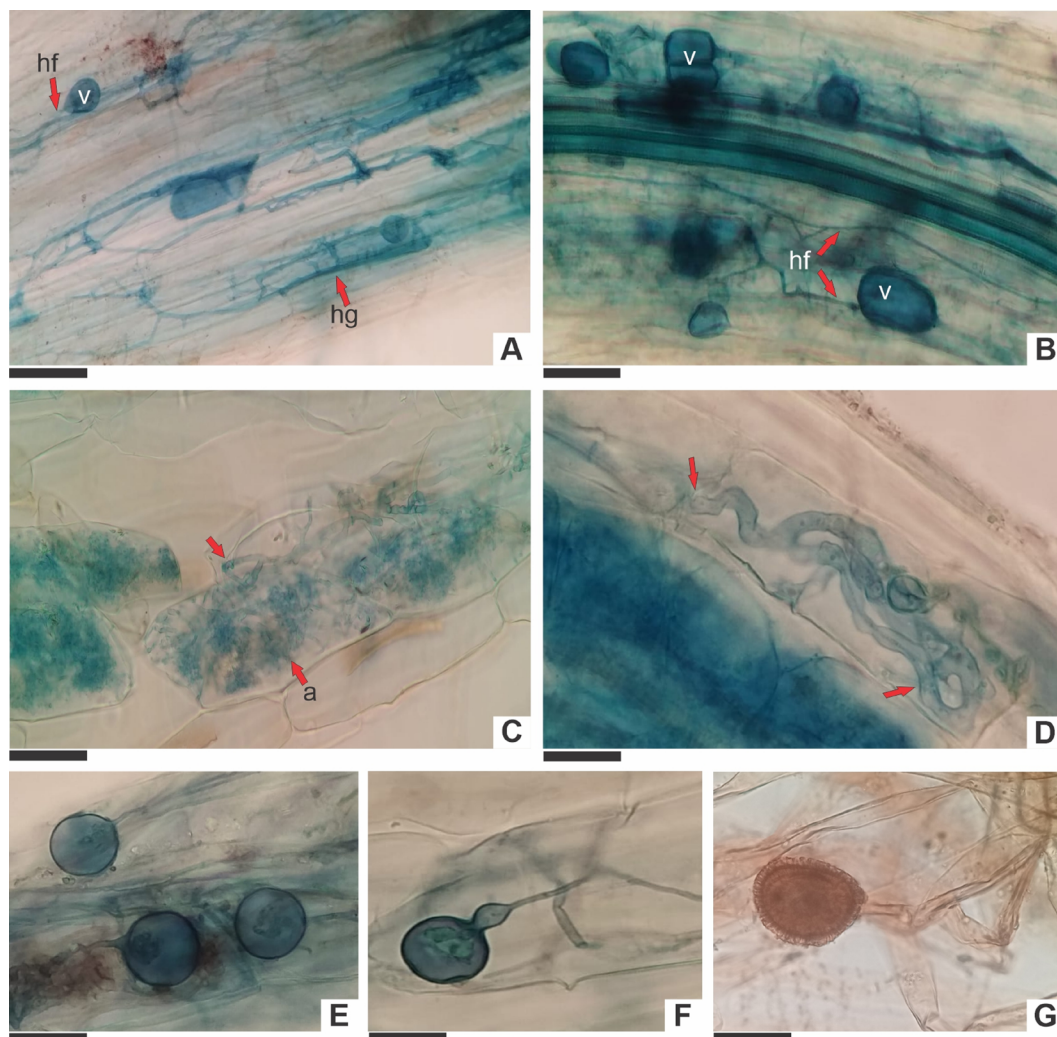
#### Análisis estadístico

Para el análisis de los datos se aplicó la prueba No Paramétrica de Kruskal Wallis (Zar, 1996). Cuando

se encontraron diferencias significativas se aplicó *a posteriori* la prueba de comparaciones múltiples de Dunn (Zar, 1996).

## RESULTADOS

Los sistemas radicales de *Amauropelta jujuyensis*, *A. nubicola* y *Pelazoneuron patens* presentaron CMA, con los tipos morfológicos *Arum* y *Paris* simultáneamente (Fig. 2A-F). En la morfología *Arum* se observaron hifas intercelulares finas (2-3  $\mu\text{m}$ ) y gruesas (5-6  $\mu\text{m}$ ). Las hifas



**Fig.2.** Micorrizas arbusculares. **A-D:** Morfología *Arum*. **E, F:** Morfología *Paris*. **G-I:** Esporas de Glomeromycota. Abreviaturas= a: arbusculos; hf: hifa fina; hg: hifa gruesa; v: vesícula. Escalas= A, B, G: 40  $\mu\text{m}$ ; C: 200  $\mu\text{m}$ ; D: 50  $\mu\text{m}$ ; E: 150  $\mu\text{m}$ ; F: 30  $\mu\text{m}$ ; H, I: 20  $\mu\text{m}$ .

delgadas portan vesículas elipsoidales en posición terminal (Fig. 2A, B), mientras que las hifas gruesas forman arbuscúlos intracelulares (Fig. 2A, C, D). En el tipo *Paris*, las hifas gruesas intracelulares forman circunvoluciones (Fig. 2E, F). En relación a los porcentajes de colonización, se muestran en la Tabla 1: la colonización hifal (CH) no mostró diferencia significativa entre las especies, la colonización arbuscular (CA) evidenció un porcentaje significativo mayor en *A. jujuyensis* y menor en *A. nubicola*, mientras que la colonización vesicular (CV) fue significativamente mayor en *A. nubicola*.

Los tres taxones estudiados presentaron esporas de HMA pertenecientes al Phylum Glomeromycota (Fig. 2G-I), adheridas a las raíces.

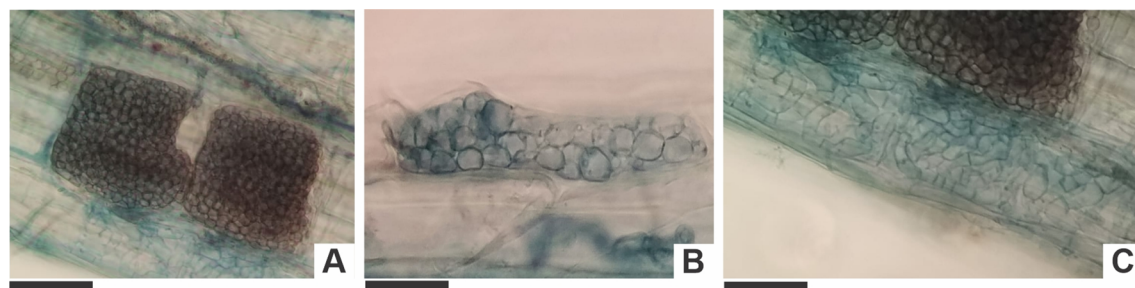
Se evidenciaron hifas y microesclerocios de ESO en las células parenquimáticas de la corteza radical de *A. nubicola* (Fig. 3A). Además, se observó la presencia de otros endófitos fúngicos con dos morfologías en los microesclerocios: con hifas redondeadas (Fig. 3B) en *A. jujuyensis* y *A. nubicola*, y con hifas alargadas (Fig. 3C) solamente en *A. nubicola*.

**Tabla 1.** Porcentaje de colonización por hongos micorrícicos arbusculares en *Amauropelta jujuyensis*, *A. nubicola* y *Pelazoneuron patens* en ambientes riparios. Letras diferentes indican diferencia significativa con  $p < 0,05$ .

Especies	% MA		
	Hifal	Arbuscular	Vesicular
<i>A. jujuyensis</i>	78,1 ± 2,8 a	67,7 ± 3,1 b	6,1 ± 1,5 a
<i>A. nubicola</i>	81,0 ± 3,3 a	51,5 ± 3,2 a	17,6 ± 2,4 b
<i>P. patens</i>	73,7 ± 3,6 a	56,8 ± 3,2 ab	10,3 ± 2,1 a

## DISCUSIÓN

Los ejemplares colectados de las tres especies de Thelypteridaceae nativas en ambientes riparios de Yungas en Argentina evidenciaron la presencia de HMA. Se demuestra la coexistencia de las morfologías *Arum* y *Paris* en los ejemplares estudiados de las especies mencionadas, condición que ha sido observada por Hernández *et al.* (2010) para la Pteridaceae *Doryopteris concolor* (Langsd. & Fisch.) Kuhn. Al presente, para las Thelypteridaceae, se reportaron HMA y ESO en 17 de 23 especies analizadas en China, India, Canadá, Ecuador y Honduras (Berch & Kendrick, 1982; Khade & Rodrigues, 2002; Zhang *et al.*, 2004; Lehnert *et al.*, 2009; Kessler *et al.*, 2010; Zubek *et al.*, 2010; Muthuraja *et al.*, 2014). Zubek *et al.* (2010) también reportan su presencia en ejemplares de *Pelazoneuron patens* procedentes del bosque húmedo tropical en Honduras. Además, en el mencionado trabajo, citaron a *P. patens* como la especie que presentó mayor colonización arbuscular entre los taxones estudiados. Las observaciones realizadas en este trabajo, para la misma especie, evidenciaron menor colonización arbuscular y vesicular. La diferencia encontrada en este estudio podría deberse por un lado al ambiente y, por otro, a las diferentes altitudes de donde provienen los especímenes, ya que las muestras analizadas aquí se tomaron a una mayor altitud. En este sentido, Kessler *et al.* (2014) mencionan que el porcentaje de micorrización es inversamente proporcional a la elevación altitudinal. Las diferencias en las estructuras de los HMA, además, podrían variar de acuerdo a numerosos factores, como condiciones edáficas, estrés biótico y abiótico, especies de HMA intervinientes, etc.



**Fig. 3.** Hongos endófitos septados. **A:** Esclerocios de endófitos oscuros septados. **B-C:** Esclerocios de endófitos septados desconocidos. Escalas= A: 45 µm; B, C: 20 µm.

En los ambientes riparios de las Yungas, el régimen de agua depende de las precipitaciones estacionales por lo que la disponibilidad de agua fluctúa a lo largo del año. En suelos propensos a sequías periódicas, las MA pueden mejorar la relación de agua en la planta hospedadora, ya que se ha observado que el potencial de agua se incrementa un 26% comparado con las plantas no micorrizadas (Bolan, 1991; Morte *et al.*, 2000). Además, en el suelo las hifas fúngicas generan redes de micelio que favorecen la formación de agregados del suelo mejorando su estructura, aparte de absorber y transportar eficazmente nutrientes minerales y agua a las plantas (Marschner & Dell, 1994; Zhao *et al.*, 1999). En este sentido, las MA proveen una ventaja ecológica a los helechos que crecen en suelos propensos a la sequía (Kessler *et al.* 2010).

En relación a los hongos endófitos septados oscuros, sólo *Amauropelta nubicola* evidenció su presencia; mientras que, tanto *A. jujuyensis* como *A. nubicola* presentaron dos tipos morfológicos de microesclerocios, coincidente con lo observado por Lizarraga *et al.* (2018) para angiospermas del género *Fragaria*.

Valdez Nuñez *et al.* (2022) mencionan que los ESO pueden formar asociaciones mutualistas similares a los HMA, facilitando la absorción de nutrientes y la protección contra varios factores de estrés en las plantas hospedadoras. Se ha demostrado que estos hongos se relacionan con la producción de metabolitos secundarios que tienen funciones antibióticas y antifúngicas, que le permiten mantener una mayor sanidad en los tejidos de diversas plantas (Chadha *et al.*, 2014). Además, se ha sugerido que la melanización de las hifas de estos hongos podría contribuir a la adaptación de la planta hospedante a condiciones adversas, ya que la melanina jugaría un rol importante en la eliminación de radicales libres que se generan bajo estrés abiótico (Redman *et al.*, 2002).

Los HMA y otros endófitos fúngicos presentes en los ejemplares de las especies de Thelypteridaceae estudiadas podrían contribuir a explicar el éxito de este linaje de helechos en colonizar y prosperar en ambientes tan dinámicos ecológicamente como son las riberas de los ríos yungueños, en las cuales estos helechos poseen una conspicua predominancia y diversidad (Ponce, 1987; Hoysted *et al.*, 2018; Fawcett & Smith, 2021). En general, las plantas que

habitan ambientes riparios dependen en gran medida de las micorrizas, las que refuerzan la estructura del suelo tanto física como químicamente. Las hifas extrarradicales de los HMA producen proteínas como la glomalina, que estabiliza los agregados del suelo que son necesarios para una infiltración eficaz del agua, reducir la escorrentía superficial, controlar la erosión del suelo, reducir las pérdidas de nutrientes y de materia orgánica, aumentar el intercambio de gases y, por tanto, mejorar el crecimiento de las plantas (Rillig *et al.*, 2006; Pagano & Cabello, 2012; Neuenkamp *et al.*, 2019; Rezacová *et al.*, 2021).

## CONCLUSIONES

Se evidencia, por primera vez en ambientes riparios de las Yungas, la asociación de los HMA y otros endófitos fúngicos con las especies de Thelypteridaceae nativas argentinas: *Amauropelta jujuyensis*, *A. nubicola* y *Pelazoneuron patens*. Particularmente para la asociación con los HMA se demuestra la coexistencia de los tipos morfológicos *Arum* y *Paris* en las tres especies de helechos estudiadas. Esta investigación aporta el primer registro de interacción simbiótica mutualista entre los HMA y las especies de *Amauropelta* aquí estudiadas, debido a que las mismas constituyen endemismos restringidos a la provincia biogeográfica de las Yungas.

## CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

Todos los autores han realizado conjuntamente y a partes iguales la colecta de datos, su interpretación y redacción del manuscrito.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la Fundación Miguel Lillo por la provisión de espacio físico y equipamiento. Los autores también agradecen Rodrigo Delgado (Fundación Miguel Lillo) por su ayuda durante los trabajos de campo en las Yungas. Se agradece a dos revisores anónimos cuyos comentarios contribuyeron a mejorar el manuscrito. Este trabajo forma parte del trabajo doctoral de la

primera autora. Esta investigación fue financiada por la Universidad Nacional de Tucumán. (PIUNT 2023 G743, Proyecto), Fundación Miguel Lillo (FMLCAV-B-0002-1 Proyecto).

## BIBLIOGRAFÍA

- ALBORNOZ, P. L. & M. HERNÁNDEZ. 2006. Anatomía y endomicorrizas en *Pellaea ternifolia* (Cav.) Link subsp. *ternifolia* (Pteridaceae) en Tucumán (Argentina). *Lilloa* 43:13-21.
- ARANA, M. D., E. S. NATALE, N. E. FERRETTI, G. M. ROMANO, ... & J. J. MORRONE. 2021. Esquema biogeográfico de la República Argentina. Fundación Miguel Lillo. *Opera Lilloana* 56: 1-240.
- ARANA, M. D. & M. M. PONCE. 2021. Contribución de licofitas y helechos endémicos al esquema biogeográfico evolutivo de la Argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 56 (Supl.): 16.
- BARROW, J. R. 2003. Atypical morphology of dark septate fungal root endophytes of *Bouteloua* in arid southwestern USA rangelands. *Mycorrhiza* 13: 239-247. <https://doi.org/10.1007/s00572-003-0222-0>
- BECERRA, A., M. CABELLO & F. CHIARINI. 2007. Arbuscular mycorrhizal colonization of vascular plants from the Yungas forests, Argentina. *Ann. For. Sci.* 64: 765-772. <https://doi.org/10.1051/forest:2007056>
- BERCH, S. M. & B. KENDRICK. 1982. Vesicular-arbuscular mycorrhizae of southern Ontario ferns and fern-allies. *Mycologia* 74: 769-776. <https://doi.org/10.1080/00275514.1982.12021584>
- BERRUETA, P. C., M. PONCE, M. L. LUNA, G. GIUDICE & M. D. ARANA. 2023. *Amauropelta platensis* (Thelypteridaceae), New combination for the endemic Southern Cone Fern Flora. *Rodriguesia* 74: e00492023. <http://dx.doi.org/10.1590/2175-7860202374064>
- BOLAN, N. S. 1991. A critical review on the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plants. *Plant Soil* 134: 189-207. <https://doi.org/10.1007/BF00012037>
- BRUNDRETT, M. 2004. Diversity and classification of mycorrhizal associations. *Biol. Rev.* 79: 473-495. <https://doi.org/10.1017/S1464793103006316>
- BRUNDRETT, M. C. 2009. Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant Soil* 320: 37-77.
- BRUNDRETT, M. C. & L. TEDERSOO. 2018. Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. *New Phytol.* 220: 1108-1115. <https://doi.org/10.1111/nph.14976>
- CHADHA, N., M. MISHRA, R. PRASAD & A. VARMA. 2014. Root endophytic fungi: research update. *J. Biol. Life Sci.* 5: 135-158. <https://doi.org/10.5296/jbls.v5i2.5960>
- DICKSON, S. 2004. The *Arum-Paris* continuum of mycorrhizal symbioses. *New Phytol.* 163: 187-200. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01095.x>
- FAWCETT, S. & A. R. SMITH. 2021. *A Generic Classification of the Thelypteridaceae*. BRIT Press. Fort Worth.
- FAWCETT, S., A. R. SMITH, M. SUNDUE, J. G. BURLEIGH, ... & D. S. BARRINGTON. 2021. A global phylogenomic study of the Thelypteridaceae. *Syst. Bot.* 46: 891-915. <https://doi.org/10.1600/036364421X16370109698650>
- FERNÁNDEZ, D. S. & M. A. LUTZ. 2003. Procesos de remoción en masa y erosión fluvial en la quebrada del río Los Sosa, provincia de Tucumán. *Rev. Asoc. Geol. Arg.* 58: 255-266.
- FERNÁNDEZ, N., M. I. MESSUTI & S. FONTENLA. 2008. Arbuscular mycorrhizas and dark septate fungi in *Lycopodium paniculatum* (Lycopodiaceae) and *Equisetum bogotense* (Equisetaceae) in a Valdivian temperate forest of Patagonia, Argentina. *Am. Fern J.* 98: 117-127. [https://doi.org/10.1640/0002-8444\(2008\)98\[117:AMADSF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1640/0002-8444(2008)98[117:AMADSF]2.0.CO;2)
- FERNÁNDEZ, N., S. FONTENLA & M. I. MESSUTI. 2010. Mycorrhizal status of obligate and facultative epiphytic ferns in a Valdivian temperate forest of Patagonia, Argentina. *Am. Fern J.* 100: 16-26. <https://doi.org/10.1640/0002-8444-100.1.16>
- FERNÁNDEZ, N. V., M. I. MESSUTI & S. B. FONTENLA. 2012. Occurrence of arbuscular mycorrhizas and dark septate endophytes in pteridophytes from a patagonian rainforest, Argentina. *J. Basic Microbiol.* 53: 498-508.
- FONTENLA, S., R. GODOY, P. ROSSO, & M. HAVRYLENKO. 1998. Root associations in *Austrocedrus* forests and seasonal dynamics of arbuscular mycorrhizas. *Mycorrhiza* 8: 29-33.
- FONTENLA, S., J. PUNTIERI & J. A. OCAMPO. 2001. Mycorrhizal associations in the Patagonian steppe, Argentina. *Plant Soil* 233: 13-29.
- FONTENLA, S. B., N. V. FERNÁNDEZ, M. C. MESTRE & J. P. PUNTIERI. 2022. Current knowledge on mycorrhizal symbiosis and endophytes in northwest

- Patagonia, Argentina. En: LUGO, M.A. & M.C. PAGANO (eds.), *Mycorrhizal Fungi in South America*, pp. 255-279. Fungal Biology, Springer, Cham.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-031-12994-0\\_13](https://doi.org/10.1007/978-3-031-12994-0_13)
- FRACCHIA, S., A. ARANDA, A. GOPAR, V. SILVANI & A. GODEAS. 2009. Mycorrhizal status of plant species in the Chaco Serrano Woodland from central Argentina. *Mycorrhiza* 19: 205-214.
- FREIRE BOADO, M. A. & L. GUITIÁN RIVERA. 2005. Caracterización de la vegetación en los ambientes ribereños del curso medio del río Ulla. *Xerografía* 5: 61-83.
- GRACE, C. & D. P. STRIBLEY. 1991. A safer procedure for routine staining of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycol. Res.* 95: 1160-1162.  
[https://doi.org/10.1016/S0953-7562\(09\)80005-1](https://doi.org/10.1016/S0953-7562(09)80005-1)
- HERNÁNDEZ, M., P. L. ALBORNOZ, F. RODRÍGUEZ & S. SERRANO. 2008. Anatomía de rizoma, raíz y micorrizas arbusculares en *Cheilanthes pruinata* Kaulf y *C. myriophylla* Desv. (Pteridaceae) en el Noroeste Argentino. *Lilloa* 45: 73-82.
- HERNÁNDEZ, M. A., G. TERÁN & P. L. ALBORNOZ. 2010. Morfología, anatomía y endomicorrizas en el esporofito de *Doryopteris concolor* (Pteridaceae). *Lilloa* 47: 73-83.
- HOYSTED, G. A., J. KOWAL, A. JACOB, W. R. RIMINGTON, ... & M. I. BIDARTONDO. 2018. A mycorrhizal revolution. *Curr. Opin. Plant Biol.* 44: 1-6. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2017.12.004>
- JUMPPONEN, A. 2001. Dark septate endophytes—are they mycorrhizal? *Mycorrhiza* 11: 207-211.  
<https://doi.org/10.1007/s005720100112>
- KHADE, S. W. & B. F. RODRIGUES. 2002. Arbuscular mycorrhizal fungi associated with some pteridophytes from Western Ghats region of Goa. *Trop. Ecol.* 43: 251-256.
- KESSLER, M., R. JONAS, D. CICUZZA, J. KLUGE & M. LEHNERT. 2010. A survey of the mycorrhization of Southeast Asian ferns and lycophytes. *Plant Biol.* 12: 788-793.
- KESSLER, M., R. GÜDEL, L. SALAZAR, J. HOMEIER, ... & J. KLUGE. 2014. Impact of mycorrhization on the abundance, growth and leaf nutrient status of ferns along a tropical elevational gradient. *Oecologia* 175: 887-900.  
<https://doi.org/10.1007/s00442-014-2941-7>
- LARA-PÉREZ, L. A., J. C. NOA-CARRAZANA, Á. D. J. LANDA LÓPEZ, S. HERNÁNDEZ-GONZÁLEZ, ... & A. ANDRADE TORRES. 2014. Colonización y estructura de la comunidad de hongos micorrízicos arbusculares en *Alsophila firma* (Cyatheaceae) en bosque mesófilo de montaña en Veracruz, México. *Rev. Biol. Trop.* 62: 1609-1623.  
<https://doi.org/10.15517/rbt.v62i4.13324>
- LEHNERT, M., I. KOTTKE, S. SETARO, L. F. PAZMIÑO, ... & M. KESSLER. 2009. Mycorrhizal associations in ferns from Southern Ecuador. *Am. Fern J.* 99: 292-306.
- LEHNERT, M. & M. KESSLER. 2016. Mycorrhizal relationships in lycophytes and ferns. *Fern Gazette.* 20: 101-116.
- LEHNERT, M., M. KRUG & M. KESSLER. 2017. A review of symbiotic fungal endophytes in lycophytes and ferns—a global phylogenetic and ecological perspective. *Symbiosis* 71: 77-89.  
<https://doi.org/10.1007/s13199-016-0436-5>
- LIZARRAGA, S. V., G. A. PEREZ, A. I. RUIZ, S. M. SALAZAR, ... & P. L. ALBORNOZ. 2018. Rendimiento frutal de tres variedades de *Fragaria ananassa* en relación con el grado de colonización por micorrizas arbusculares y otros endófitos fúngicos, Tucumán, Argentina. Respuesta histológica radical a la interacción. *Rev. Agron. Noroeste Arg.* 38: 145-154.
- MANDYAM, K. & A. JUMPPONEN. 2005. Seeking the elusive function of the root-colonising dark septate endophytic fungi. *Stud. Mycol.* 53: 173-189.  
<https://doi.org/10.3114/sim.53.1.173>
- MARSCHNER, H. & B. DELL. 1994. Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant Soil.* 159: 89-102.  
<https://doi.org/10.1007/BF000000098>
- MCGONIGLE, T. P., M. H. MILLER, D. G. EVANS, G. L. FAIRCHILD & J. A. SWAN. 1990. A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular—arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol.* 115: 495-501.  
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1990.tb00476.x>
- MENDOZA, E. A. & J. A. GONZÁLEZ. 2011. Las ecorregiones del noroeste argentino basadas en la clasificación climática de Köppen. *Serie Conserv. Nat.* 19: 3-41.
- MORTE, A., C. LOVISOLO & A. SCHUBERT. 2000. Effect of drought stress on growth and water relations of the mycorrhizal association *Helianthemum almeriense* - *Terfezia clavaryi*. *Mycorrhiza* 10: 115-119. <https://doi.org/10.1007/s005720000066>
- MUTHURAJA, R., T. MUTHUKUMAR, K. SATHIYADASH, E. UMA & P. PRIYADHARSINI. 2014. Arbuscular mycorrhizal (AM) and dark septate endophyte (DSE) fungal association in



- lycophytes and ferns of the Kolli Hills, Eastern Ghats, Southern India. *Am. Fern J.* 104: 67-102. <https://doi.org/10.1640/0002-8444-104.2.67>
- NEUENKAMP, L., S. M. PROBER, J. N. PRICE, M. ZOBEL & R. J. STANDISH. 2019. Benefits of mycorrhizal inoculation to ecological restoration depend on plant functional type, restoration context and time. *Fungal Ecol.* 40: 140-149.
- NEWSHAM, K. K., R. UPSON & D. J. READ. 2009. Mycorrhizas and dark septate root endophytes in polar regions. *Fungal Ecol.* 2: 10-20. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2008.10.005>
- PAGANO, M. C. & M. N. CABELLO. 2012. Mycorrhizas in Natural and Restored Riparian Zones. En: PAGANO, M. C. (ed.), *Mycorrhiza: Occurrence and Role in Natural and Restored Environments*, pp. 292-316. Nova Science Publishers, Hauppauge.
- PHILLIPS, J. M. & D. S. HAYMAN. 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 55: 158-IN18. [https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(70\)80110-3](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(70)80110-3)
- PONCE, M. M. 1987. *Revisión sistemática de las Thelypteridaceae (Pteridophyta) argentinas*. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires. Argentina.
- PONCE, M. M. 2016. Thelypteridaceae. En: PONCE, M. M & M. D. ARANA (coords.), *Flora Vascular de la República Argentina*, vol. 2: 353-384. Estudio Sigma S.R.L., Buenos Aires. <https://doi.org/10.2307/j.ctt1p0vjr5.35>
- PPG I. 2016. A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. *J. Syst. Evol.* 54: 563-603. <https://doi.org/10.1111/jse.12229>
- REDMAN, R. S., K. B. SHEEHAN, R. G. STOUT, R. J. RODRIGUEZ & J. M. HENSON. 2002. Thermo tolerance generated by plant/fungal symbiosis. *Science* 298: 1581-1584. <https://doi.org/10.1126/science.1078055>
- ŘEZÁČOVÁ, V., A. CZAKÓ, M. STEHLÍK, M. MAYEROVÁ & M. MADARAS. 2021. Organic fertilization improves soil aggregation through increases in abundance of eubacteria and products of arbuscular mycorrhizal fungi. *Sci Rep* 11: 12548. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-91653-x>
- RILLIG, M. C. & D. L. MUMMEY. 2006. Mycorrhizas and soil structure. *New Phytol.* 171: 41-53.
- ROMAGNOLI, G., P. L. ALBORNOZ & M. D. ARANA. 2023. Nuevas citas para la flora de helechos (Polypodiopsida) en las Yungas de Tucumán, Argentina. *Lilloa* 60: 97-104. <https://doi.org/10.30550/j.lil/2023.60.1/2023.06.01>
- SÁNCHEZ BAIZABAL, E. M. S., R. MEDEL-ORTIZ & D. T. AGUILAR. 2020. Evidencia de asociaciones fúngicas en *Phlegmariurus reflexus* (Lycopodiaceae). *Botanical Sciences* 100: 345-352. <https://doi.org/10.17129/botsci.2953>
- SIEVERDING, E., J. FRIEDRICHSEN & W. SUDEN. 1991. *Vesicular-arbuscular mycorrhiza management in tropical agrosystems*. Sonderpublikation der GTZ, Eschborn.
- SILVA, V. L. D., C. R. ORLANDI, L. FUNCK, M. C. WINHELMANN & E. M. D. FREITAS. 2019. Heterogeneity of fern communities in riparian forest remnants from the South Brazilian Campos (Pampa). *Braz. J. Biol.* 80: 803-813. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.221124>
- SIROMBRA, M. G. & L. M. MESA. 2010. Composición florística y distribución de los bosques ribereños subtropicales andinos del río Lules, Tucumán, Argentina. *Rev. Biol. Trop.* 58: 499-510. <https://doi.org/10.15517/rbt.v58i1.5224>
- SMITH, S. E. & D. J. READ. 2008. *Mycorrhizal symbiosis*. 3rd ed. Academic Press, Londres.
- VALDEZ NÚÑEZ, R. A., J. C. ROJAS GARCÍA & E. J. BEDMAR. 2022. Dark septate endophytes: A review. *Mol* 22: 1-13.
- YAÑEZ, A., G. J. MARQUEZ, D. OCAMPO TERRAZA & M. PONCE. 2022. *Amauropelta yabotiensis* (Thelypteridaceae), a new species from Biosphere Yabotí Reserve (Misiones, Argentina) and its taxonomic relationships. *An. Acad. Bras. Cienc.* 94: e20201870. <https://doi.org/10.1590/0001-376520220201870>
- ZHANG, Y., L. D. GUO & R. J. LIU. 2004. Arbuscular mycorrhizal fungi associated with common pteridophytes in Dujiangyan, southwest China. *Mycorrhiza* 14: 25-30. <https://doi.org/10.1007/s00572-003-0272-3>
- ZAR, J. D. 1996. *Bioestatistical analysis*. Tercera edición. Prentice Hall Inc., New Jersey.
- ZHAO, Y. J., S. X. GUO & W. W. GAO. 1999. The symbiosis of endophytic fungi with *Cymbidium goeringii* and its effects on the mineral nutrition absorption. *Acta Horticulturae Sin.* 26: 110-115.
- ZUBEK, S., K. PIĄTEK, P. NAKS, W. HEISE & P. MLECZKO. 2010. Fungal root endophyte colonization of fern and lycophyte species from the Celaque National Park in Honduras. *Am. Fern J.* 100: 126-136. <https://doi.org/10.1640/0002-8444-100.2.126>

