

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE AGRONOMÍA

MICROORGANISMOS INVOLUCRADOS EN LA ABSORCIÓN DE FÓSFORO
EN LA ISLA REY JORGE, ANTÁRTIDA

por

Rebeca Ayelén GONNET RIVOIR

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

MONTEVIDEO
URUGUAY
2025

PÁGINA DE APROBACIÓN

Trabajo final de grado aprobado por:

Director/a:

Ing. Agr. Dra. Fabiana Pezzani

Director/a:

Dra. Natalia Bajsa

Co - Director/a:

Lic. Msc. Silvina García

Tribunal:

Dr. Federico Rivas Franco

Lic. (Dra.) Gabriela Illarze Dive

Fecha:

20 de febrero de 2025

Estudiante:

Rebeca Ayelén Gonnet Rivoir

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, agradezco al Instituto Antártico Uruguayo, no solo por brindar el apoyo logístico necesario para llevar a cabo este proyecto, sino también por su constante disposición y por facilitar el acceso a los sitios de muestreo. A la dotación Antarkos XXXVI de la Base Científica Antártica Artigas, gracias por su hospitalidad, su ayuda durante el trabajo de campo y su contribución al desarrollo de esta investigación. En especial, mi gratitud a Eduardo Juri, coordinador científico del Instituto Antártico Uruguayo, por acompañarme durante los muestreos en la Isla Rey Jorge.

Agradezco al Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable por brindarme un espacio donde realizar el trabajo de laboratorio y procesar las muestras.

Asimismo, quiero agradecer a mi querida Facultad de Agronomía, por ser el lugar donde crecí profesionalmente. Valoro profundamente las oportunidades, la formación, las experiencias, los amigos y los momentos memorables que viví en un entorno tan cálido. A los docentes y compañeros que contribuyeron a mi formación. A mis compañeros de trabajo del Laboratorio de Microbiología de esta facultad, gracias por las oportunidades que me brindaron y por ser un entorno cálido y enriquecedor para mi desarrollo. A mis compañeros de trabajo de Forrajerías de INIA La Estanzuela.

Un agradecimiento especial a mi tutora y cotutoras, Fabiana Pezzani, Silvina García y Natalia Bajsa, por su guía, compromiso y paciencia durante todo este proceso. Su dedicación, conocimientos y actitud positiva fueron fundamentales para llevar este trabajo.

Quiero destacar y agradecer la colaboración de Cecilia Bardier, por su ayuda en los diseños gráficos; de Letiana Clavero y Sara Terra, por su apoyo en la instalación del ensayo; y de la Dra. Jacqueline Commatteo, por compartir su experiencia y conocimientos brindados durante su pasantía.

Finalmente, mi más profundo agradecimiento a mi familia y amigos cercanos, quienes han sido un sostén incondicional durante toda mi formación. A mis padres, hermana, abuela y a Mauricio, gracias por su constante aliento, confianza y apoyo en cada paso de este camino.

Dedico esta etapa, con especial cariño, a quienes, aunque ya no están físicamente, continúan siendo parte de cada uno de mis logros y están presentes siempre en mi corazón.

Gracias a todos por ser parte de este proceso y por ayudarme a alcanzar una de las metas más importantes de mi vida.

Tabla de Contenido

PÁGINA DE APROBACIÓN.....	2
AGRADECIMIENTOS.....	3
LISTA DE TABLAS Y FIGURAS	6
GLOSARIO	8
RESUMEN.....	9
ABSTRACT	10
1 INTRODUCCIÓN.....	11
2 REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA	13
2.1 ANTÁRTIDA.....	13
2.1.1 El Tratado Antártico	14
2.1.2 Isla Rey Jorge y Base Científica Antártica Artigas	15
2.1.3 Suelos antárticos y disponibilidad de nutrientes.....	17
2.1.4 Comunidades vegetales presentes en la Antártida	19
2.1.5 <i>Deschampsia antarctica</i>	21
2.2 MICROORGANISMOS PROMOTORES DEL CRECIMIENTO VEGETAL... 22	
2.2.1 Hongos: Micorrizas Arbusculares y Septados Oscuros.....	23
2.2.1.1 Micorrizas arbusculares	23
2.2.1.2 Glomalina	27
2.2.1.3 Hongos Septados Oscuros	28
2.2.2 Bacterias.....	30
2.2.2.1 Bacterias rizosféricas solubilizadoras de P.....	30
2.2.2.2 Bacterias heterótrofas aerobias totales.....	31
3 MATERIALES Y MÉTODOS.....	33
3.1 SITIO DE ESTUDIO	33
3.2 TRABAJO DE CAMPO	35
3.3 TRABAJO DE LABORATORIO	36
3.3.1 Instalación del ensayo de potencial micorrícico y de hongos septados oscuros del suelo antártico	36

3.3.2	Procesamiento y tinción de las raíces de <i>D. antarctica</i> y del cultivo trampa para observación de micorrizas	38
3.3.3	Cuantificación de glomalina fácilmente extraíble (GFE)	40
3.3.4	Recuento de bacterias rizosféricas asociadas a <i>D. antarctica</i>	41
3.4	ANÁLISIS ESTADÍSTICOS	43
4.	RESULTADOS	44
4.1	CARACTERIZACIÓN QUÍMICA DE SUELOS ANTÁRTICOS	44
4.2	POTENCIAL MICORRÍCICO DE SUELOS ANTÁRTICOS	45
4.3	COLONIZACIÓN MICORRÍCICA Y POR HONGOS SEPTADOS OSCUROS EN <i>D. antarctica</i>	48
4.4	GLOMALINA	53
4.5	BACTERIAS SOLUBILIZADORAS DE FÓSFORO EN SUELOS ANTÁRTICOS	54
5.	DISCUSIÓN	55
5.1	POTENCIAL DE COLONIZACIÓN MICORRÍCICA Y POR HONGOS SEPTADOS OSCUROS DE SUELOS ANTÁRTICOS	55
5.2	COLONIZACIÓN POR HONGOS MICORRIZÓGENOS ARBUSCULARES Y SEPTADOS OSCUROS EN <i>DESCHAMPSIA ANTARCTICA</i>	56
5.3	GLOMALINA EN SUELOS ANTÁRTICOS	59
5.4	BACTERIAS RIZOSFÉRICAS SOLUBILIZADORAS DE FÓSFORO	60
5.5	APORTES DE ESTE ESTUDIO PARA LA CIENCIA ANTÁRTICA URUGUAYA	62
6.	CONCLUSIONES	63
7.	REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	64

LISTA DE TABLAS Y FIGURAS

Tabla 1 Características químicas de los suelos de los sitios seleccionados en la Isla Rey Jorge, Antártida.	44
Tabla 2 Cuantificación de glomalina fácilmente extraíble (GFE) en suelos antárticos.	53
Tabla 3 Resultados obtenidos de los recuentos de bacterias	54
Figura 1 Sitios de la Isla Rey Jorge, Antártida, visitados durante los muestreos para esta investigación.....	14
Figura 2 A) Continente antártico e Isla Rey Jorge B) Ubicación de la Base Científica Antártica Artigas.	16
Figura 3 Vista de la Base Científica Antártica Artigas.....	16
Figura 4 Comunidades vegetales presentes en sitios de la Isla Rey Jorge	20
Figura 5 Estructuras características de los hongos micorrizógenos arbusculares	25
Figura 6 A y B) Isla Rey Jorge en Islas Shetland del Sur C) Base uruguaya	33
Figura 7 Sitios de estudio en Drake (A) y P. Suffield (B), Isla Rey Jorge – Antártida..	34
Figura 8 Especímenes de <i>Deschampsia antarctica</i> (A y B).....	34
Figura 9 Esquema simplificado del procedimiento realizado en la etapa de laboratorio para cultivo trampa	37
Figura 10 Ensayo con plantas trampa.....	38
Figura 11 Procesamiento y tinción de raíces de <i>D. antarctica</i> y planta trampa.....	39
Figura 12 Cuantificación de la glomalina fácilmente extraíble (GFE).....	40
Figura 13 Esquema simplificado del procedimiento para realizar los recuentos de bacterias de rizósfera de <i>D. antarctica</i>	42
Figura 14 A) Recuentos de BHTA. B) Recuentos de BSP.....	42
Figura 15 Potencial de colonización micorrícica de suelos antárticos	45
Figura 16 Potencial de colonización por hongos septados oscuros de suelos antárticos	46
Figura 17 Potencial de colonización por vesículas de suelos antárticos.....	47
Figura 18 Potencial de arbusculos de suelos antárticos.....	47
Figura 19 Potencial de ovillos de suelos antárticos	48
Figura 20 Observaciones en microscopio óptico	49
Figura 21 Colonización micorrícica de <i>Deschampsia antarctica</i> de suelos antárticos.	50
Figura 22 Colonización por hongos septados oscuros de <i>Deschampsia antarctica</i> de suelos antárticos.....	51
Figura 23 Vesículas de <i>Deschampsia antarctica</i> de suelos antárticos	52

Figura 24 Arbúsculos de <i>Deschampsia antarctica</i> de suelos antárticos	52
Figura 25 Ovillos de <i>Deschampsia antarctica</i> de suelos antárticos	53

GLOSARIO DE SIGLAS

DSE: Dark septate endophytes (hongos septados oscuros)

HMA: Hongos micorrizógenos arbusculares

P: Fósforo

MA: Micorrizas arbusculares

BHTA: Bacterias heterótrofas totales aerobias

BSP: Bacterias solubilizadoras de fósforo

GFE: Glomalina fácilmente extraíble

GT: Glomalina total

C: carbono

N: nitrógeno

K: potasio

Mg: magnesio

Zn: zinc

B: boro

Mn: manganeso

Mo: molibdeno

Cu: cobre

Fe: hierro

RESUMEN

Deschampsia antarctica es una de las dos especies vegetales que han logrado colonizar y adaptarse en la Antártida. La interacción con microorganismos adaptados al ambiente antártico podría explicar en parte su presencia, por eso este trabajo se enfocó en estudiar las interacciones de *D. antarctica*, con grupos de hongos endófitos y bacterias asociados al ciclo del fósforo (P). Los objetivos fueron: evaluar el potencial de colonización micorrícica y por DSE de suelos antárticos; determinar la presencia de micorrizas arbusculares (MA) y hongos endófitos septados oscuros (DSE) en raíces de *D. antarctica*; cuantificar la presencia de proteínas asociadas a la glomalina en suelos antárticos y determinar el número de bacterias rizosféricas solubilizadoras de P. En la Isla Rey Jorge, durante los veranos de 2019, 2020 y 2021 se tomaron muestras de suelo y raíces de *D. antarctica* en dos sitios con contenidos contrastantes de P disponible: Drake (alto P) y Punta Suffield (bajo P). Se cuantificó la colonización micorrícica y de DSE, así como también la glomalina fácilmente extraíble (GFE). Se realizaron recuentos de bacterias heterótrofas totales aerobias (BHTA) y bacterias solubilizadoras de P (BSP) de la rizósfera de *D. antarctica*. El potencial micorrícico se estudió en un ensayo con cultivo trampa, en Facultad de Agronomía, utilizando suelo de ambos sitios. La presencia de micorrizas en *D. antarctica* fue alta, 46 y 52% y la de DSE 19 y 30% en Drake y Punta Suffield, respectivamente, sin diferencias significativas entre los sitios para MA, pero si para DSE. Los resultados obtenidos para la fracción de glomalina GFE muestran pequeñas diferencias a favor de Drake (1,34 y 1,46 mg de glomalina/g de suelo) y 1,28 y 1,13 mg en Punta Suffield en 2020 y 2021 respectivamente. Se encontró una mayor relación BSP/BHTA en Drake indicando una relación positiva entre el contenido de P y la presencia de BSP. La presencia de bacterias y hongos ligados al ciclo del P en la Antártida representa una posible estrategia de las plantas para adquirir este nutriente y sobrevivir en estas condiciones extremas.

Palabras clave: ecosistema antártico, fósforo, vegetación antártica, micorrizas arbusculares, bacterias solubilizadoras de fósforo

ABSTRACT

Deschampsia antarctica is one of the two plant species that have successfully colonized and adapted to Antarctica. The interaction with microorganisms adapted to the Antarctic environment could partly explain its presence, so this work focused on studying the interactions of *D. antarctica* with groups of endophytic fungi and bacteria associated with the phosphorus (P) cycle. The objectives were: to evaluate the potential for mycorrhizal and DSE colonization of Antarctic soils; to determine the presence of arbuscular mycorrhizae (MA) and dark septate endophytic fungi (DSE) in roots of *D. antarctica*; to quantify the presence of glomalin associated proteins in Antarctic soils and to determine the number of rhizospheric bacteria solubilizing P. On King George Island, during the summers of 2019, 2020 and 2021, soil and root samples of *D. Antarctica* were taken at two sites with contrasting contents of available P: Drake (high P) and Suffield Point (low P). Mycorrhizal and DSE colonization and easily removable glomalin (GFE) were quantified. Total aerobic heterotrophic bacteria (BHTA) and P-solubilizing bacteria (BSP) were counted from the rhizosphere of *D. antarctica*. The mycorrhizal potential was studied in trap culture using soil from both sites, at the Faculty of Agronomy. The presence of mycorrhizae in *D. antarctica* was high, 46 and 52% and that of DSE 19 and 30% in Drake and Punta Suffield, respectively, with not significant differences between sites, except in DSE. The results obtained in terms of the glomalin fraction GFE show small differences to favor of Drake (1,34 and 1,46 mg glomalin /g soil) and 1,28 and 1,13 mg at Suffield Point in 2020 and 2021 respectively. A higher BSP/BHTA ratio was found in Drake, indicating a positive relationship between P content and the presence of BSP. The presence of bacteria and fungi linked to the P cycle in Antarctica represents a possible strategy for plants to acquire this nutrient and survive in these extreme conditions.

Keywords: antarctic ecosystem, phosphorus, antarctic vegetation, arbuscular mycorrhiza, phosphorus- solubilizing bacteria

1 INTRODUCCIÓN

El ecosistema antártico es considerado uno de los ambientes más extremos para la vida. Es un ecosistema relativamente simple y con baja complejidad trófica, con ciclos de nutrientes y descomposición llevados a cabo principalmente por la actividad microbiana. A pesar de la baja cantidad de lluvias, en la Península Antártica la tasa de precipitación excede la de evaporación, por lo que los suelos tienen un alto contenido de humedad, favorable para el crecimiento microbiano (Teixeira et al., 2010). Los microorganismos son el componente dominante de la biomasa de los ecosistemas antárticos (Wynn-Williams, 1996). Sin embargo, la diversidad microbiana presente en suelos antárticos ha sido poco estudiada.

La vegetación de la Antártida está compuesta por musgos, líquenes, algas y dos especies de plantas vasculares, nativas de este continente: *Colobanthus quitensis* (clavel antártico) y *Deschampsia antarctica* (pasto antártico) (Quintana et al., 1995). Las áreas costeras libres de hielo otorgan sustratos húmedos en verano que posibilitan su desarrollo (Serrano Cañadas, 2003).

El fósforo (P) es el segundo elemento limitante para el crecimiento de las plantas, después del nitrógeno, ya que la mayor parte se encuentra en formas no biodisponibles (Gyaneshwar et al., 2002). Por esta razón, las interacciones de las plantas con otros organismos que participan en la absorción de P son fundamentales. Estos incluyen tanto hongos como bacterias, ya sean simbioses u organismos de vida libre. Estas interacciones son especialmente importantes en ambientes extremos como el antártico. Entre dichas interacciones las micorrizas arbusculares (MA) son aquellas que se establecen entre hongos del *phylum* Glomeromycota y las raíces de la mayoría de las plantas terrestres (Smith & Read, 2008). Entre los beneficios que dicha simbiosis les otorga a las plantas se destaca el aumento de la absorción de P y agua debido a un incremento en la superficie de exploración radicular gracias al sistema de hifas extraradiculares que desarrollan los hongos (Marulanda et al., 2003; Smith & Smith, 2011).

Otro grupo de hongos endófitos que viven y colonizan tejido vivo en el interior de las raíces de las plantas son los llamados septados oscuros, DSE por su sigla en inglés (Guerrero Ariza, 2015). Presentan hifas pigmentadas con septos regulares. Se asocian con más de 600 especies vegetales y parecen no tener especificidad de huésped, ya que se han aislado de plantas no micorrizógenas y de plantas micorrizógenas (Mandyam & Jumpponen, 2005). Se encuentran en una amplia variedad de ambientes, incluido

bosques y pastizales templados. Sin embargo, se cree que están más adaptados que los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) a ambientes extremos, ya que presentan mayor abundancia en ambientes fríos y hostiles, a altas elevaciones y latitudes, y en hábitats inundados y acuáticos (Mandyam & Jumpponen, 2005). Los DSE, pertenecientes al *phylum* Ascomycota cumplen múltiples roles en la planta hospedera, y pueden generar tanto efectos negativos como positivos (Mandyam & Jumpponen, 2005). Algunos estudios sugieren que pueden aumentar la biomasa total (Newsham, 2011), mejorar la captación de nitrógeno (N) y P, aumentar la absorción de agua y aumentar la tolerancia al estrés biótico y abiótico (Addy et al., 2005; Lugo et al., 2018).

Por otro lado, existe un grupo de bacterias, las llamadas solubilizadoras de fósforo (BSP) que pueden ser de vida libre o establecer relaciones de asociación con las plantas; en este último caso, son capaces de colonizar y persistir en la rizósfera vegetal y favorecer su crecimiento y desarrollo, al tiempo que se benefician con las sustancias de carbono (C) liberadas por las raíces como exudados. En tal sentido es que se las identifica como bacterias promotoras del crecimiento vegetal o PGPB, por sus siglas en inglés (Scattareggia, 2016).

La importancia de este estudio radica en la escasez de investigaciones sobre la vegetación antártica y la microbiota asociada llevados a cabo en Uruguay, teniendo en cuenta que nuestro país es miembro consultivo del Tratado Antártico. A pesar de que los microorganismos son los organismos más abundantes en la Antártida, han sido poco estudiados, por lo que esta investigación proporcionará una primera aproximación al tema.

El presente estudio tiene por objetivo general cuantificar comunidades de microorganismos promotores del crecimiento vegetal asociados al ciclo del fósforo en suelos de la Antártida con niveles contrastantes de este nutriente.

Para ello se plantean los siguientes objetivos específicos:

1. Evaluar el potencial de colonización micorrícica y por hongos septados oscuros de suelos antárticos
2. Determinar la presencia de hongos micorrizógenos arbusculares y hongos septados oscuros en raíces de *Deschampsia antarctica*
3. Cuantificar la presencia de proteínas asociadas a la glomalina en suelos antárticos
4. Determinar el número de bacterias rizosféricas solubilizadoras de P.

2 REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1 ANTÁRTIDA

El continente Antártico, el quinto de mayor extensión (Araneda et al., 2021) se encuentra ubicado en la zona más austral del planeta, contenido casi en su totalidad por el Círculo Polar Antártico (66° 33' latitud Sur). La Antártida tiene una superficie de unos 14.000.000 km² (Bockheim, 2015; Brancatti, 2019; García Sancho, 2020; Rodríguez Mena, 2021; Sánchez, 2007; Zárate, 1993) –ligeramente superior que la de Europa (Quintana et al., 1995), siendo aproximadamente el 10 % de la superficie del planeta (Convey et al., 2009). Se distingue notoriamente en dos zonas geológicas divididas por los Montes Transantárticos: al este una planicie cubierta de hielo denominada Antártida Continental u Oriental, y al oeste un archipiélago de islas montañosas cubiertas y unidas por hielo, denominado Antártida Marítima u Occidental (Brancatti, 2019; Green & Broady, 2001; Zárate, 1993).

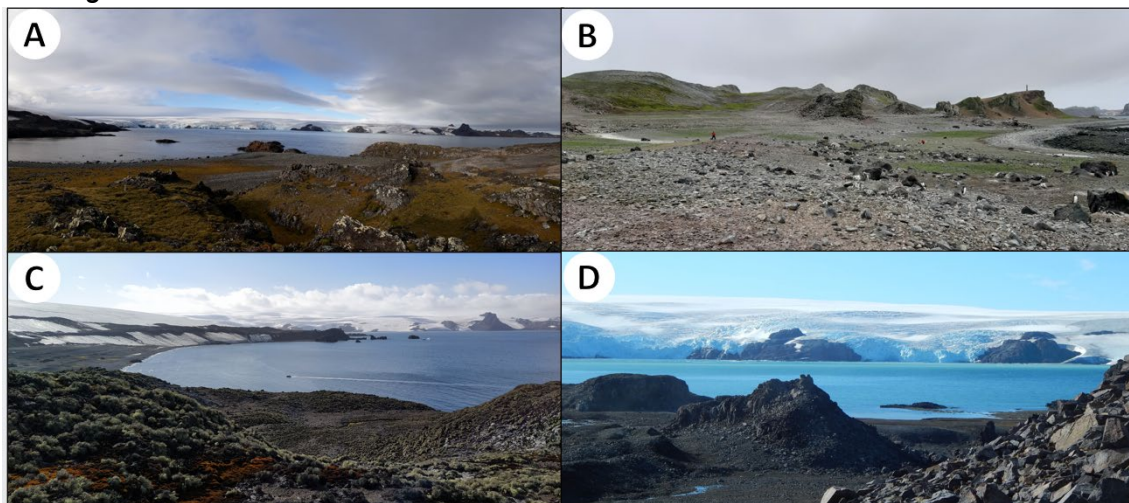
La Antártida (Figura 1) es el continente más frío, ventoso y seco del planeta debido a la conjunción de varios factores como su posición polar, el régimen de vientos, la altitud media de aproximadamente 2050 metros sobre el nivel del mar, la mayor de todos los continentes (Convey et al., 2009; Quintana et al., 1995; Sánchez, 2007), la baja inclinación de los rayos solares durante el verano y la cubierta de hielo permanente que impide la absorción de calor (Bozinovic & Cavieres, 2020). Estas condiciones extremas resultan en bajas temperaturas, con medias en enero que oscilan entre 0,4°C en la costa y -40°C en el interior, y en julio varían entre -23°C y -68°C. El clima es muy seco, con precipitaciones en forma de nieve promediando solo 140 mm anuales en la Antártida continental, menos que en el Sahara, aunque en la Antártida marítima e insular, incluida la península Antártica, la humedad es mayor y ocasionalmente se presentan lluvias (Quintana et al., 1995).

Las condiciones extremas, como la baja capacidad térmica del sustrato, ciclos frecuentes de congelación-descongelación y húmedo-seco, escasa disponibilidad de agua, alta radiación ultravioleta, variaciones extremas en la disponibilidad de nutrientes orgánicos y salinidad (Aislabie et al., 2006; Callejas, 2011) restringen la diversidad de vida y contribuyen a ecosistemas relativamente simples con redes tróficas de baja complejidad (González Pombo, 2014; Teixeira et al., 2010). Aunque la primavera y el verano austral pueden mitigar temporalmente estas condiciones extremas (Rodríguez Mena, 2021), la vida en la Antártida está dominada por organismos y microorganismos altamente adaptados a su entorno (González Pombo, 2014).

Los gradientes de temperatura en función de la latitud varían significativamente, con temperaturas medias anuales que van desde alrededor de -2°C en la Península Antártica y el archipiélago Shetland del Sur, hasta -20°C en los Valles Secos a 77°S , y precipitaciones que van de más de 700 mm anuales en las Shetland del Sur a menos de 50 mm en los Valles Secos (García Sancho, 2020).

Figura 1

Sitios de la Isla Rey Jorge, Antártida, visitados durante los muestreos para esta investigación



Nota. A. Drake, B. Isla Ardley, C. Punta Suffield, D. Punta Nebles.

2.1.1 El Tratado Antártico

El Tratado Antártico fue firmado en Washington el 1 de diciembre de 1959 por doce países que, durante el Año Geofísico Internacional (1957-1958), habían participado activamente en investigaciones científicas en la región antártica (Abruza, 2013). Este tratado, que entró en vigor en 1961 (Abruza, 2013), ha sido ratificado por 54 países hasta la fecha (Ministerio de Defensa Nacional [MDN], 2020). Su objetivo es asegurar que la Antártida se utilice únicamente para fines pacíficos, prohibir la militarización, y fomentar la libertad de investigación científica y la cooperación en este ámbito (Abruza, 2013). Además, el tratado establece a la Antártida como una región de paz y cooperación y aborda las cuestiones de soberanía (Instituto Antártico Chileno [INACH], s.f.).

Desde 1985, Uruguay es miembro consultivo del Tratado Antártico, lo que le otorga voz y voto en las reuniones anuales de los estados miembros. Como parte relevante del tratado, Uruguay cuenta con el Instituto Antártico Uruguayo (IAU), que administra el Programa Nacional Antártico Uruguayo (PNA) y coordina las actividades científicas, tecnológicas y logísticas en la región (Troiano, 2024).

Uruguay mantiene dos bases operativas en el territorio antártico: la Base Científica Antártica Artigas (BCAA) en la Isla Rey Jorge y la Estación Científica Antártica Ruperto Elichiribehety (ECARE) en la Península Antártica. La BCAA es una base permanente que apoya las actividades científicas y operacionales durante todo el año, con capacidad para alojar hasta 60 personas. Por otro lado, la ECARE, ubicada cerca de la Base Esperanza (Argentina), es una antigua estación inglesa, conocida anteriormente como “Base D” o “Trinity House”, que fue transferida a Uruguay en 1997 y opera de manera intermitente solo en los meses de verano (Abilleira, 2013).

2.1.2 Isla Rey Jorge y Base Científica Antártica Artigas

La Isla Rey Jorge (62°02'00"S 58°21'00"W), donde se encuentra la Base Científica Antártica Artigas (Figura 2 y 3), es la mayor de las Islas Shetland del Sur (Brancatti, 2019; Callejas, 2008; Piñeiro et al., 2012). Ubicada en el extremo norte de la Península Antártica, tiene una superficie total de aproximadamente 1250 km², de los cuales más del 90% está cubierto de nieve (Petsch et al., 2019). Al igual que las demás islas del grupo, está cubierta por un extenso casquete de hielo, con áreas libres de hielo visibles en sus costas durante el verano (Brancatti, 2019).

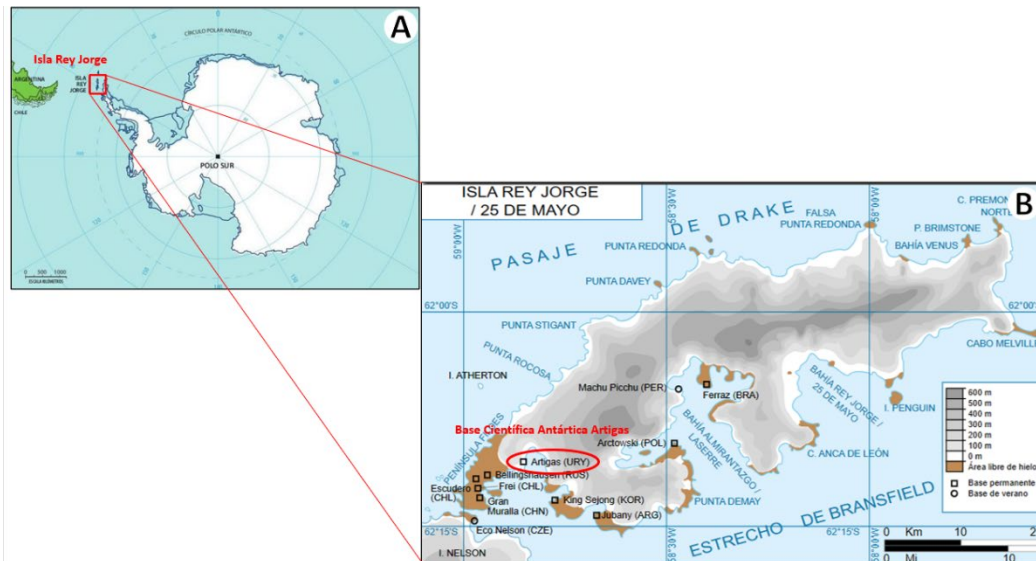
Este archipiélago se encuentra en la región biogeográfica de la Antártida marítima, al norte de la Península Antártica (Callejas, 2008; Piñeiro et al., 2012). La región presenta un clima marítimo frío, con áreas libres de glaciares y con formaciones vegetales propias del bioma “tundra abierta antártica” (Piñeiro et al., 2012).

La altitud de la isla es de aproximadamente 17 metros sobre el nivel del mar, y se sitúa a unos 3.012 km de Montevideo y a 3.104 km del Polo Sur. Las temperaturas medias mensuales más altas se registran entre enero y febrero, con un promedio de 1,8°C, mientras que las más bajas ocurren en julio, con un promedio de -7,1°C. La velocidad media del viento es de 28 km/h (MDN, s.f.).

La principal forma de precipitación es la nieve, aunque durante el verano también se registran precipitaciones líquidas considerables, especialmente en áreas de menor altitud (Vieira et al., 2015). En las Islas Shetland del Sur, las precipitaciones anuales pueden alcanzar alrededor de 400 mm (Alberdi et al., 2004).

Figura 2

A) Continente antártico e Isla Rey Jorge B) Ubicación de la Base Científica Antártica Artigas



Nota. Elaborado a partir de imagen tomada de Fontes (2013) e “Isla Rey Jorge” (2023).

Figura 3

Vista de la Base Científica Antártica Artigas

Nota. Tomado de Fontes (2013).

2.1.3 Suelos antárticos y disponibilidad de nutrientes

Los suelos antárticos se clasifican como suelos secos de desierto polar y se encuentran en varios valles en desglaciación y en partes de la península Antártida. La mayor parte del suelo está recubierta de hielo, ya que el 90% del hielo del mundo se encuentra en la Antártida, representando el mayor reservorio de agua dulce del planeta (Tassano et al., 2018) y solo el 2 % del suelo está disponible para la colonización de plantas y animales (Barrientos-Díaz et al., 2008; Bozinovic & Cavieres, 2020).

Los suelos antárticos se caracterizan por presentar altos contenidos de partículas gruesas de material mineral, bajos niveles de humedad (10%), así como también escaso contenido de C y N y baja capacidad amortiguadora (Iannuzzi Fierro, 2018). Sin embargo, en las costas antárticas, los desechos animales representan un factor determinante en la composición de nutrientes del suelo, enriqueciéndolos en N y C total (Chong et al., 2009). Esto resulta que a menudo algunos suelos están enriquecidos en nutrientes debido a las neblinas oceánicas, al aporte de desechos de aves marinas (Alberdi et al., 2004; Tassano et al., 2018) y a las deposiciones animales (Iannuzzi Fierro, 2018). Las condiciones de “permafrost” (sustrato o piedras congeladas durante todo el año) del suelo representan importantes obstáculos para el desarrollo de las plantas (Alberdi et al., 2004). Debido a los cambios térmicos anuales, la humedad del suelo fluctúa entre estados de saturación en verano y aridez fisiológica en el invierno, determinada por las bajas temperaturas (Alberdi et al., 2004).

Tanto Alberdi et al. (2004) como Tassano et al. (2018) coinciden en que el pH del suelo antártico varía desde ligeramente ácido (pH 6) en los suelos interiores de alta elevación hasta altamente alcalinos (pH 9) en las regiones costeras. La disponibilidad de nutrientes en la Antártida es limitada y varía según el hábitat. Los ecosistemas marinos pueden experimentar alta productividad, mientras que los terrestres enfrentan desafíos por la escasez de nutrientes. El N en suelos de asentamientos animales está presente como urea, ácido úrico, amonio y bajos niveles de nitrato (Wright, 1995) lo que afecta la vegetación local. La deposición de N y otros nutrientes ocurre a través de la nieve y la lluvia, aunque en cantidades limitadas, siendo crucial para los ecosistemas antárticos (Benavent, 2018). Aunque el hielo y la nieve contienen N, su accesibilidad para los organismos es limitada debido a la baja actividad biológica.

El fósforo (P) proviene de la erosión de rocas, pero su concentración en suelos y aguas es baja, limitando la productividad (Camiletti & Marban, 2018). El potasio (K) también es restringido, ya que los suelos son poco profundos y retienen mal los nutrientes. La erosión mineral en suelos y aguas contribuye al enriquecimiento, pero estos suelos son frágiles y no retienen bien los nutrientes.

El P es uno de los principales nutrientes que limitan el crecimiento de las plantas, luego del N (Altier et al., 2020; Fernández et al., 2005; Gyaneshwar et al., 2002; Hayes et al., 2013; Tapia-Torres & García-Oliva, 2013). Aunque este elemento puede ser abundante en los suelos, su disponibilidad está restringida a las plantas, debido a que generalmente se encuentra asociado a complejos insolubles (Bayuelo-Jiménez et al., 2012; Gyaneshwar et al., 2002; Marquez Fernández et al., 2023; Torres Cuesta et al., 2023).

Es un macronutriente necesario para el crecimiento y desarrollo de las plantas, donde participa en funciones fisiológicas como la división celular, fotosíntesis, desarrollo del sistema radicular y la utilización de carbohidratos (Valenzuela Barre, 2024), metabolismo energético y la respiración (Bernabe Garcia, 2021; Rodríguez & Flórez, 2004). Está presente en una amplia variedad de biomoléculas como fosfolípidos y ácidos nucleicos, además de tener un rol importante en la transferencia de energía al integrar el adenosín trifosfato (ATP), y en procesos de señalización celular (Hawkesford et al., 2012; Luquet, 2020; Morales Morales, 2022; Riascos Rubiano, 2024; Rodríguez & Flórez, 2004; Tapia-Torres & García-Oliva, 2013; Vance et al., 2003; Velasco-Jiménez et al., 2020).

La disponibilidad de P se considera un factor crítico que limita el rendimiento de los cultivos (Gueçaimburu et al., 2019; Luquet, 2020; Marquez Fernández et al., 2023). De hecho, en el 30–40% de las tierras cultivables del mundo, el rendimiento de los cultivos está restringido por la baja disponibilidad de este nutriente (Vance et al., 2003).

En el suelo el P es poco móvil (Cuenca et al., 2007; Fernández-Marcos, 2011; Vivas et al., 2011) y su disponibilidad decrece con la profundidad (Bayuelo-Jiménez et al., 2012). Se encuentra formando parte de tres reservorios: P presente en compuestos inorgánicos, P en compuestos orgánicos y P en solución. Únicamente este último puede ser absorbido por las plantas como fosfato y la biodisponibilidad de este nutriente suele ser relativamente baja en varios suelos del mundo, incluyendo los de Uruguay (Bayuelo-Jiménez et al., 2012).

La disponibilidad de P en el suelo y los niveles de pH definen las estrategias de adquisición de este nutriente (Del Pino Machado et al., 2022) y en condiciones de escasez de P las plantas han desarrollado dos estrategias principales: la extracción ("mining") y el barrido ("scavenging"). La primera estrategia se centra en solubilizar y mineralizar el P insoluble mediante la liberación de ácidos carboxílicos y/o enzimas fosfatasas por parte de las raíces de las plantas, así como también de hongos y bacterias del suelo (Luquet, 2020; Ramos Artuso et al., 2015). La segunda estrategia

busca aumentar la exploración del suelo para localizar áreas con mayor disponibilidad de este nutriente. Esto se logra mediante modificaciones en la morfología de las raíces ya que la arquitectura radicular juega un papel crucial en la exploración del suelo y, por ende, en la adquisición de nutrientes (Lynch, 2007) particularmente en la mayor longitud y densidad de los pelos radicales (Jungk, 2001; Lynch, 2007), formación de raíces basales superficiales (Bonser et al., 1996), la producción de raíces adventicias (Miller et al., 2003; Ochoa et al., 2006) y la formación y dispersión de raíces laterales (Zhu & Lynch, 2004), o a través de la asociación con hongos micorrízogenos arbusculares (Lambers et al., 2009). Esta simbiosis permite principalmente aumentar la disponibilidad de P para las plantas cuando la disponibilidad natural de P es limitante para el crecimiento vegetal (Grimoldi et al., 2005; Smith & Read, 2008). Este tipo de estrategia es una de las más comunes, encontrándose en más del 80% de especies de plantas vasculares (Smith & Read, 2008; Zemunik et al., 2015).

Por esta razón cobran gran importancia las interacciones de las plantas con otros organismos involucrados en la absorción de P. En este sentido, los microorganismos del suelo y en especial ciertos grupos de bacterias y hongos desempeñan un rol determinante en la dinámica del P del suelo y en su posterior disponibilidad para las plantas.

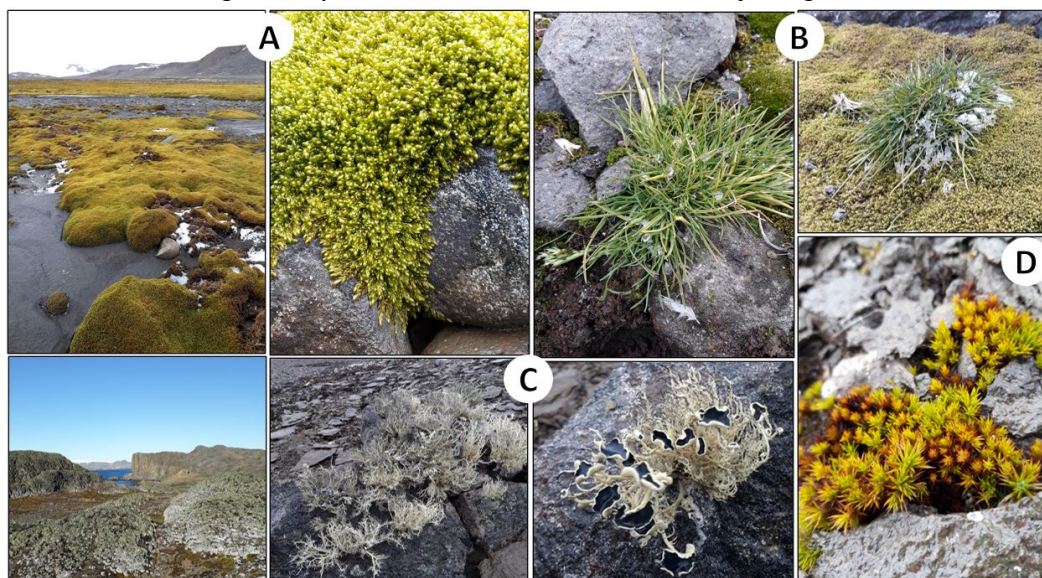
2.1.4 Comunidades vegetales presentes en la Antártida

Las condiciones extremas en esta región condicionan una flora limitada compuesta por vegetales inferiores como musgos, líquenes, algas y dos especies de plantas vasculares de angiospermas: *Colobanthus quitensis* - familia *Caryophyllaceae* (clavel antártico) y *Deschampsia antarctica* – familia *Poaceae* (pasto antártico) representando las únicas especies nativas en el continente (Alberdi et al., 2004; Barbosa et al., 2017; Barrientos-Díaz et al., 2008; García Sancho, 2020; Gielwanowska et al., 2005; Komárková et al., 1985; Ordóñez et al., 2008; Ruhland & Krna, 2010; Sancho & Pintado, 2011; Figura 4).

En un estudio de Komárková et al. (1985), se observó que *D. antarctica* presenta una distribución ecológica significativamente más amplia que *C. quitensis*. Además, *D. antarctica* se encuentra predominantemente en la mayoría de las localidades libres de hielo analizadas en la península antártica, con un 58%, mientras que *C. quitensis* solo aparece en un 3%. Esto coincide con lo citado por Ruhland y Krna en 2010 donde indican que *D. antarctica* es la especie vegetal más abundante.

Figura 4

Comunidades vegetales presentes en sitios de la Isla Rey Jorge



Nota. A. Musgos, B. Deschampsia antarctica, C. Líquenes, D. Colobanthus quitensis.

La vegetación antártica se concentra mayormente en la región de la Antártida marítima, que incluye la costa noroccidental de la Península Antártica y las islas cercanas, y se encuentra restringida a zonas libres de hielo (García Sancho, 2020). Las áreas costeras libres de hielo otorgan sustratos húmedos en verano para su desarrollo (Sancho & Pintado, 2011). El ecosistema está caracterizado por una distribución parcheada de la flora, condicionada por la disponibilidad de zonas libres de hielo glaciario y con agua biodisponible (Robinson et al., 2018). En la zona oeste de la Península Antártica, donde las condiciones húmedas y frías, junto con temperaturas medias positivas durante el verano, favorecen la colonización (García Sancho, 2020).

A pesar de las extremas condiciones climáticas, como bajas temperaturas (Bozinovic & Cavieres, 2020), escasez de agua, suelos salinos y pobres en nutrientes, fuertes vientos y aislamiento geográfico, el ecosistema antártico ha desarrollado adaptaciones para sobrevivir (Araneda et al., 2021). Estas condiciones limitan la diversidad de especies en comparación con el Ártico (Kappen, 2000), pero permiten la existencia de una tundra polar (Casanova-Katny & Cavieres, 2012; Convey, 2003).

2.1.5 *Deschampsia antarctica*

Deschampsia antarctica o pasto antártico, es una planta perenne (González et al., 2016) perteneciente a la familia Poaceae (Cavieres et al., 2016; Chiapella, 2007; Gielwanowska et al., 2005; Zagrychuk et al., 2013) es la única especie de pasto natural que se encuentra muy extendida por toda la Antártida marítima (Gielwanowska et al., 2005) y según González et al. (2016) y Fasanella et al. (2017), la especie tiene una distribución disjunta en el sur de América del sur, desde el norte de la Patagonia hasta Tierra del Fuego (Figura 4B).

El pasto antártico ha desarrollado adaptaciones morfológicas y fisiológicas a condiciones climáticas extremas (González et al., 2016; Znój et al., 2022). Pratt y Lewis Smith (1982) y Falkengren-Grerup (1995) reportaron que la acumulación inusualmente alta de sacarosa, rafinosa y fructanos principalmente al final del verano antártico, se considera uno de los mecanismos de protección contra las bajas temperaturas en esta especie y está relacionado con la capacidad de la célula para regular su capacidad osmótica y en el mantenimiento de la hidratación de las proteínas. También desarrollaron sistemas fotosintéticos y respiratorios eficientes a bajas temperaturas cuya actividad máxima se produce a 13 °C, y el 30% de su capacidad fotosintética máxima se conserva a 0 °C (Znój et al., 2022).

Presenta una estrategia reproductiva que evita la mortalidad de las semillas. Para esto nunca abre sus flores y se autopoliniza, el polen fecunda el ovario de su misma flor. Además, sintetiza unas proteínas en sus apoplastos especializadas para evitar que se congele el agua de su interior, pues los cristales de hielo podrían dañar sus células (Fin del mundo, s.f.; Znój et al., 2022).

Debido a su resistencia a las radiaciones ultravioletas y los compuestos que sintetiza, se ha estudiado el uso terapéutico *D. antarctica* para distintos tipos de cáncer (Agenda País, 2018; *Investigan una planta antártica*, 2018). Los estudios sobre fitopatógenos presentes en el ambiente antártico son muy escasos. Se ha reportado la infectividad de un aislamiento de *Pythium sp.* en *D. antarctica*, causando síntomas en raíz y hojas (Bridge et al., 2008). También han sido aisladas a partir del suelo circundante de esta planta, bacterias con resistencia a antibióticos, tolerantes a metales pesados y productoras de diversas enzimas (Barrientos-Díaz et al., 2008). Yergeau y Kowalchuk (2008) mostraron que la cobertura vegetal tiene influencia sobre las comunidades microbianas del suelo antártico, evidenciando la estrecha relación que existe entre estos organismos. Sin embargo, la influencia que los microorganismos pueden ejercer sobre las plantas antárticas no ha sido muy estudiada. Dadas las

condiciones climáticas adversas de la Antártida, es probable que las plantas presenten asociaciones con microorganismos que favorezcan su crecimiento.

2.2 MICROORGANISMOS PROMOTORES DEL CRECIMIENTO VEGETAL

Los microorganismos del suelo contribuyen a la nutrición y salud de las plantas, dado que contribuyen a obtener la mayoría de los nutrientes que las plantas requieren. Son capaces de solubilizar minerales, fijar el nitrógeno atmosférico, disminuir el nivel de metales pesados en el suelo, producir hormonas vegetales, antagonizar microorganismos deletéreos (Bardgett et al., 1997; Johnson et al., 2003; Kirk et al., 2004). La estrecha zona de suelo que rodea las raíces, llamada rizósfera, se caracteriza por sus rápidos cambios e intensa actividad microbiana que puede ser entre 10 y 1000 veces superior que en las zonas sin plantas (Haas & Défago, 2005). Las plantas depositan más del 40% de sus fotosintatos en la rizósfera, y los microorganismos rizosféricos se benefician de los nutrientes secretados (Bloemberg & Lugtenberg, 2001; Handelsman & Stabb, 1996). Grupos bacterianos como *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Burkholderia* y *Actinobacteria* han sido extensamente estudiados como rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal (PGPR por sus siglas en inglés) (Kloepper et al., 1980; Van Bruggen & Semenov, 2000).

Las PGPR de acción directa pueden sintetizar fitohormonas, principalmente ácido indolacético, que estimula el crecimiento radicular mejorando la absorción de agua y nutrientes (Persello-Cartieaux et al., 2003). Además, algunas bacterias aumentan la disponibilidad de P para las plantas mediante su solubilización (Igual et al., 2001).

Otro grupo de microorganismos que también influye en la rizósfera son los hongos formadores de micorrizas. Las micorrizas arbusculares son interacciones que se establecen entre hongos del *phylum* Glomeromycota y las raíces de la mayoría de las plantas terrestres (Smith & Read, 2008). Entre los beneficios que dicha simbiosis les otorga a las plantas se destaca el aumento de la absorción de P y agua debido a un incremento en la superficie de exploración radicular (Marulanda et al., 2003; Smith & Smith, 2011).

Los mecanismos de inhibición de patógenos por PGPR incluyen: inducción de resistencia en la planta, competencia por nutrientes y antagonismo directo. Éste último resulta de la producción de compuestos antimicrobianos tales como exoenzimas hidrolíticas, compuestos volátiles, antibióticos y biosurfactantes (Ligon et al., 2000).

Los microorganismos son el componente dominante de la biomasa de los ecosistemas antárticos (Wynn-Williams, 1996). Sin embargo, la diversidad microbiana presente en suelos antárticos no ha sido muy estudiada. Se ha encontrado una alta proporción de los filotipos correspondientes a bacterias aún no cultivadas, indicando la gran cantidad de microorganismos que falta identificar (Smith et al., 2006). Otros trabajos coinciden en que en los suelos antárticos existen grupos bacterianos nuevos respecto a otros ecosistemas (Adams et al., 2006; Aislabie et al., 2006; Pearce et al., 2009). Se han aislado en la Antártida *Streptomyces* de zonas de hielo con una edad de 47.000 años, probablemente debido a la capacidad de estas bacterias de formar estructuras de resistencia capaces de mantenerse en estado de anabiosis por prolongados períodos de tiempo (Abyzov et al., 1979; Knowlton et al., 2013).

Los estudios sobre la diversidad bacteriana de la rizósfera de las plantas vasculares de la Antártida son muy escasos. En un estudio comparativo de las comunidades bacterianas presentes en la rizósfera de las plantas vasculares antárticas, por la técnica de pirosecuenciación, indicaron que los 3 phyla más abundantes fueron *Actinobacteria*, *Proteobacteria* y *Firmicutes*, con una alta presencia de bacterias formadoras de esporas (Teixeira et al., 2010). Si bien la mayoría de los microorganismos no pueden ser cultivadas con las técnicas que conocemos (90-99%), algunos trabajos apoyan la hipótesis que las bacterias del suelo fácilmente cultivables pueden ser los principales contribuyentes al funcionamiento del ecosistema (Ellis et al., 2003).

2.2.1 Hongos: Micorrizas Arbusculares y Septados Oscuros

2.2.1.1 Micorrizas arbusculares

El término micorriza (del griego *mykes*-hongo, *rhiza*-raíz) fue propuesto por Frank, en 1885 para referir a las asociaciones simbióticas que se establecen entre ciertos hongos y las raíces de las plantas (Smith & Read, 2008). Originalmente se propuso que ambos simbiosomas obtienen beneficios de vivir en una estrecha relación de mutua dependencia (Frioni, 2006; Moscoso Aldaz, 2022).

La primera clasificación de las micorrizas fue realizada por Frank en 1887, basándose en la ubicación de la colonización fúngica: si ocurría dentro de las paredes celulares corticales de la raíz (endomycorrizas) o fuera de ellas (ectomycorrizas) (Allen, 1991; Smith & Read, 2008). Actualmente, considerando criterios morfológicos, anatómicos y sistemáticos de las plantas y los hongos se distinguen varios tipos de asociaciones micorrícicas (Lynch, 1990; Smith & Read, 2008). En 1997, Smith y Read identificaron seis grupos: ectomycorrizas, ectendomycorrizas, micorrizas arbutoides,

micorriza monotropoide, micorrizas ericoides y micorrizas de orquídeas. En una clasificación más reciente propuesta por Brundrett en 2004, se identificaron cinco grupos: micorrizas arbusculares, ectomicorrizas, micorrizas de orquídeas, micorrizas ericoides y micorrizas de *Thysanotus* (subepidérmicas). Años más tarde, en 2009, Helgason y Fitter también clasificaron las asociaciones micorrícicas en micorrizas arbusculares, ectomicorrizas, micorrizas ericoides y micorrizas de orquídeas, coincidiendo con Moora en 2014. Entre las especies de angiospermas, aproximadamente el 82 % forma micorrizas arbusculares (MA), el 9% micorrizas de orquídeas (ORM), el 2% ectomicorrizas (EcM), el 1% micorrizas ericoides (ERM) mientras que el 6% no son micorrícicas (NM) (Moora, 2014).

El tipo de asociación hongo-raíz más extendido en la naturaleza es la llamada endomicorriza o micorriza arbuscular (Aguilera Gómez et al., 2007; Brundrett, 2002) ya que están presentes en una amplia variedad de ambientes y en la mayoría de las plantas (Smith & Read, 1997). Representan una interacción simbiótica entre hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) del *phylum* Glomeromycota y las raíces de la mayoría de las plantas vasculares (Brundrett, 1991; Kiers et al., 2003; Smith & Read, 2008). Aproximadamente un 80% de las especies de plantas existentes tienen la potencialidad de formar este tipo de asociación (Albornoz et al., 2016; Brundrett & Tedersoo, 2018; Moscoso Aldaz, 2022; Smith & Read, 2008; Urcelay et al., 2005). Esto se debe a que estos hongos son considerados generalistas dada su baja especificidad que les permite colonizar un amplio rango de hospedantes (Schalamuk et al., 2013).

En cuanto a las especies de HMA, se ha observado que en la Amazonia colombiana hay una mayor abundancia de esporas en bosques secundarios y pasturas en comparación con los bosques primarios. Mediante la técnica de descripción de morfoespecies de esporas, se han registrado aproximadamente 260 especies de HMA (Peña-Venegas, 2021). Una revisión realizada por Marinho et al. en 2018 documentan 228 especies de HMA en bosques tropicales, distribuidas en 14 familias y 35 géneros, lo que representa el 75% de la riqueza conocida de este grupo de hongos del suelo. Además, se ha encontrado que los bosques secos albergan el mayor número de especies de HMA.

Se ha demostrado que las MA, están presentes en todos los biomas y ecosistemas terrestres y que es una simbiosis extremadamente antigua y extendida en la naturaleza. Su existencia se conoce desde hace más de cien años, y los registros fósiles revelan que los HMA coevolucionaron con las plantas hace aproximadamente 460 millones de años (Lambers et al., 2009; Montañez, 2005; Smith & Read, 2008). Esta simbiosis está respaldada por evidencia fósil que muestra la presencia de estructuras asociadas a HMA

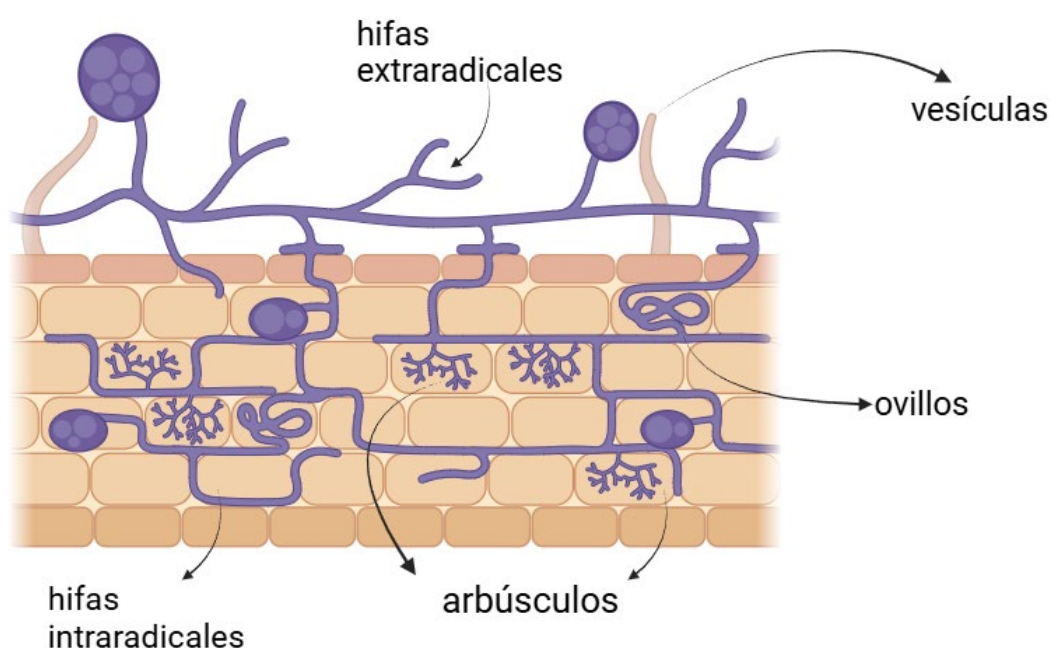
en la planta extinta *Notophytum krausellii*, encontrada en suelos antárticos y datada en el período Triásico, hace aproximadamente 400 millones de años (Harper et al., 2015).

Los HMA se caracterizan porque sus hifas penetran en las células corticales de las raíces formando estructuras características (Figura 5): arbúsculos que resultan de la ramificación de las hifas y cuya función es el intercambio bidireccional de nutrientes y carbono (C) entre simbios; vesículas que consisten en estructuras globosas con función de almacenamiento de reservas sobre todo de lípidos para los hongos; ovillos que se forman a partir de hifas que adquieren conformación torneada dentro de la célula cortical (Dickson et al., 2007; Martínez & Pugnaire, 2009; Smith & Read, 2008) que podrían tener una función similar a los arbúsculos (Reyna, 2013). En el suelo, forman hifas extraradicales y esporas; éstas últimas presentan gran tamaño (40–800 μm ; Aguilar-Trigueros et al., 2019), paredes rígidas y resistentes las cuales les permiten afrontar condiciones ambientales desfavorables posibilitando su permanencia en el suelo por largos periodos (Smith & Read, 2008).

Esta interacción tiene un costo para la planta hospedera (Gehring et al., 1997) y puede verse inhibida cuando la disponibilidad de P en suelo es alta debido a que la planta se independiza del hongo y es capaz de absorber los nutrientes por sí misma (Blanco & Salas, 1997; Chen et al., 2014; Hetrick, 1991).

Figura 5

Estructuras características de los hongos micorrizógenos arbusculares



Nota. Elaborado a partir de Biorender (2024).

Las plantas micorrizadas extienden la superficie de absorción en el suelo a través de sus hifas, lo cual hace que se incremente la captación y asimilación de nutrientes de baja movilidad y disponibilidad como el P, además de N y de otros micronutrientes (Adams et al., 2006; Bravo Hernández et al., 2024; Bryla & Koide, 1998; López et al., 2007; Parodi & Pezzani, 2011; Portilla Cruz et al., 1998; Smith & Read, 1997), lo cual repercute en un incremento de la biomasa. Otros beneficios que pueden recibir las plantas son la reducción de efectos de patógenos fúngicos, supresión de efectos de nemátodos parásitos (Newsham et al., 1995; Schausberger et al., 2012), incremento en absorción de agua, mejora en la absorción de microelementos como el zinc (Peña-Venegas, 2021), incremento de tolerancia a suelos salinos, a la sequía y a metales pesados (Guadarrama Chávez et al., 2004; Hawkesford et al., 2012; Montañez, 2005; Valdes, 1989; Vallejos Torres, 2021) así como también aumentar la capacidad reproductiva de las plantas hospedantes (Marinho et al., 2018). Los HMA también contribuyen a la salud del suelo y la sostenibilidad de los ecosistemas agrícolas. Según Bardgett y Van Der Putten (2014), las micorrizas arbusculares influyen en la estructura y biodiversidad del suelo, lo que mejora la estabilidad del ecosistema. La presencia de HMA puede aumentar la resistencia del suelo a la erosión y mejorar su capacidad para retener agua, así como también en la detoxificación de los suelos (Peña-Venegas, 2021) lo que es esencial para la sostenibilidad de la producción agrícola en condiciones adversas.

A cambio los HMA reciben carbohidratos por parte de la planta hospedera (Rivas et al., 1998; Smith & Read, 2008).

En la agricultura, la inoculación de plantas con hongos micorrícicos puede ser una estrategia eficaz para mejorar el crecimiento y la productividad de los cultivos. Según el trabajo de Fernández et al. (2005), el uso de bacterias solubilizadoras de P en combinación con HMA puede aumentar significativamente el rendimiento de los cultivos en suelos con deficiencia de este nutriente. Además, la incorporación de micorrizas en la práctica agrícola puede reducir la necesidad de fertilizantes químicos, promoviendo prácticas más sostenibles y ecológicas (Albornoz et al., 2016).

Los beneficios de los HMA son particularmente notables en ambientes con bajos niveles de nutrientes y estrés hídrico (Johnson et al., 1997; Pezzani-Gutierrez et al., 2012). Un estudio realizado por Grimoldi et al. en 2020 mostró que la inoculación con HMA post-defoliación de raigrás perenne, en condiciones de baja disponibilidad de P, favoreció el rebrote, mientras que, en suelos con suficiente P, el efecto fue menor. Pueden ayudar a la supervivencia de especies vegetales en condiciones de estrés biótico y abiótico (Hiiesalu et al., 2014; Smith & Read, 2008). En regiones extremas con

ambientes áridos, fríos y ventosos con hábitats terrestres cubiertos por hielo y nieve durante varios meses del año se suelen encontrar suelos pobres en nutrientes, lo que limita el desarrollo de la vegetación (Restrepo Duque et al., 2009). En ambientes de altas latitudes, que condicionan la presión selectiva sobre las plantas y, en consecuencia, reduce la formación de simbiosis micorrícica (Newsham et al., 2009).

En un estudio realizado por Upson et al. (2008) muestra que las condiciones de baja temperatura inhiben la actividad enzimática, la formación de esporas y el crecimiento micelial de los HMA en el suelo, encontrando una colonización micorrícica del entorno al 10 % en raíces de *D. antarctica*.

Aunque los HMA tienen una distribución extensa, son especialmente característicos de suelos donde el P es el principal nutriente limitante para el crecimiento vegetal (Urcelay et al., 2005) y los mayores beneficios para las plantas se observaron en un rango limitado de concentración de P de 4 a 12 mg kg⁻¹ (Parodi & Pezzani, 2011). Estos hongos responden a variaciones en la concentración de P en el sustrato, mostrando una correlación inversamente proporcional entre el porcentaje de colonización y la disponibilidad de P; es decir, a menor concentración de P disponible, mayor es el porcentaje de colonización (Cuadros et al., 2011; Douds et al., 1998; García et al., 2016). Valdes (1989) demostró que las hifas de HMA pueden captar P a distancias de 3-6 cm de la raíz micorrizada, mientras que este P permanece inaccesible para las raíces no micorrizadas. Además, García et al. (2000) encontraron que la tasa de absorción de P por unidad de longitud de la raíz en plantas micorrizadas es de 2 a 3 veces mayor en comparación con las plantas no micorrizadas.

En el estudio de Barbosa et al. (2017) observaron que el alto contenido de P disponible puede haber influido en la producción de esporas y el crecimiento micelial extrarradicular de los HMA en el suelo, así como las condiciones extremas de la zona fueron los factores que condicionaron la baja densidad de esporas y el establecimiento de la simbiosis que puede ser reducida o incluso no ocurrir.

2.2.1.2 Glomalina

Los HMA, producen glomalina, una glicoproteína insoluble en agua de elevado peso molecular que se ha encontrado en suelos de diversos ecosistemas y con relativa abundancia (Seguel et al., 2008). Protege a las hifas durante el transporte de nutrientes desde la planta hasta el extremo de la hifa, y desde el suelo hasta la planta. Una vez que las hifas dejan de transportar nutrientes y senescen, la glomalina contenida en sus células se libera y se acumula en el suelo (Grümborg et al., 2010). Existen dos fracciones de glomalina en suelo: la fácilmente extraíble (GFE), que se ha depositado

recientemente en el suelo e incluso se ha sugerido que proviene de una descomposición parcial de la glomalina más estable (glomalina total: GT) y no ha sufrido procesos de transformación biogeoquímica y la recalcitrante o GT, más fuertemente adherida a las arcillas (Commatteo et al., 2023; Wright et al., 1996; Wright & Upadhyaya, 1998) la cual se produce, libera y acumula por un período mayor. En adición, algunos autores han encontrado que condiciones de estrés hídrico en el suelo favorecen la deposición de glomalina (Prasad et al., 2018).

Es un componente cuantitativamente muy importante de la materia orgánica del suelo, ya que representa aproximadamente el 13 % del C orgánico total del suelo y también es rica en N, conteniendo entre 0,9 y 7 % del N total del suelo, por lo que se piensa que la glomalina probablemente sirva como fuente de C y N para los microorganismos (Reyna, 2013).

La fracción recalcitrante es resistente a proteólisis y a desnaturalización por temperatura, pH y detergentes lo que indica su aparente estabilidad (Reyna, 2013). En el suelo actúa como aglutinante de minerales y materia orgánica, por lo que está en directa relación con la estabilidad de agregados (Arias Mota et al., 2022; Borie et al., 2006; Grümberg et al., 2010; Moscoso Aldaz, 2022; Mujica Pérez et al., 2014; Rodríguez-Yon et al., 2020), además de que puede proteger la descomposición de la materia orgánica del suelo (Hossain, 2021) y mejora la estructura de los suelos (Morell et al., 2006).

Es aparentemente recalcitrante pudiendo durar en los suelos de 7 a 42 años según las condiciones ambientales, el ecosistema y el manejo agrícola de los suelos (Arias Mota et al., 2022; Báez-Pérez et al., 2010; Rodríguez-Yon et al., 2020). Según Rillig (2004) la fracción no recalcitrante o fácilmente extraíble puede usarse como un indicador de los efectos del cambio de uso de suelo.

Esta proteína puede influir en la fertilidad del suelo al combinarse con el hierro (Fe), así como en la remediación de suelos contaminados mediante la unión con elementos potencialmente tóxicos (Rodríguez-Yon et al., 2020). Asimismo, contribuye en el secuestro de metales como cobre (Cu) y zinc (Zn) (Arias Mota et al., 2022).

2.2.1.3 Hongos Septados Oscuros

Además de las micorrizas como componentes importantes de la comunidad microbiana rizosférica, también son muy conspicuos otro tipo de hongos simbióticos que habitan en las raíces, conocidos como endófitos septados oscuros (Dark Septate Endophytes, DSE, por sus siglas en inglés), que representan un grupo diverso del filo

Ascomycota. Son uno de los grupos más abundantes y extendidos entre los colonizadores de raíces de plantas. Este taxón incluye muchas especies de hongos.

Los DSE se caracterizan por tener hifas melanizadas y septadas (Della Monica et al., 2015; Jumpponen & Trappe, 1998; Mandyam & Jumpponen, 2005) que colonizan los tejidos internos de las raíces sin causar efectos negativos aparentes en la planta huésped (Jumpponen & Trappe, 1998). La melanina en las hifas de los DSE les otorga una ventaja selectiva, permitiéndoles sobrevivir en ambientes extremos, como suelos contaminados con metales pesados, condiciones de sequía, suelos ácidos o geotérmicos (Bonfim et al., 2016).

Los DSE no solo tienen la capacidad de proteger contra la toxicidad de los metales pesados, sino que también aumentan la adquisición de nutrientes de las plantas hospedantes y mejoran su actividad metabólica para combatir el estrés (Ban et al., 2012). Se ha evidenciado que aumentan la biomasa total y las concentraciones de N y P en plantas superiores (Guerrero Ariza, 2015).

La habilidad de estos hongos en disolver fosfatos del suelo es poco conocida (Barresi, 2020). Los mecanismos que desencadenan los procesos de solubilización de fosfatos que utilizan son la liberación de varios ácidos orgánicos, como el cítrico, oxálico, málico y glucónico, liberación de las enzimas, como las lipasas, amilasas, proteasas, celulasas y ligninasas (Mandyam & Jumpponen, 2005); y sustancias quelantes (Alam et al., 2002; Chuang et al., 2007).

La distribución global de estos hongos muestra una baja especificidad de hábitat, encontrándose desde llanuras costeras y tierras bajas en Sudáfrica hasta zonas tropicales, templadas, subalpinas, alpinas, antárticas y árticas. Esto indica su relevancia en los ecosistemas naturales (Jumpponen & Trappe, 1998) y su posible abundancia comparable a la de los hongos formadores de micorrizas arbusculares (Mandyam & Jumpponen, 2005), coexistiendo con estos hongos. Sin embargo, se piensa que están mejor adaptados a ambientes extremos que los HMA, ya que son más frecuentes en regiones frías, elevadas, latitudes altas, y hábitats inundados y acuáticos. Han sido reportados en 600 especies de plantas, tanto herbáceas como leñosas, incluidas algunas consideradas no micorrízicas (Mandyam & Jumpponen, 2005), lo que sugiere que poseen poca o ninguna especificidad con el hospedero (Barresi, 2020). La asociación de estos hongos con plantas en condiciones extremas sugiere que juegan un papel crucial en la tolerancia o resistencia a ambientes adversos, como suelos secos o pobres en nutrientes. No obstante, este grupo de hongos ha sido poco investigado,

especialmente en relación con la tolerancia de plantas a la sequía extrema (Tamayo Londoño, 2017).

2.2.2 Bacterias

2.2.2.1 Bacterias rizosféricas solubilizadoras de P

Para poder vivir en ambientes oligotróficos, las bacterias han desarrollado diferentes estrategias para la adquisición, inmovilización, reemplazo y uso eficiente del P (Tapia-Torres & García-Oliva, 2013).

Debido a que las fuentes orgánicas no son utilizadas directamente para la nutrición microbiana, éstas deben primero hidrolizarse por la acción de enzimas fosfatasas, producidas y secretadas al suelo por los microorganismos (Patiño-Torres & Sanclemente-Reyes, 2014).

En 1903 se realizaron los primeros estudios acerca de la capacidad solubilizadora de fosfatos de algunas bacterias. Desde entonces, diversos géneros de interés han sido aislados de suelos en todo el mundo.

Dentro del grupo microorganismos solubilizadores de fosfato se encuentran las bacterias solubilizadoras de fosfato (BSP) que incluyen algunos géneros de actinomicetos. Las BSP son un grupo diverso de bacterias no relacionadas capaces de solubilizar fácilmente formas poco solubles de P (Azziz et al., 2012; Mora-Quilismal et al., 2021). Este grupo bacteriano es vital para el ciclo del P en el suelo y algunas de ellas pueden utilizarse para mejorar la disponibilidad de P en el suelo. Las BSP pueden ser de vida libre en el suelo o establecer relaciones simbióticas con algunas plantas, son capaces de adaptarse, colonizar y persistir en la rizósfera de la planta y favorecer su crecimiento o desarrollo por medio de la solubilización de fosfato inorgánico de diferentes compuestos como son el fosfato bicálcico, fosfato tricálcico y rocas fosfóricas (Beltrán-Pineda, 2014).

La solubilización del P del suelo es el proceso por el cual las reacciones de precipitación se revierten, liberando P en la solución del suelo, mediado generalmente por la acción metabólica de los microorganismos y las raíces de las plantas (Mencel et al., 2022; Patiño-Torres & Sanclemente-Reyes, 2014).

Diferentes autores demostraron que los géneros *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Rhizobium*, *Burkholderia*, *Achromobacter*, *Agrobacterium*, *Micrococcus*, *Aerobacter*, *Flavobacterium*, *Mesorhizobium*, *Azotobacter*, *Azospirillum*, *Pantoea* y *Erwinia* tienen la capacidad de solubilizar fosfato (Fernández et al., 2005; Guzmán Estrada, 2012; Restrepo-Franco et al., 2015). Estos microorganismos crecen en medios con fosfato tricálcico, apatita o materiales insolubles similares como única fuente de fosfato y no

solo asimilan el elemento, sino que solubilizan una gran proporción de este, liberándolo en cantidades superiores a sus demandas nutricionales (Fernández et al., 2005).

Se conoce que el principal mecanismo por el cual las BSP consiguen la liberación del P de los suelos en los que de alguna forma se encuentra inmovilizado es la producción de ácidos orgánicos de bajo peso molecular. Otro de los mecanismos involucrados en el accionar de las BSP lo constituyen las reacciones de óxido-reducción (Fernández et al., 2005; Scattareggia, 2016).

Las BSP, producen ácidos orgánicos (glucónico y cetoglucónico) que transforman el P no disponible a formas asimilables, así las plantas aprovechan el P acumulado en el suelo, la interacción que se da entre las BSP y la planta juegan un papel clave en la nutrición de P en los cultivos. La selección de bacterias nativas con alta potencialidad de solubilizar P permite la inoculación de estas poblaciones en las raíces lo que conlleva a movilizar el P a formas disponibles, para mejorar la nutrición (Ramos-Cabrera et al., 2021).

2.2.2.2 Bacterias heterótrofas totales aerobias

Las bacterias heterótrofas totales aerobias (BHTA) del suelo son microorganismos esenciales para el funcionamiento de los ecosistemas terrestres. Estas bacterias desempeñan un papel crucial en el reciclaje de nutrientes, la formación de humus y la salud general del suelo (Hawkes & Keitt, 2015).

Obtienen su energía de la descomposición de materia orgánica en presencia de oxígeno (Torsvik et al., 2002). Estas bacterias incluyen una variedad de géneros, como *Bacillus*, *Pseudomonas* y *Actinobacteria*.

Juegan un papel crucial en la mineralización de nutrientes. Descomponen materia orgánica, transformando compuestos complejos en formas simples como nitratos y fosfatos, que son absorbidos por las plantas (Paul & Clark, 1996). Según un estudio de Bardgett y Van der Putten (2014), el balance de nutrientes en el suelo está directamente influenciado por la actividad de estas bacterias.

La actividad de estas bacterias contribuye a la formación de humus, una fracción estable de la materia orgánica del suelo. El humus mejora la estructura del suelo y su capacidad para retener agua (Kibblewhite et al., 2008). Actúan en la descomposición de restos vegetales y animales, facilitando la formación de esta sustancia rica en nutrientes.

Algunas especies de bacterias heterótrofas aerobias tienen aplicaciones en la biorremediación, el proceso de degradación de contaminantes orgánicos en el suelo. Por ejemplo, *Pseudomonas* spp. ha sido ampliamente estudiada por su capacidad para

descomponer compuestos tóxicos y contaminantes industriales (Chávez Pasco et al., 2022).

La actividad de estas bacterias está influenciada por factores ambientales como la temperatura, el pH y la disponibilidad de nutrientes. Las variaciones en estas condiciones pueden afectar significativamente la eficiencia de la descomposición (Nannipieri et al., 2017).

Las interacciones con otras especies microbianas y con plantas pueden influir en la actividad de las bacterias heterótrofas aerobias. La competencia por recursos y las asociaciones simbióticas pueden modificar su actividad y su impacto en el ecosistema del suelo (Dar, 2009).

La relación entre las BHTA y las BSP se refiere al vínculo cuantitativo y funcional entre ambos grupos de bacterias en el suelo. Las BSP constituyen un porcentaje menor dentro de las BHTA totales. Por ejemplo, estudios muestran que las BSP pueden representar entre 0,1% y 13% del total de BHTA, dependiendo de factores como el tipo de suelo, prácticas de manejo y disponibilidad de P (Moreno Ramírez, 2015; Scattareggia, 2016). Aquellos suelos ricos en P insoluble o manejados bajo prácticas conservacionistas tienden a mostrar una mayor proporción de BSP dentro de las BHTA (Scattareggia, 2016).

Aunque las BHTA contribuyen de forma general al mantenimiento del suelo, las BSP tienen un papel específico en la mejora de la biodisponibilidad del P, un nutriente esencial pero limitado en muchos suelos agrícolas, pudiendo compensar la baja disponibilidad de P, reduciendo la necesidad de fertilizantes químicos.

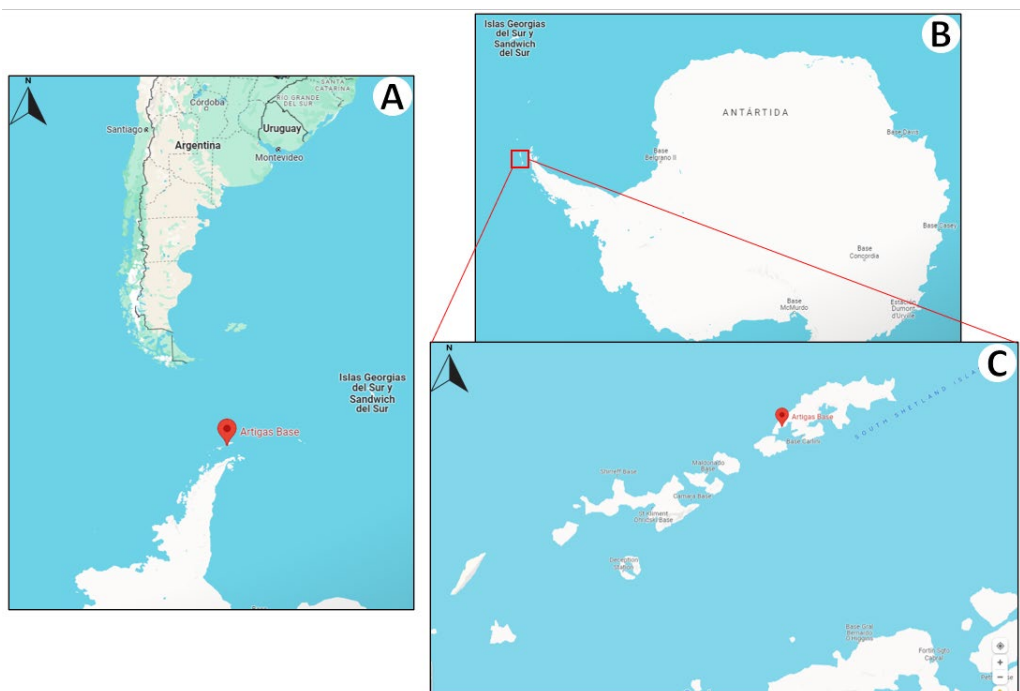
3 MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 SITIO DE ESTUDIO

El presente trabajo se llevó a cabo en el área cercana a la Base Científica Antártica Artigas (BCAA) ubicada en la Isla Rey Jorge (grupo de las Islas Shetland del Sur, Antártida, 62° de latitud Sur y 58° de longitud Oeste; (Figura 6) durante las Campañas Antárticas de Verano (CAV) 2019, 2020 y 2021.

Figura 6

A y B) Isla Rey Jorge en Islas Shetland del Sur C) Base uruguaya



Nota. Elaborado a partir de Google (2024).

Para la elección de los sitios de estudio se tuvo en cuenta el contenido de P del suelo en base a datos previos de análisis químicos de suelo seleccionando dos sitios (Figura 7) con situaciones contrastantes en cuanto a la disponibilidad de este nutriente: Drake con alto contenido de P disponible y Punta Suffield (Baliza) con bajo contenido de P disponible. Para el presente trabajo, en ambos sitios, en la campaña 2019 se tomaron muestras de suelo compuesto para su posterior análisis en el Laboratorio de Suelos de la Facultad de Agronomía. Las variables químicas analizadas fueron: nitrógeno total, carbono orgánico, fósforo total, fósforo Bray I, potasio intercambiable y pH en agua.

Figura 7

Sitios de estudio en Drake (A) y P. Suffield (B), Isla Rey Jorge – Antártida

**Figura 8**

Especímenes de Deschampsia antarctica (A y B)



3.2 TRABAJO DE CAMPO

Los muestreos se realizaron durante los meses de enero y febrero en las Campañas Antárticas de Verano 2019 y 2020. Además, se analizaron muestras del año 2021 que fueron colectadas por parte del equipo científico del IAU. Durante la Campaña de 2019 se colectó suelo de ambos sitios para trasladarlo a Montevideo donde posteriormente se instaló el ensayo para evaluar el potencial micorrícico. De estos suelos se realizó la caracterización química y se analizó el contenido de nutrientes tales como N total, C orgánico, P total, P Bray I, K intercambiable (Tabla 1). Para colectar este suelo se seleccionó un área representativa de cada uno de los dos sitios y se conformó una muestra compuesta del suelo a partir de 20 sub-muestras que se tomaron a no más de 50 m de radio del punto de georreferencia que se marcó en cada sitio. Se procuró que el suelo colectado fuera de los primeros 10 cm de profundidad ya que es donde se encuentran la mayor parte de raíces. Posteriormente se homogeneizó manualmente todo el suelo del sitio en la misma bolsa de colecta.

Para analizar la presencia de hongos (HMA y DSE) se colectaron al azar 5 ejemplares de *Deschampsia antarctica* en el año 2020 (Figura 8) y para estudiar el contenido de glomalina y las bacterias solubilizadoras se tomó suelo rizosférico de esas mismas plantas (200 g aprox.) en cada uno de los sitios de estudio. Una vez obtenidos los especímenes de *D. antarctica*, en el laboratorio de la BCAA se procedió a cortar la parte aérea, conservando la parte radicular. Las raíces fueron lavadas con agua para eliminar la mayor cantidad de suelo adherido a las mismas e impurezas. Esto se realizó con mucho cuidado de modo de evitar dañar la estructura radical. Luego, todas las raíces de un mismo individuo se colocaron en frascos etiquetados cubiertas con vinagre para su posterior procesamiento en el laboratorio de Sistemas Ambientales de la Facultad de Agronomía.

Una vez colectadas todas las muestras de suelo, fueron almacenadas en bolsas con cierre hermético previamente rotuladas y se las mantuvo a 4°C en refrigerador para su conservación hasta ser transportadas a Montevideo, de manera de evitar su deterioro y/o la pérdida de las características originales hasta la instalación de los ensayos y análisis.

3.3 TRABAJO DE LABORATORIO

3.3.1 Instalación del ensayo de potencial micorrícico y de hongos septados oscuros del suelo antártico

La instalación del experimento tuvo lugar el día 27 de mayo de 2019 en el laboratorio del Departamento de Sistemas Ambientales en la Facultad de Agronomía. El diseño experimental consistió en 5 macetas (unidad experimental) con suelo recolectado de cada uno de los sitios muestreados. Se utilizaron macetas de 200 gr de capacidad, en las que se mezcló suelo proveniente de la Antártida previamente tamizado (se utilizó un tamiz malla N° 10, micrón 2000) y vermiculita estéril en una proporción 3 a 1 (150 g de suelo + 50 g de vermiculita estéril) para mantener una mayor aireación y evitar la compactación del suelo. Las macetas fueron ubicadas de manera aleatoria sobre bandejas en el laboratorio y las mismas eran rotadas semanalmente. El ensayo contó con un total de 10 macetas correspondientes a 5 réplicas x 2 sitios.

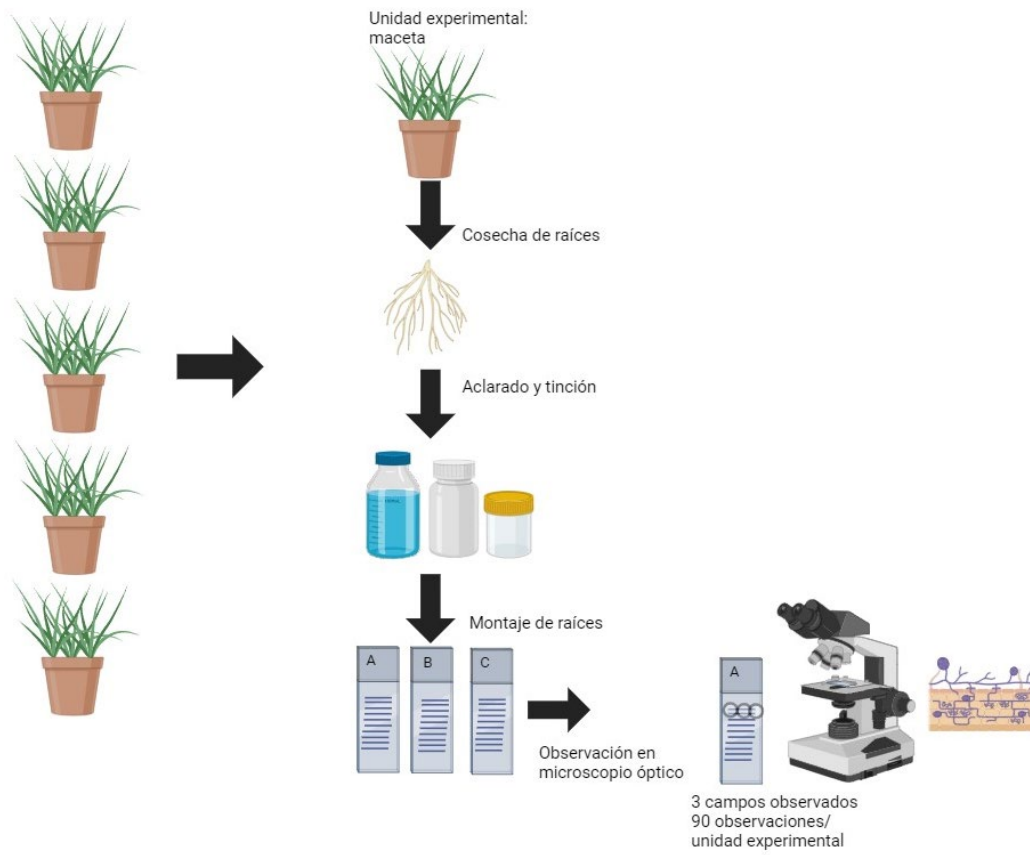
Se utilizó la especie *Allium cepa* (cebolla) como cultivo trampa por su capacidad de asociarse con hongos micorrizógenos arbusculares (Galván et al., 2009). En cada maceta se sembraron 7 semillas de esta especie (Figura 10) y a los 11 días post-emergencia se ralearon a 3 plantas por macetas, la cual corresponde a la unidad de estudio. Durante todo el período en el que permaneció el cultivo instalado se realizó seguimiento, tanto para control de malezas como de humedad (riego a demanda). Otro aspecto para destacar es que las plantas recibieron un fotoperíodo de 14 horas diarias.

Además, se instaló un tratamiento control de laboratorio, también con 5 réplicas, en los cuales se utilizó solamente vermiculita estéril. Dado que se trata de un material inerte sin aportes de nutrientes, se debió fertilizar cada 15 días con una solución comercial a base de nitrógeno (N), fósforo (P), potasio (K), magnesio (Mg), manganeso (Mn), zinc (Zn), boro (B), molibdeno (Mo), cobre (Cu) y hierro (Fe).

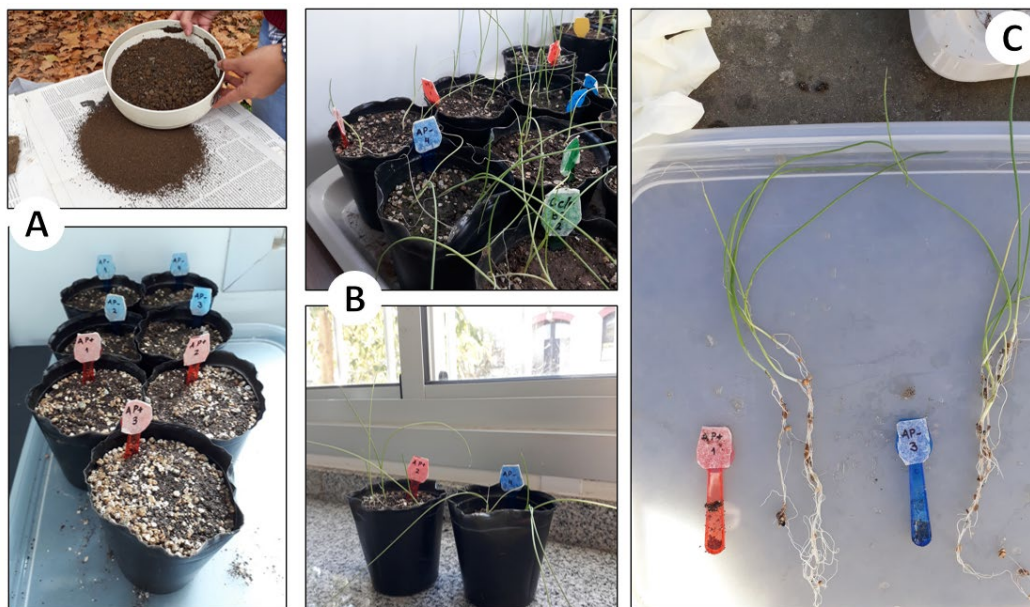
Pasados 70 días post siembra, el día 5 de agosto de 2019 se cosecharon las plantas de cebolla cuidando la integridad de las raíces, se procedió a cortar la parte aérea y guardar en frascos rotulados con vinagre hasta su procesamiento todas las raíces de las plantas que crecieron en una misma maceta (Figura 10).

Figura 9

Esquema simplificado del procedimiento realizado en la etapa de laboratorio para cultivo trampa



Nota. Elaborado a partir de *Biorender* (2024).

Figura 10*Ensayo con plantas trampa*

Nota. A. Preparación de suelos provenientes de cada tratamiento en estudio (27/05/2019) e instalación y siembra de ensayo, B. Evolución de las plantas 49 días post siembra, C. Cosecha de las plantas 69 días luego de la instalación del ensayo (05/08/2019). Izquierda: Drake (P+) Derecha: P. Suffield (P-).

3.3.2 Procesamiento y tinción de las raíces de *D. antarctica* y del cultivo trampa para observación de micorrizas

Para el procesamiento de las raíces de las plantas de *D. antarctica* y cebolla se realizó el aclarado y tinción mediante el método de Phillips y Hayman en 1970, el cual fue modificado por Koske y Gemma en 1989.

Por tratarse de raíces finas, los tiempos establecidos por el método fueron ajustados para evitar posibles daños radiculares. En este caso las raíces permanecieron 5 horas hasta que se tornaron transparentes. Finalizada esta etapa, las raíces se volvieron a lavar con abundante agua, haciendo uso de un colador para evitar pérdidas de raíces.

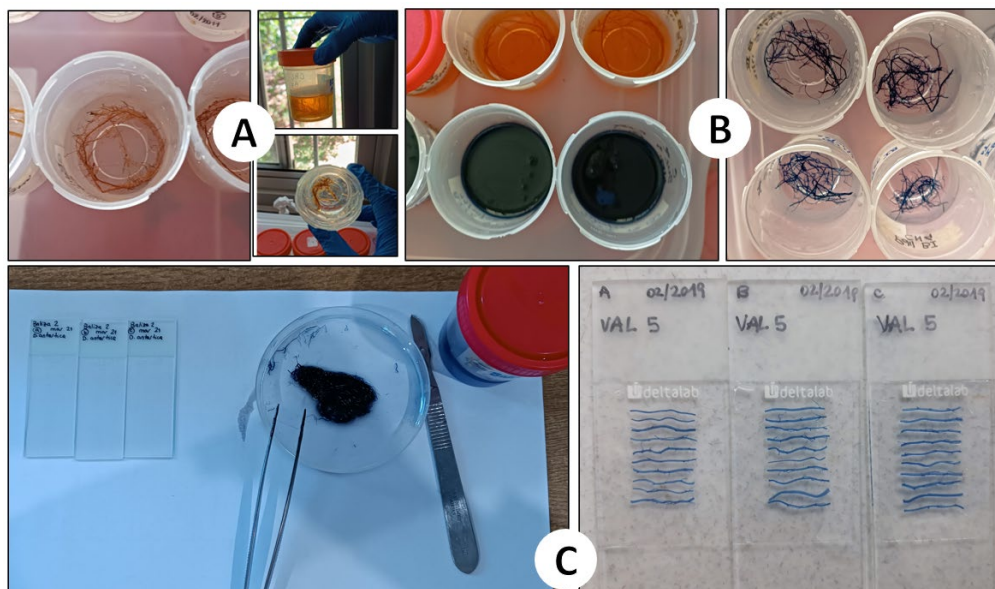
El tiempo de coloración con azul de tripano al 0.05 %, fue de 24 horas. Pasado ese tiempo, las raíces teñidas se volvieron a lavar con abundante agua para eliminar los excesos de colorante. Luego fueron conservadas en lactoglicerol (glicerina:lactato:agua destilada; 1:1:1) hasta realizar el montaje de estas en portaobjetos para la observación con el microscopio óptico (Figura 11).

Se cortaron 10 segmentos de 1 cm de largo de cada una de las muestras totalizando 30 segmentos repartidos en 3 portaobjetos. Se procedió a montar en

portaobjetos de manera tal que los segmentos quedaran paralelos entre sí (Sánchez de Prager et al., 2010) y se cubrieron con cubreobjetos para evitar su deterioro (Figura 9 y 11).

Figura 11

Procesamiento y tinción de raíces de D. antarctica y planta trampa



Nota. A. Decoloración de raíces con KOH al 10%, B. Tinción de las raíces con azul de tripano al 0,05%, C. Montaje de 10 segmentos de 1 cm aprox. de las raíces en portaobjetos y posterior secado

Para realizar la evaluación del grado de micorrización de las raíces se utilizó el objetivo 10X de un microscopio óptico modelo Olympus. Para cada segmento de raíz, de acuerdo con el protocolo de observación establecido, se determinaron 3 campos de observación: extremo superior e inferior y parte central, para obtener 90 observaciones por unidad experimental. Para la evaluación en el microscopio se comenzó por el extremo de la primera raíz (segmento 1), en este campo visual se indicó presencia o ausencia de las estructuras características de los HMA: arbuscúlos, hifas, ovillos y vesículas y también la presencia o ausencia de DSE. Se pasó al siguiente campo y nuevamente se indicó si existía o no colonización. Se continuó hasta recorrer todos los campos y segmentos del portaobjetos.

Se cuantificó el porcentaje de colonización micorrícica total, así como el porcentaje de las diferentes estructuras de los HMA a través del cociente de campos con presencia de alguna estructura fúngica con relación al número de campos observados. Para cada individuo se cuantificó la intensidad de colonización total, estimada como el cociente entre el número de campos con presencia de alguna estructura fúngica y el número de campos observados (Brundrett et al., 1996). También

se calculó la intensidad de colonización para cada una de las siguientes estructuras: vesículas, arbuscúlos, y ovillos. Todas las variables fueron expresadas en porcentaje.

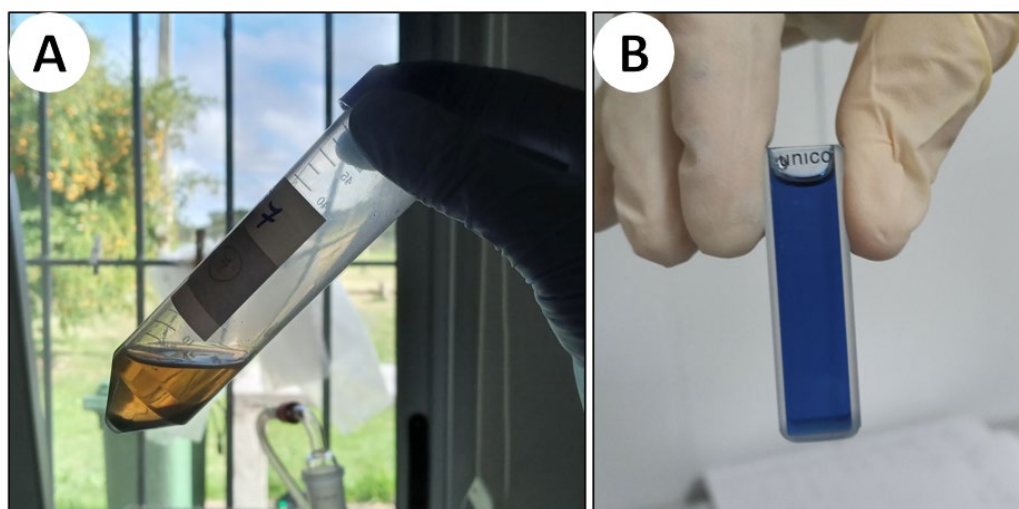
3.3.3 Cuantificación de glomalina fácilmente extraíble (GFE)

Se realizó la cuantificación de glomalina fácilmente extraíble (GFE) en el suelo rizosférico colectado en los dos sitios, mediante la técnica Método de Bradford (1976) sugerida por Wright y Upadhyaya (1998). Para ello, se tomaron muestras de 1 g de suelo tamizado a 2 mm y se extrajeron con 8 mL de extractante. De esta manera, la glomalina fácilmente extraíble se determinó mediante extracción con una solución tampón 20 mM de citrato, pH 7,0 a 121°C en autoclave por 30 minutos. Los extractos se centrifugaron a 8000 rpm por 15 minutos y la proteína en el sobrenadante se determinó por la coloración de Bradford (Figura 12A).

La lectura de absorbancia del complejo proteína azul de coomassie brillante se realizó a 595 nm en un espectrofotómetro (Thermo UV Vis GENESYS). Se preparó una curva patrón de albúmina de suero bovino, utilizando seis concentraciones de esta solución entre 0,1 y 1 mg/mL (Figura 12B). Las concentraciones de glomalina se expresaron en mg glomalina/g suelo seco.

Figura 12

Cuantificación de la glomalina fácilmente extraíble (GFE)



Nota. A) Sobrenadante donde se midió la proteína mediante coloración de Bradford con albúmina de suero bovino como patrón. B) Coloración de un punto de la escala luego del agregado de reactivo Bradford.

3.3.4 Recuento de bacterias rizosféricas asociadas a *D. antarctica*

En el laboratorio Ecología microbiana del Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable se determinó el número de bacterias cultivables solubilizadoras de P y heterótrofas aerobias totales, presentes en las muestras de suelo rizosférico. Para determinar el número de ambos grupos de bacterias se utilizó la técnica de las diluciones seriadas y siembra mediante extensión con rastrillo esterilizado en placa de Petri (Figura 13).

Con ayuda de un bisturí se procedió a separar las raíces de la parte aérea de los especímenes de *D. antarctica* en una nave de pesado. Las raíces fueron lavadas para eliminar el suelo no rizosférico y transferidas a un tubo Falcon el cual contenía 10 mL de solución de pirofosfato de sodio 0,1% ($\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$), y homogeneizadas por 10 minutos en vórtex. Se realizaron diluciones seriadas en la misma solución de $\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$ hasta 10^{-5} .

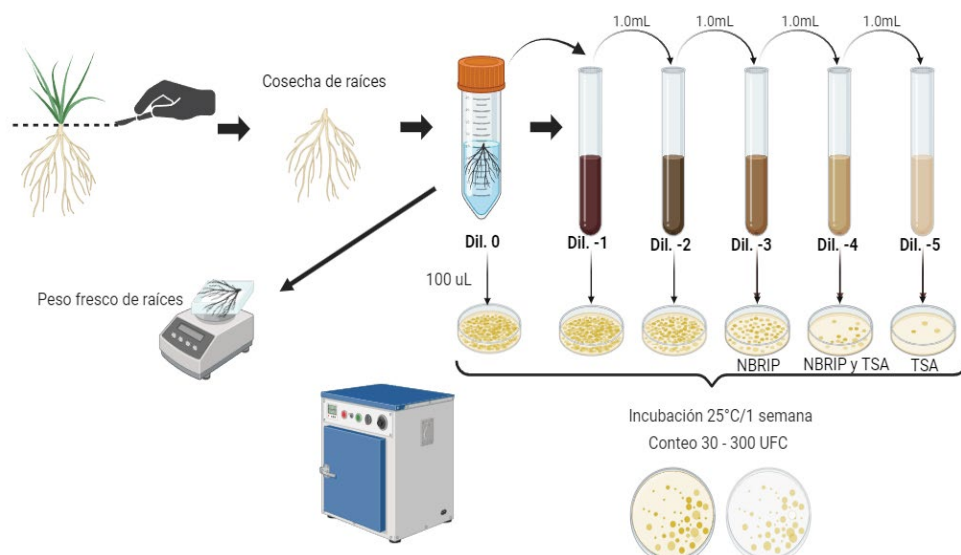
Para el recuento de Bacterias Heterótrofas Totales Aerobias (BHTA) se sembró 0,1 mL de las diluciones 10^{-4} y 10^{-5} en medio Tryptic- Soy Agar (TSA) diluido 10 veces (Smit et al., 2001) para simular las concentraciones más pobres de nutrientes del suelo. Para las bacterias solubilizadoras de P (BSP) se sembró 0,1 mL de las diluciones 10^{-3} y 10^{-4} en el medio NBRIP sólido (Figura 13). La composición del medio NBRIP fue: glucosa (10 g/L), $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ (5g/L), $\text{MgCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ (5 g/L), $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ (0,25 g/L), KCl (0,2 g/L), $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ (0,1 g/L), H_2O (1 litro), agar (16-18 g/L) (Nautiyal, 1999). Luego de autoclavar ambos medios, se les adicionó el antibiótico cicloheximida 100 µg/mL para inhibir el crecimiento de hongos como lo describen Smit et al. (2001).

Luego de la siembra en los respectivos medios, se procedió a retirar las raíces de la solución, secarlas con papel absorbente y pesarlas para determinar el peso fresco de las mismas. Las placas fueron incubadas en estufa a 25°C por una semana.

Se procedió a contar el número de unidades formadores de colonias (UFC) características desarrolladas en aquellas placas que tenían entre 30 y 300. Se calculó el número de UFC/ g raíz. Para las BSP sólo se contaron las que presentaban halo de solubilización (Figura 14).

Figura 13

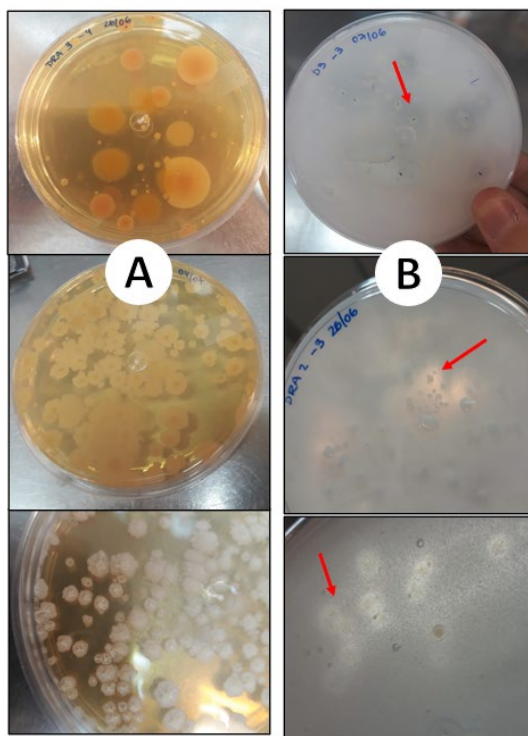
*Esquema simplificado del procedimiento para realizar los recuentos de bacterias de rizósfera de *D. antarctica**



Nota. Elaborado a partir de *Biorender* (2024).

Figura 14

A) Recuentos de BHTA. B) Recuentos de BSP



Nota. Las flechas en rojo indican los halos de solubilización (zonas hialinas alrededor de las colonias).

3.4 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

El modelo utilizado para el análisis estadístico de los datos de colonización micorrícica y por DSE en *D. antarctica* y en el cultivo trampa fue un Modelo Lineal Generalizado Mixto (MLGM), familia binomial, utilizando el programa estadístico InfoStat 2020. Se especificó el sitio de muestreo (tratamiento) como factor fijo para las variables de respuesta: colonización micorrícica total, colonización por estructuras de intercambio (arbusculos y ovillos) y colonización por vesículas, así como colonización por DSE. Las pruebas a posteriori de comparación de medias se realizaron mediante el test LSD (Least Significant Difference) de Fisher y se trabajó con una significancia de 0,05 y el intervalo de confianza mediante Bonferroni.

Para el análisis de resultados de bacterias, se transformaron los datos de los recuentos a logaritmo, se probó normalidad y homogeneidad de varianzas, se realizó un análisis de la varianza (ANOVA). Las pruebas a posteriori de comparación de medias se realizaron mediante el test Tukey y se trabajó con un nivel de significancia de 0,05.

4 RESULTADOS

4.1 CARACTERIZACIÓN QUÍMICA DE SUELOS ANTÁRTICOS

La Tabla 1 presenta las características químicas de los suelos de los sitios seleccionados en la Isla Rey Jorge, Antártida. Los valores de P total y P Bray I en los suelos de los sitios seleccionados reflejan diferencias en la cantidad total de P presente en el suelo y la fracción disponible para las plantas. El parámetro P total mide la cantidad total de P presente en el suelo, incluyendo las formas orgánicas e inorgánicas, solubles e insolubles. El método P Bray I mide el P disponible para las plantas en suelos neutros y ácidos. En el sitio Punta Suffield, el P total fue significativamente mayor (1000 ppm) que en Drake (472 ppm) mientras que el P Bray I fue menor en Punta Suffield (13 ppm) en comparación con Drake (28 ppm). Esto podría indicar que los suelos en Punta Suffield contienen una mayor reserva de fósforo, aunque no toda esta cantidad está inmediatamente disponible para las plantas.

Tabla 1

Características químicas de los suelos de los sitios seleccionados en la Isla Rey Jorge, Antártida

	PUNTA SUFFIELD	DRAKE
Nitrógeno total (% N total)	0,16	0,17
Carbono orgánico (%)	1,3	0,4
Fósforo Total (ppm P)	1000	472
Fósforo Bray I (ppm P)	13	28
Potasio intercambiable (meq K/100 g)	1,06	1,5
pH (agua)	5,4	5,3

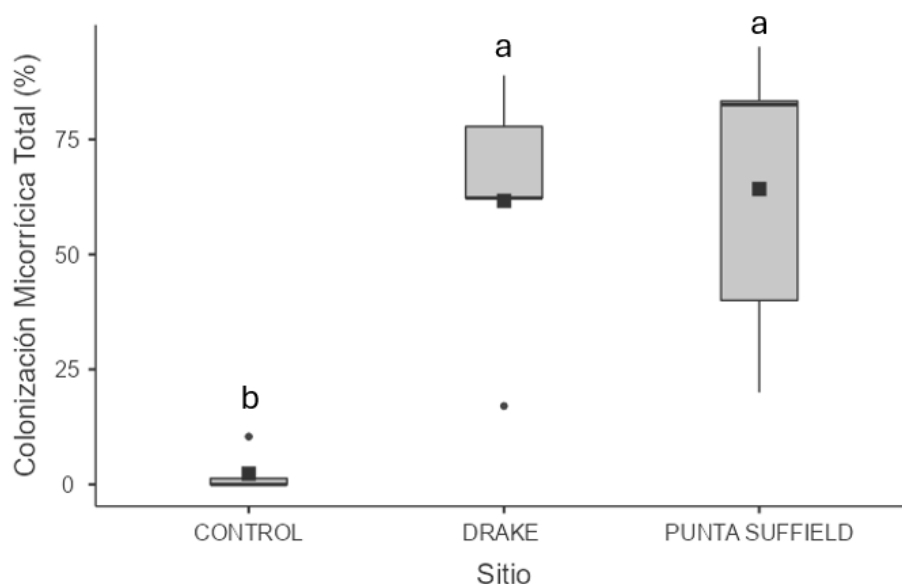
4.2 POTENCIAL MICORRÍFICO DE SUELOS ANTÁRTICOS

Se constató la presencia de hongos micorrizógenos y septados oscuros en las plantas trampa que crecieron en suelo proveniente del sitio Drake (alto contenido de P disponible) y de Punta Suffield (bajo contenido de P disponible). De acuerdo a lo esperado, en las plantas del tratamiento control (solo vermiculita), la presencia de estructuras fúngicas fue casi nula. En general, el potencial de colonización micorrícica y por DSE de los suelos antárticos analizados no mostró diferencias significativas entre los sitios. En ambos lugares, se pudo observar estructuras micorrícicas como vesículas, ovillos y arbusculos.

El potencial micorrícico fue similar entre los sitios, con un promedio de $63\% \pm 2$ en Punta Suffield y $62\% \pm 2$ en Drake; ambos presentaron diferencias significativas con el control, que solo mostró un 2% de colonización por micorrizas ($p < 0,0001$; Figura 15). Respecto al potencial de colonización por DSE, tampoco se encontraron diferencias significativas entre los sitios, pero sí en comparación con el control, con promedios de $20\% \pm 2$ en Punta Suffield y $15\% \pm 2$ en Drake, frente al $4\% \pm 1$ en el control ($p < 0,0001$; Figura 16).

Figura 15

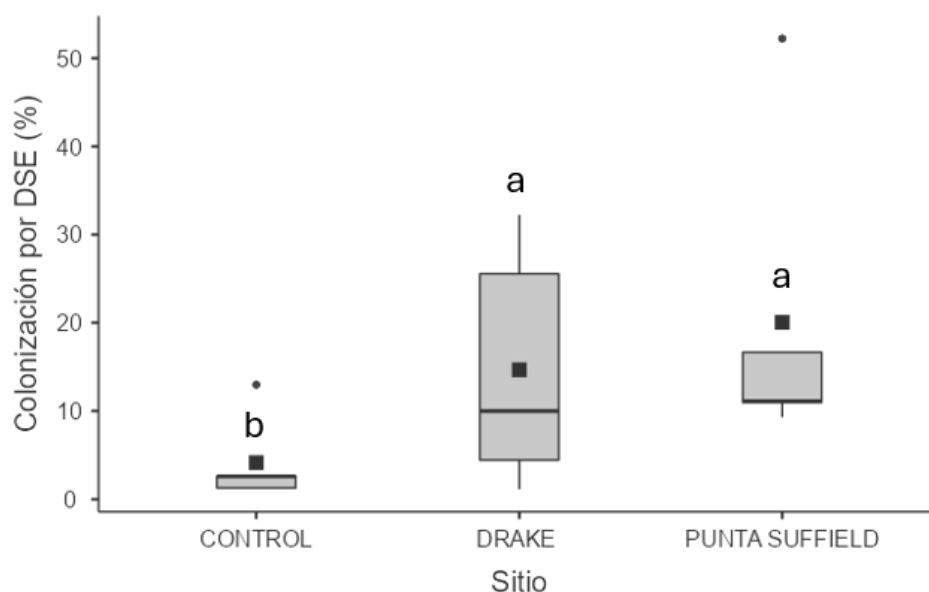
Potencial de colonización micorrícica de suelos antárticos



Nota. Porcentaje de colonización de raíces de *Allium cepa* por micorrizas arbusculares. En los suelos con alto (Drake) y bajo contenido de fósforo disponible (Punta Suffield), se encontraron 62 ± 2 y 63 ± 2 %, respectivamente.

Figura 16

Potencial de colonización por hongos septados oscuros de suelos antárticos

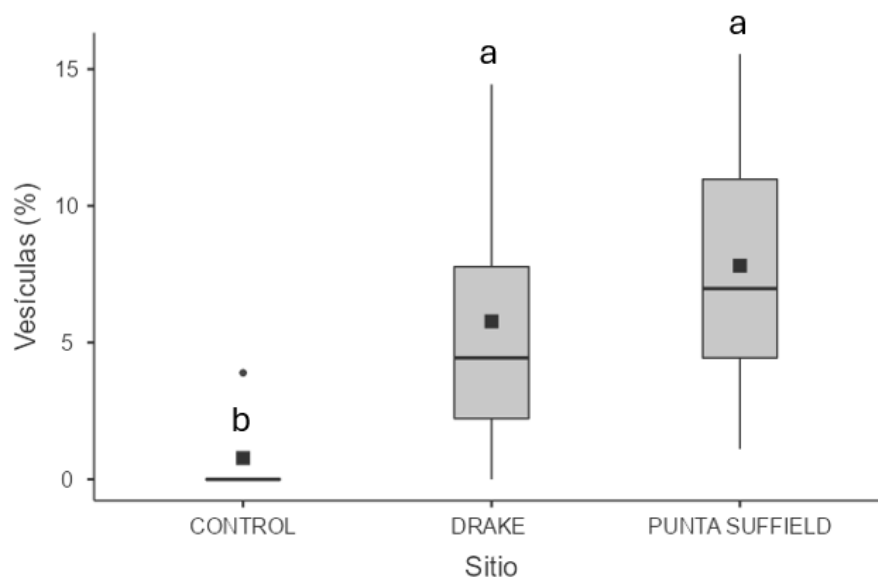


Nota. Porcentaje de colonización de raíces de *Allium cepa* por hongos septados oscuros. En los suelos con alto (Drake) y bajo contenido de fósforo disponible (Punta Suffield), se encontraron 15 ± 2 y 20 ± 2 %, respectivamente.

En relación a la presencia de las diferentes estructuras de los hongos micorrizógenos arbusculares, las vesículas promediaron $8\% \pm 1$ en el sitio Punta Suffield con bajo contenido de P disponible y $6\% \pm 2$ en Drake, el sitio con mayor contenido de P disponible sin diferencias significativas entre los distintos sitios evaluados (Figura 17). Las estructuras fúngicas especializadas en el intercambio de sustancias, como los arbusculos y los ovillos, fueron encontradas en ambos sitios, aunque en proporciones muy bajas, cercanas al 1%, sin diferencias significativas entre los sitios (Figuras 18 y 19). Al sumar ambas estructuras, el promedio fue de 11% en ambos sitios, sin diferencias significativas con respecto al control.

Figura 17

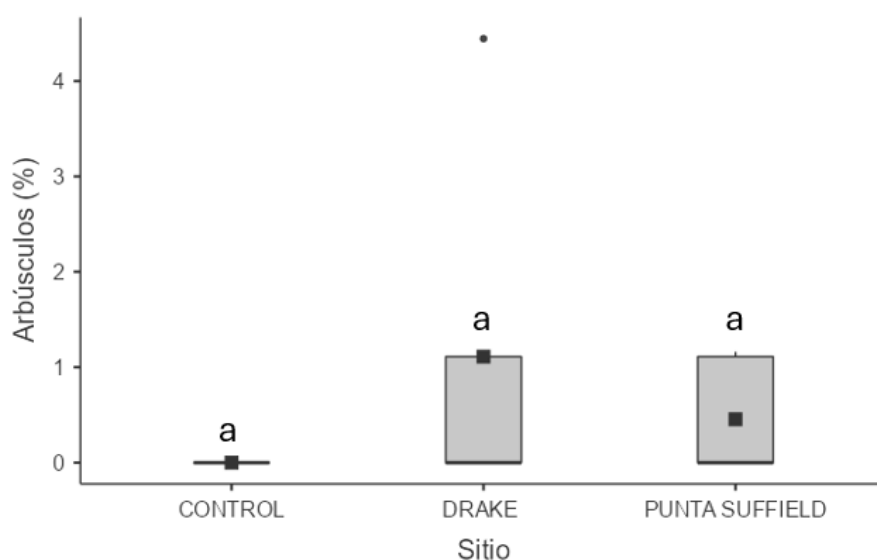
Potencial de colonización por vesículas de suelos antárticos



Nota. Porcentaje de colonización de raíces de *Allium cepa* por vesículas. En los suelos con alto (Drake) y bajo contenido de fósforo disponible (Punta Suffield), se encontraron 6 y 8 % de vesículas, respectivamente.

Figura 18

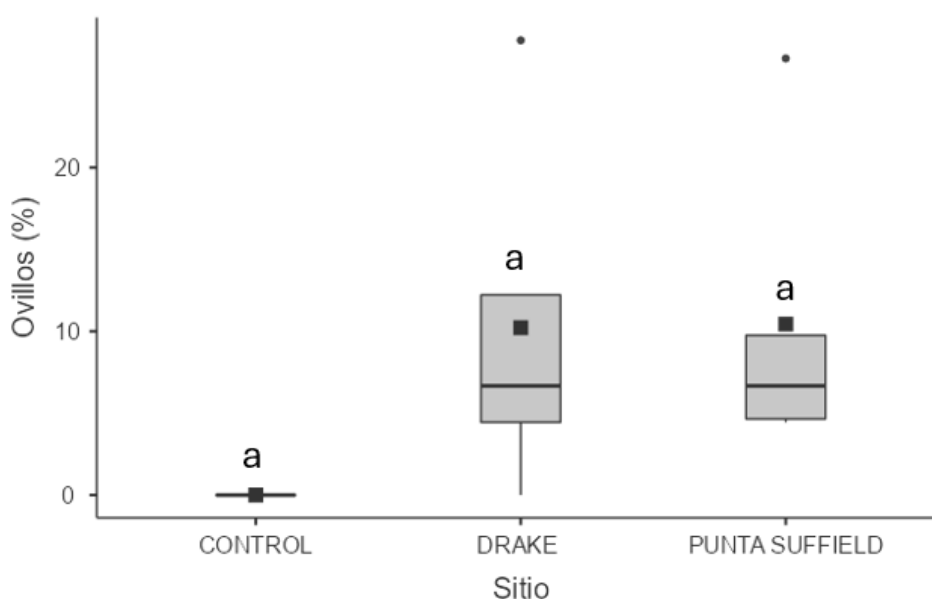
Potencial de arbusculos de suelos antárticos



Nota. Porcentaje de colonización de raíces de *Allium cepa* por arbusculos. En los suelos con alto (Drake) y bajo contenido de fósforo disponible (Punta Suffield), se encontraron 0,46 y 1 %, respectivamente.

Figura 19

Potencial de ovillos de suelos antárticos



Nota. Porcentaje de colonización de raíces de *Allium cepa* por ovillos. En los suelos con alto (Drake) y bajo contenido de fósforo disponible (Punta Suffield), se encontraron 10 y 11 %, respectivamente.

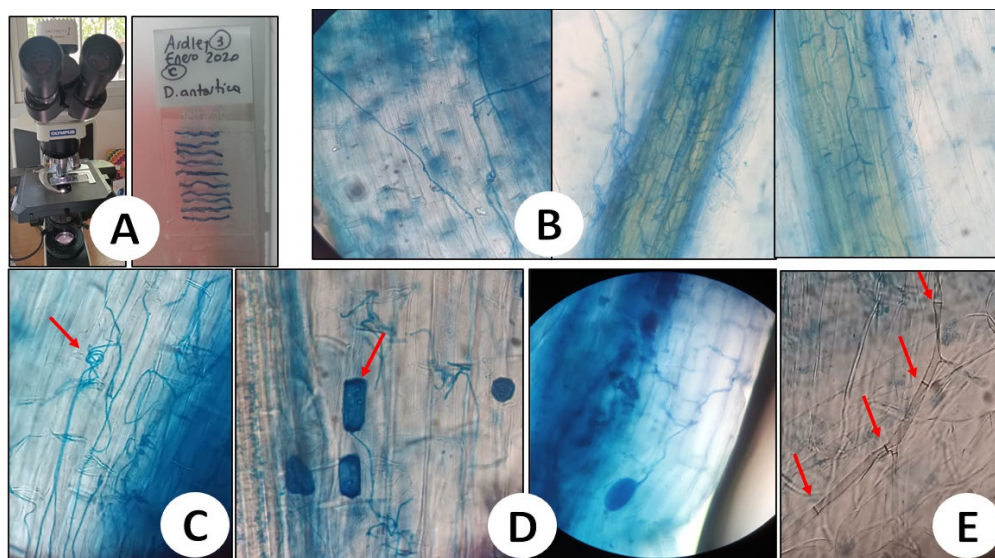
4.3 COLONIZACIÓN MICORRÍCICA Y POR HONGOS SEPTADOS OSCUROS EN *D. ANTARCTICA*

En *D. antarctica*, la cantidad de micorrizas fue superior en ambos tratamientos en comparación con los hongos septados oscuros. Se observó una alta proporción de micorrizas en *D. antarctica* (46% y 52% en Drake y Punta Suffield, respectivamente), así como de hongos septados oscuros (19% y 30% también respectivamente). Aunque no se encontraron diferencias significativas en la presencia de micorrizas, sí se evidenció una diferencia significativa en la proporción de hongos septados oscuros ($p = 0,0006$).

Las hifas de ambos grupos fúngicos fueron las estructuras más abundantes en todos los casos observados (Figura 20B).

Figura 20

Observaciones en microscopio óptico

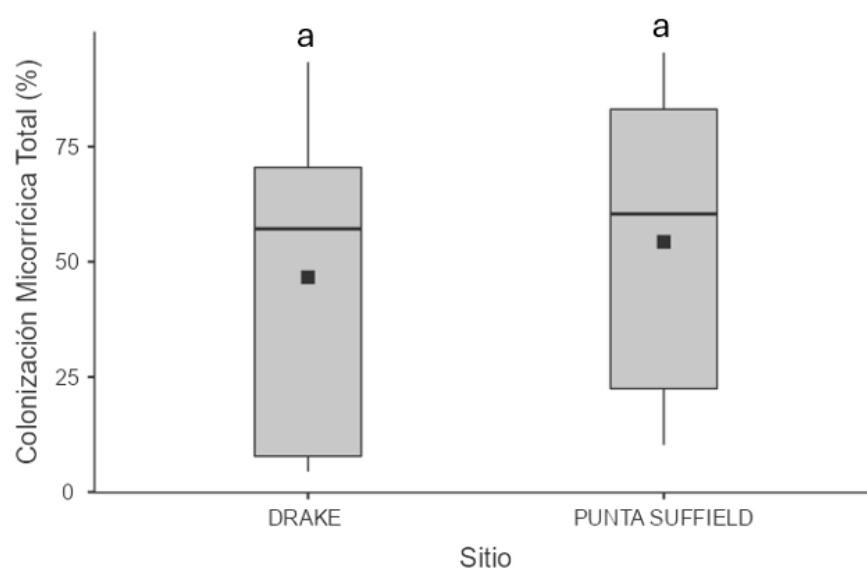


Nota. A. Microscopio óptico utilizado y disposición de segmentos en el portaobjetos, B. Observación de hifas de micorrizas en *Descampsia antarctica* en el microscopio óptico, C. Observación de ovillo (hifa enrollada en la célula cortical) de micorrizas en *Allium cepa*, D. Observación de vesículas en *Descampsia antarctica* y E. Observación de hongos septados oscuros en *Descampsia antarctica*, las flechas indican los tabiques o septos característicos en las hifas.

En el sitio con bajo contenido de P disponible (Punta Suffield), las plantas presentaron un promedio de colonización de micorrizas del $52\% \pm 3$, mientras que aquellas en el sitio con alto contenido de P disponible (Drake) mostraron un $46\% \pm 2$; esta diferencia no fue estadísticamente significativa ($p = 0,0801$) (Figura 21). En cuanto a los septados oscuros, las plantas de Punta Suffield tuvieron una colonización promedio del $30\% \pm 2$, frente al $19\% \pm 2$ en Drake, y esta diferencia fue significativa ($p = 0,0006$; Figura 22).

Figura 21

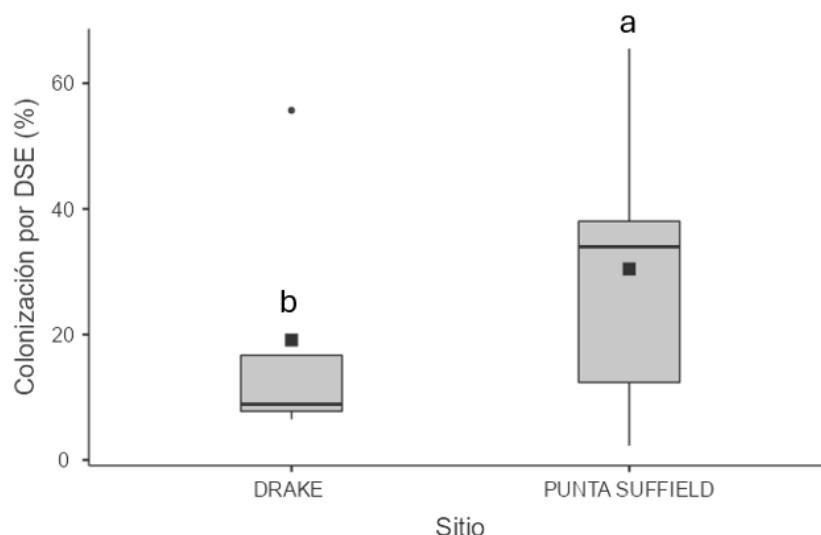
Colonización micorrícica de Deschampsia antarctica de suelos antárticos



Nota. Porcentaje de colonización de raíces de *Deschampsia antarctica* por micorrizas arbusculares. En los suelos con alto (Drake) y bajo contenido de fósforo disponible (Punta Suffield), se encontraron 46 ± 2 y 52 ± 2 %, respectivamente.

Figura 22

Colonización por hongos septados oscuros de Deschampsia antarctica de suelos antárticos

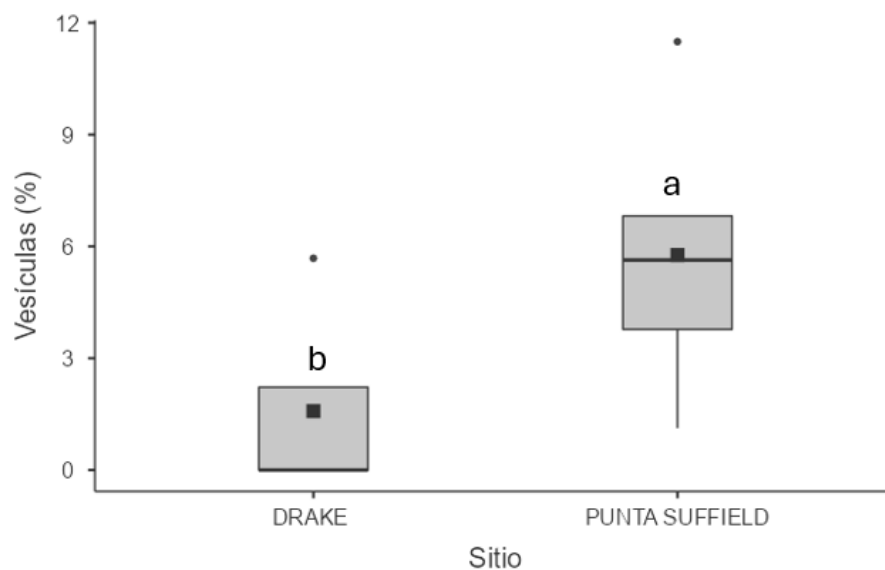


Nota. Porcentaje de colonización de raíces de *Deschampsia antarctica* por hongos septados oscuros. En los suelos con alto (Drake) y bajo contenido de fósforo disponible (Punta Suffield), se encontraron 19 ± 2 y 30 ± 2 %, respectivamente.

Las estructuras especializadas en el intercambio de sustancias que presentan las micorrizas, como arbuscúlos y ovillos, se encontraron en raíces de plantas provenientes de ambos sitios (Figura 20), aunque en cantidades muy limitadas. La cantidad de arbuscúlos observados ($p = 0,9355$; Figura 23), con promedios de 0,26 en Punta Suffield y 0,23 en Drake, no presentaron diferencias significativas. La presencia de ovillos también fue baja, promediando $6\% \pm 1$ en Punta Suffield y $4\% \pm 1$ en Drake, sin diferencias significativas ($p = 0,0722$) (Figura 25). Sin embargo, si se observó una diferencia significativa en la presencia de vesículas de HMA (estructuras de reserva) entre los individuos de Punta Suffield y Drake, con promedios de $6\% \pm 1$ y $2\% \pm 1$, respectivamente ($p = 0,020$; Figura 23).

Figura 23

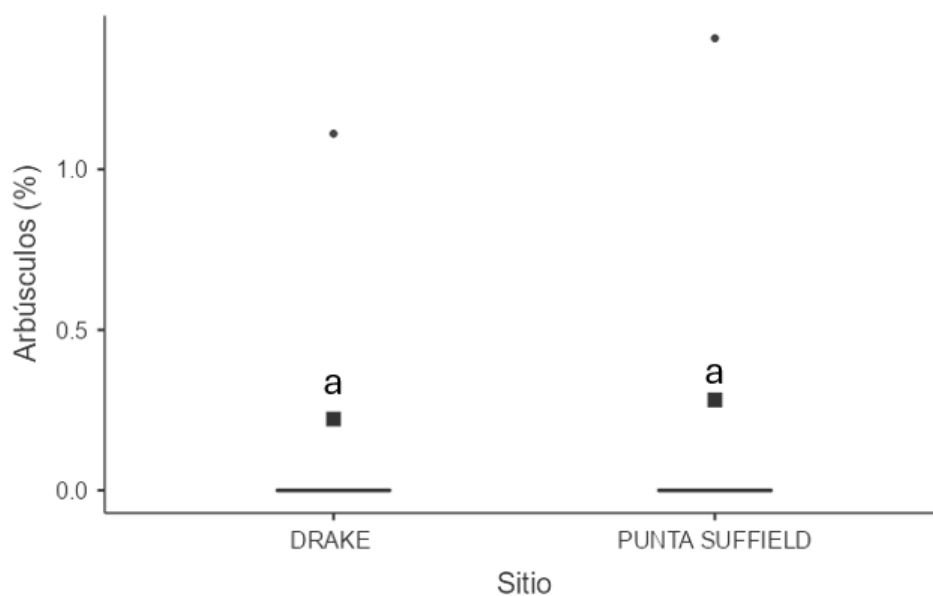
Vesículas de Deschampsia antarctica de suelos antárticos



Nota. Porcentaje de colonización de raíces de *Deschampsia antarctica* por vesículas. En los suelos con alto (Drake) y bajo contenido de fósforo disponible (Punta Suffield), se encontraron 2 ± 1 y 6 ± 1 %, respectivamente.

Figura 24

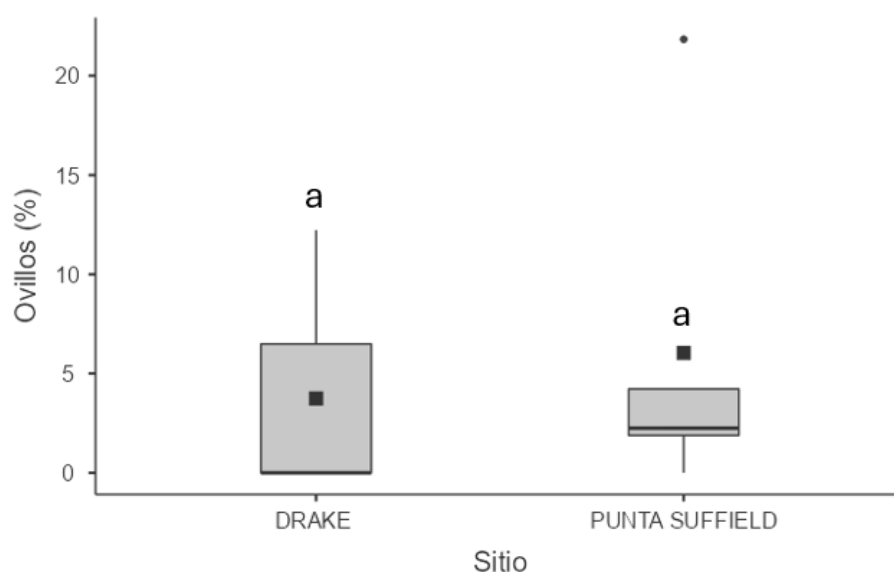
Arbúsculos de Deschampsia antarctica de suelos antárticos



Nota. Porcentaje de colonización de raíces de *Deschampsia antarctica* por arbúsculos. En los suelos con alto (Drake) y bajo contenido de fósforo disponible (Punta Suffield), se encontraron 0,23 y 0,26 %, respectivamente.

Figura 25

Ovillos de Deschampsia antarctica de suelos antárticos



Nota. Porcentaje de colonización de raíces de *Deschampsia antarctica* por ovillos. En los suelos con alto (Drake) y bajo contenido de fósforo disponible (Punta Suffield), se encontraron 4 y 6 %, respectivamente.

4.4 GLOMALINA

Los resultados sobre glomalina fácilmente extraíble (GFE) mostraron una tendencia a favor de Drake (suelos con alto contenido de P disponible o Bray), con 1,34 y 1,46 mg de glomalina/g de suelo y 1,28 y 1,13 mg en Punta Suffield en 2020 y 2021 respectivamente (Tabla 2).

Tabla 2

Cuantificación de glomalina fácilmente extraíble (GFE) en suelos antárticos

	mg glomalina/g suelo	
	2020	2021
Punta Suffield	1,28	1,13
Drake	1,34	1,46

Nota. Elaborado a partir de resultados de análisis de suelos provenientes de las campañas antárticas de verano 2020 y 2021.

4.5 BACTERIAS SOLUBILIZADORAS DE FÓSFORO EN SUELOS ANTÁRTICOS

En relación a la presencia de bacterias asociadas al P en suelos antárticos, se observó un mayor número de bacterias solubilizadoras de P (BSP) en el suelo con menor contenido de P disponible (Punta Suffield), con un promedio de $8,13 \pm 0,51$ log UFC/ g suelo, así como de bacterias heterótrofas totales aerobias (BHTA), que presentaron un promedio de $9,22 \pm 0,75$. La proporción BSP/BHTA no fue estadísticamente diferente entre los sitios ($p = 0,7962$) (Tabla 3).

Tabla 3

Resultados obtenidos de los recuentos de bacterias

Sitios	BSP (log)	BHTA (log)	% BSP/BHTA
Punta Suffield	$8,13 \pm 0,51$ a	$9,22 \pm 0,75$ a	$11,93 \pm 13,30$ a
Drake	$7,09 \pm 0,23$ b	$8,13 \pm 0,13$ b	$10,22 \pm 5,40$ a

Nota. Elaborado a partir de resultados propios de recuentos. Letras diferentes representan diferencias estadísticamente significativas entre los sitios para cada grupo de bacteria ($p < 0,05$).

5 DISCUSIÓN

Este es el primer trabajo a nivel nacional que reporta la presencia de micorrizas arbusculares y hongos septados oscuros en dos sitios de la Isla Rey Jorge, en la Antártida. A pesar de la importancia de la simbiosis micorrícica, la información sobre la evolución de esta asociación, su rol ecológico y las características biológicas de los hongos que participan en esta interacción en el continente antártico es escasa.

Este estudio tuvo como objetivo principal cuantificar las comunidades de microorganismos promotores del crecimiento vegetal involucrados en el ciclo del P en suelos de la Antártida, específicamente en la Isla Rey Jorge. En particular, se centró en la evaluación del potencial de colonización micorrícica y por DSE, en la determinación de la presencia de hongos micorrizógenos arbusculares y DSE en raíces de *Deschampsia antarctica*, la cuantificación de proteínas asociadas a la glomalina y la caracterización de las bacterias rizosféricas solubilizadoras de P, en suelos de dos sitios con contrastantes niveles de este nutriente. Los resultados obtenidos en este estudio revelan patrones interesantes que pueden aportar información sobre los mecanismos de nutrición y adaptación de las plantas en este ecosistema extremo, así como sobre la interacción entre microorganismos y plantas en suelos con baja disponibilidad de nutrientes.

5.1 POTENCIAL DE COLONIZACIÓN MICORRÍCICA Y POR HONGOS

SEPTADOS OSCUROS DE SUELOS ANTÁRTICOS

Uno de los hallazgos más relevantes de este estudio es que los suelos antárticos tienen estructuras micorrícicas y de DSE que son capaces de colonizar las raíces de la planta *Deschampsia antarctica*. En general, se observó un alto potencial de colonización micorrícica en ambos sitios, lo que sugiere que las comunidades de hongos micorrícicos pueden estar adaptadas a condiciones de baja disponibilidad de nutrientes, como las que se encuentran en la Antártida.

A pesar de que no se encontraron diferencias significativas entre los dos sitios evaluados en cuanto al porcentaje de colonización por micorrizas o por DSE, los suelos con alto contenido de P disponible (Drake) y bajo contenido de P disponible (Punta Suffield) presentaron un mayor porcentaje de colonización en comparación con el control. Este hecho refuerza la idea de que las plantas en la Antártida dependerían de asociaciones simbióticas para obtener nutrientes esenciales, como lo es el P.

Este hallazgo coincide con lo reportado por varios autores (Johnson et al., 1997; Parodi & Pezzani, 2011; Pezzani-Gutierrez et al., 2012; Urcelay et al., 2005) que sugieren que la micorrización es crucial en suelos con bajas concentraciones de P, ya que estos hongos facilitan la absorción de este nutriente a través de estructuras especializadas.

La baja aparición de estructuras típicas de HMA puede explicarse porque tanto los arbuscúlos como los ovillos son estructuras fúngicas que están presentes durante pocos días en las células de la raíz (Toth, 1992), por lo que no es frecuente encontrarlas en el interior de las células (García et al., 2016, 2019; Del Pino et al., 2021; Terra Trillo, 2021). Otro factor que determina esta baja presencia es que las interacciones micorriza-raíz son limitadas por factores abióticos, como las bajas temperaturas y la escasa humedad lo que coincide con el estudio de Barbosa et al. (2017).

5.2 COLONIZACIÓN POR HONGOS MICORRIZÓGENOS ARBUSCULARES Y SEPTADOS OSCUROS EN *DESCHAMPSIA ANTARCTICA*

La comparación de la colonización por HMA y por DSE en las raíces de *Deschampsia antarctica* reveló que, aunque ambos grupos fúngicos fueron observados en los dos sitios de estudio, las micorrizas arbusculares fueron más abundantes que los DSE. Si bien esperábamos un patrón opuesto dado que los DSE presentan un comportamiento generalista y de amplia distribución geográfica (Jumpponen & Trappe, 1998), esta gran presencia de micorrizas resalta la importancia de dicha simbiosis en la nutrición de *D. antarctica*, especialmente en un ambiente como el antártico, donde los recursos nutritivos son bajos.

Son pocos los estudios que reportan la presencia de HMA colonizando plantas de *D. antarctica*. Uno de ellos es el de Barbosa et al. (2017) el cual demuestra la existencia de este grupo de hongos en muestras de suelo y raíces de *D. antarctica* en la Isla Rey Jorge. Menciona además que los HMA están influenciados por factores bióticos como el metabolismo y fisiología de las especies de HMA y especies hospederas. Además, por factores abióticos como lo es el contenido de P, temperatura y pH, que interfieren en el proceso de colonización radicular y multiplicación de esporas.

Esto coincide con Upson et al. (2008) que determinaron que en condiciones de baja temperatura tuvieron una baja colonización micorrícica (en el entorno del 10%) en raíces de *D. antarctica* en Georgia del Sur.

Por otra parte, en el estudio de Newsham et al. (2009) se observó que, si bien las micorrizas arbusculares fueron escasas, estuvieron presentes tanto en las raíces de *Colobanthus quitensis* como de *Deschampsia antarctica*.

En este sentido, nuestros resultados también muestran valores de colonización micorrícica relativamente bajos si se compara con lo reportado en pastizales de Uruguay, por ejemplo (Del Pino et al., 2021; García et al., 2016, 2019; Parodi & Pezzani, 2011). En general, en ambientes extremos como los de la Antártida, es probable que el porcentaje de colonización micorrícica sea más bajo de lo esperado en comparación con la colonización en condiciones más favorables debido a las limitaciones ecológicas y ambientales del sistema.

Es esperable que a menor concentración de P disponible el porcentaje de colonización por HMA sea mayor (Cuadros et al., 2011; Douds et al., 1998; García et al., 2016). En este caso, si bien no se encontraron diferencias significativas entre los sitios en estudio, para la colonización total, se observó una leve tendencia a un mayor porcentaje de colonización en aquel sitio con menor contenido de P disponible. Una posible explicación a la tendencia observada del bajo porcentaje de colonización en suelos con alto P disponible como lo es Drake es que las plantas tienen un acceso más fácil al P, lo que puede reducir la necesidad de formar una simbiosis micorrícica activa. En este contexto, los hongos micorrízicos pueden ser menos numerosos o tener una menor actividad en comparación con los suelos con bajo P.

La ausencia de respuestas en la presencia de micorrizas arbusculares al tratamiento podría estar relacionada con los niveles de P disponible en el suelo de los sitios evaluados. Según la literatura, las plantas se benefician de la asociación con micorrizas arbusculares dentro de un rango de P disponible de 4 a 12 mg/kg (Parodi & Pezzani, 2011). Por encima de este rango, las plantas pueden ejercer un control sobre esta interacción simbiótica (Smith & Read, 2008). Esto se debe a que dicha interacción impone un costo energético en la planta hospedera (Gehring et al., 1997) y puede inhibirse cuando el P disponible en el suelo es alto, ya que la planta puede absorber los nutrientes por sí misma, independizándose del hongo (Blanco & Salas, 1997; Chen et al., 2014; Hetrick, 1991). En este estudio, los niveles de P disponible en los sitios seleccionados superaron el rango mencionado, lo que sugiere que las plantas podrían estar limitando la interacción o la capacidad de colonización por micorrizas, lo que se refleja en menores porcentajes de colonización. Además, la ausencia de un efecto significativo del tratamiento también podría atribuirse al reducido número de repeticiones realizadas. Un mayor número de repeticiones podría haber incrementado la capacidad de detectar diferencias significativas, permitiendo distinguir entre una simple tendencia

y un efecto real. Es importante mencionar que, debido a que la Antártida es un área protegida, no fue posible extraer un gran número de muestras.

Si bien la colonización total no mostró diferencias entre sitios, las vesículas, estructuras de almacenamiento de los HMA, sí respondieron al nivel de P disponible, determinándose una mayor presencia de vesículas en el sitio con menor disponibilidad de P. Este hallazgo, en conjunto con la tendencia a una mayor colonización total en este sitio, sugiere que la planta destinaría más energía a los HMA y estos podrían acumularla. Dado que el P es el elemento más abundante dentro de las vesículas, su acumulación en dichas estructuras sería un recurso importante para afrontar una eventual limitación de este macronutriente en el suelo (Olsson et al., 2011). Esto explicaría la mayor presencia de vesículas en condiciones de baja disponibilidad de P (Smith & Read, 2008). Además, este resultado nos habla de una mayor sensibilidad de esta variable para detectar cambios en la presencia de micorrizas en el ambiente, en respuesta a la disponibilidad de P.

Las estructuras especializadas de intercambio de sustancias, como los arbuscúlos y ovillos, aunque estuvieron presentes, fueron mínimas. Esto condice con Toth (1992) que indica que las estructuras de intercambio de los HMA son muy efímeras, por lo que es frecuente encontrar bajos porcentajes de presencia de estas estructuras (Del Pino et al., 2021; García et al., 2016, 2019; Terra Trillo, 2021).

En lo que respecta a los DSE, sí se observó una diferencia significativa en la colonización por DSE, con una mayor proporción de colonización en aquel sitio de bajo P disponible en comparación con el de alto P disponible. Este hallazgo sugiere que los hongos DSE podrían estar jugando un papel complementario en suelos con baja disponibilidad de P, ya que son conocidos por su capacidad de aumentar la adquisición de nutrientes, así como mejorar la actividad metabólica para combatir el estrés abiótico y/o biótico (Ban et al., 2012). Un estudio de Newsham et al. (2009) el cual examina las distribuciones y funciones de las micorrizas y de los DSE en las regiones polares indica que éstos últimos son más frecuentes en las raíces de las plantas que las micorrizas. Los DSE se encuentran asociados a las raíces de las plantas vasculares en los ecosistemas subantárticos, donde están ampliamente distribuidas en las familias *Poaceae*, pero también presentes en las *Caryophyllaceae*, *Juncaceae*, *Apiaceae* y *Asteraceae*. Los DSE también están presentes tanto en la Antártida marítima (donde se encuentra la Isla Rey Jorge) como en la Antártida continental. Upson et al. (2008) recientemente determinó en 14 puntos muestreados de las Islas Orcadas del Sur, Shetland del Sur (62°CS) y las Islas Leonas (67°S), la presencia de DSE en las raíces de *Deschampsia antarctica* y *Colobanthus quitensis* con hifas que ocupaban entre el 3%

y el 75% de la longitud de la raíz. Por su parte, Christie y Nicolson (1983) también encontraron que estos hongos estaban presentes en las raíces de *D. antarctica* y *C. quitensis* provenientes de las Islas Orcadas del Sur (60 °S), y en las raíces de *C. quitensis* de las Islas Livingston (62 °S) y la Isla Cuverville (64 °S). Los DSE también fueron observados en los rizoides de *Cephaloziella* (Williams et al., 1994).

Los resultados de un estudio de investigación de Oses Pedraza y Molina-Montenegro en 2014 sugieren que los hongos endófitos tienen un efecto significativo sobre el desempeño y supervivencia de las plantas antárticas en condiciones actuales, sin embargo, este efecto disminuiría con un aumento en la disponibilidad hídrica.

5.3 GLOMALINA EN SUELOS ANTÁRTICOS

Este trabajo representa el primer estudio nacional sobre evaluación de la GFE, en dos sitios cercanos a la base uruguaya en la Antártida, una proteína asociada a las hifas de los hongos micorrícicos que tiene un papel importante en la estabilización del suelo y en la retención de nutrientes.

Los valores de GFE encontrados en el presente estudio (1,28 y 1,34 mg glomalina/g suelo para 2020 y 1,13 y 1,46 mg glomalina/g suelo ^{para} el año 2021), fueron superiores a lo reportado en la bibliografía para suelos antárticos (0,007 mg/g de suelo; Hossain, 2021). Esta misma revisión sobre valores de GFE en diferentes sistemas, mostró que el contenido más bajo de glomalina en sistemas naturales se encontró en la región antártica (0,007 mg/g de suelo) mientras que el contenido más alto de glomalina se observó en la selva tropical, con valores de 13,50 mg/g de suelo.

La glomalina constituye un muy buen indicador de calidad de suelo, respondiendo a diferentes prácticas agrarias que degradan la estructura física, química y biológica del mismo. Por ejemplo, un estudio publicado por Morell et al. (2006) en el que se estudiaron 3 perfiles de suelos con diferentes manejos (suelos naturales, medianamente conservado y suelo más degradado) obtuvieron valores de GFE de 6,054, 2,11 y 2,094 µg/mL respectivamente. Los resultados obtenidos por estos autores indican que a medida que va siendo más intensa la acción antrópica, mayores serán las pérdidas en la estructura de los suelos, hasta un punto que conlleva a la degradación de estos, así como la pérdida en sus contenidos en materia orgánica, nutrientes para las plantas y población microbiana en general. En otros suelos agrícolas, se encontró que el contenido de glomalina varió entre 0,30 y 0,70 mg/g de suelo (Hossain, 2021).

En un experimento realizado por Mujica Pérez et al. (2014) en suelo Ferralítico Rojo cultivado con tomate e inoculado con *Glomus cubense* en formulación líquida, informó valores de GFE de 0,8 mg/g suelo siendo superiores al tratamiento no

inoculado. Estos valores son un poco más bajos comparados con los obtenidos por el presente estudio, lo cual indicaría que en presencia de ambientes conservados el contenido de proteínas totales relacionadas con la glomalina sería un poco más elevado.

Los bajos niveles de glomalina en suelos antárticos, comparados con ambientes de menores latitudes reflejan la limitada actividad micorrícica típica de los suelos antárticos, donde las condiciones extremas como las bajas temperaturas, la escasa materia orgánica y la limitada vegetación, afectan tanto la simbiosis micorrícica como la producción de glomalina, independientemente de los niveles de P disponible.

Si bien nuestro trabajo es exploratorio y cuenta con la limitación de no tener repeticiones, constituye una primera aproximación para evaluar diferencias en GFE entre sitios con distinta disponibilidad de P. En suelos con alto contenido de P disponible, esperábamos que la actividad de los hongos HMA sea menor, lo que debería resultar en niveles más bajos de glomalina. Esto se debe a la menor dependencia de las plantas de la simbiosis micorrícica en presencia de suficiente P disponible, lo que reduce la actividad y la producción de glomalina por parte de los hongos. Sin embargo, los resultados de este estudio contradijeron esta presunción, ya que los suelos con mayor contenido de P disponible presentaron concentraciones más altas de GFE en comparación con aquellos con menor contenido de P disponible, como en Punta Suffield. Sin embargo, estos resultados, coinciden con un estudio realizado en sistemas agrarios que reporta una relación positiva entre el P disponible y el contenido de glomalina en suelo (Šarapatka et al., 2019). Este hecho podría indicar que persiste una comunidad fúngica activa en suelos con mayor disponibilidad de este nutriente que contribuye a la generación de glomalina.

5.4 BACTERIAS RIZOSFÉRICAS SOLUBILIZADORAS DE FÓSFORO

El mayor número de BSP en el suelo antártico con menor contenido de P disponible sugiere una posible respuesta adaptativa de la comunidad microbiana para compensar la baja disponibilidad de este nutriente esencial. Las BSP tienen un papel crucial en los ecosistemas pobres en P, ya que contribuyen a la liberación de este elemento a partir de formas no disponibles, promoviendo su ciclado y la nutrición de las plantas en estos ambientes extremos.

Las BHTA, al presentar un mayor número en aquel sitio con bajo P disponible (Punta Suffield), indican una presencia microbiana general elevada, posiblemente debido a condiciones ambientales que favorecen la heterotrofía, como la presencia de materia orgánica disponible. La abundancia de BHTA puede estar asociada con el mantenimiento de las funciones básicas del ecosistema, incluyendo la descomposición

de materia orgánica y la formación de microhábitats que favorecen a otras especies microbianas, como las BSP.

El hecho de que la proporción BSP/BHTA no varíe significativamente entre los sitios ($p = 0,7962$) indica una relación estable y consistente entre estas comunidades bacterianas, independientemente de las condiciones locales. Esto podría deberse a que ambas cumplen roles complementarios en la dinámica del ecosistema, con las BSP actuando en la solubilización de P y las BHTA en la descomposición de materia orgánica, manteniendo un equilibrio funcional.

Los resultados del trabajo de investigación de Azziz et al. (2012) en el cual caracterizan la abundancia y diversidad de las BSP en suelos bajo rotaciones cultivo-pastura reportan que las BHTA están en el entorno de $3,4 \times 10^7$ UFC/g suelo seco mientras que las BSP rondan en promedio en $3,1 \times 10^6$ UFC/g suelo seco siendo significativamente mayor en suelos de pradera natural y pradera permanente que en cultivo continuo. Los valores obtenidos en suelos antárticos son mayores para ambos grupos bacterianos. El porcentaje de BSP en relación con el total de bacterias heterotróficas osciló entre 0,18 y 13,13 % en la investigación de Azziz et al. (2012), mientras que, los valores obtenidos en los suelos antárticos estudiados rondan el 10,24 y 11,93 %, encontrándose en el rango reportado.

Las diferencias entre ambos estudios pueden deberse a que las condiciones edafoclimáticas y las poblaciones vegetales son distintas, viéndose afectada la diversidad y abundancia de bacterias. Además, cabe destacar que se tratan de distintos suelos, con diferentes niveles de P disponible.

En el estudio de Vera-Morales et al. (2024) en el cual analizan bacterias aisladas de suelos antárticos encuentran que una gran proporción de las bacterias solubilizan P, destacándose la importancia de este mecanismo en estos ambientes extremos.

En general, los resultados destacan la importancia de las interacciones microbianas en la regulación de la funcionalidad de los suelos en ambientes extremos y subrayan la necesidad de conservar estas comunidades, dado su papel en el mantenimiento de los ecosistemas antárticos.

En particular, las bacterias rizosféricas cumplen un rol esencial en la nutrición vegetal en los ecosistemas de la Antártida, particularmente en suelos que presentan niveles limitados de P disponible. Las BSP podrían ser un componente esencial del ciclo del P en estos ecosistemas, ayudando a las plantas a acceder a fuentes de P no disponibles y favoreciendo su desarrollo.

Este estudio pone de manifiesto la capacidad de las comunidades fúngicas y las bacterias solubilizadoras de P para adaptarse a los suelos antárticos, un entorno donde las condiciones son extremas.

5.5 APORTES DE ESTE ESTUDIO PARA LA CIENCIA ANTÁRTICA URUGUAYA

Este estudio representa una valiosa contribución al entendimiento del ciclo del P y las comunidades microbianas asociada a dicho ciclo en la Antártida, reforzando el compromiso de Uruguay con la investigación antártica y su política exterior de protección ambiental. Además, contribuye a posicionar al país como un actor relevante en la ciencia antártica, abriendo oportunidades para la cooperación internacional y el desarrollo de aplicaciones biotecnológicas.

La investigación de microorganismos en condiciones ambientales extremas proporciona conocimientos cruciales sobre su papel en la fertilidad del suelo, lo que puede inspirar estrategias de conservación y reducir el impacto humano en ecosistemas vulnerables. Asimismo, estos estudios generan modelos aplicables a suelos degradados o afectados por el cambio climático, destacando su potencial como biofertilizantes en entornos pobres en nutrientes.

Los resultados obtenidos podrían representar oportunidades para la innovación en agricultura y biotecnología, permitiendo desarrollar soluciones sostenibles a los retos ambientales y económicos del país. Esto también contribuye a fortalecer la proyección científica de Uruguay en la región, consolidando su capacidad para liderar iniciativas en estas áreas estratégicas.

Si se consideran aplicaciones biotecnológicas, las BSP y los hongos micorrizógenos antárticos podrían tener potencial en la mejora de la fertilidad en otros suelos pobres en P, en particular en condiciones de baja temperatura.

6 CONCLUSIONES

El presente estudio confirmó la presencia de micorrizas arbusculares, hongos septados oscuros y bacterias solubilizadoras de fósforo en los ecosistemas de la Antártida, donde existen escasos reportes previos.

Los suelos antárticos estudiados tienen poblaciones de hongos formadores de micorrizas y de septados oscuros, que representan el potencial para las plantas de ser micorrizadas o de ser colonizados por dichos grupos de hongos. En el interior de las raíces de *D. antarctica* se observaron estructuras características de los hongos micorrizógenos especializadas para la reserva y el intercambio de nutrientes como vesículas, ovillos y arbusculos, indicando una interacción planta – hongo activa que podría tener un papel clave en la sobrevivencia de dicha gramínea en este ambiente extremo.

Se encontró una mayor población de bacterias solubilizadoras de fósforo en aquel suelo que presentaba menor contenido de fósforo disponible, así como también de bacterias heterótrofas totales aerobias. Estos grupos bacterianos desempeñan un papel crucial en la solubilización del fósforo insoluble, haciéndolo disponible para la absorción por las plantas, lo que favorece su crecimiento y productividad.

Este estudio destaca la importancia de las micorrizas, los hongos DSE y de las BSP en la ecología de suelos antárticos, mostrando que, a pesar de las limitaciones en los nutrientes presentes en el suelo y de las condiciones extremas para la vida, estos microorganismos pueden tener un impacto positivo en la supervivencia de las plantas y la estabilización de los suelos.

Se resalta la necesidad de continuar realizando estudios que permitan comprender mejor las interacciones de las plantas con los microorganismos en la Antártida, en particular con microorganismos promotores del crecimiento vegetal para profundizar en el conocimiento de los efectos sobre el desempeño vegetal.

7 REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abilleira, C. (2013). El Uruguay en la Antártida. *Boletín del Centro Naval*, 131(836), 249-252. <https://www.centronaval.org.ar/boletin/BCN836/BCN-836.pdf>
- Abruza, C. (2013). El Tratado Antártico y su sistema. *Boletín del Centro Naval*, 131(836), 135-142. <https://www.centronaval.org.ar/boletin/BCN836/BCN-836.pdf>
- Abyzov, S. S., Bobin, N. E., & Koudriashov, B. B. (1979). Microbiological flora as a function of ice depth in central Antarctica. En R. Holmquist (Ed.), *Life Sciences and Space Research* (pp. 99-103). Pergamon.
- Adams, F., Reddell, P., Webb, M. J., & Shipton, W. A. (2006). Arbuscular mycorrhizas and ecto-mycorrhizas on *Eucalyptus grandis* (Myrtaceae) trees and seedlings in native forests of tropical north-eastern Australia. *Australian Journal of Botany*, 54(3), 271-281.
- Addy, H. D., Piercey, M. M., & Currah, R. S. (2005). Microfungal endophytes in roots. *Canadian Journal of Botany*, 83(1), 1-13.
- Agenda País (2018, 24 de septiembre). Planta antártica promete combatir el cáncer colorrectal. *El Mostrador*. <https://www.elmostrador.cl/agenda-pais/vida-en-linea/vida-destacados/2018/09/24/planta-antartica-promete-combatir-el-cancer-colorrectal/>
- Aguilar-Trigueros, C. A., Hempel, S., Powell, J. R., Cornwell, W. K., & Rillig, M. C. (2019). Bridging reproductive and microbial ecology: A case study in arbuscular mycorrhizal fungi. *The ISME Journal*, 13(4), 873-884.
- Aguilera Gómez, L. I., Olalde Portugal, V., Arriaga, M. R., & Contreras Alonso, R. (2007). Micorrizas arbusculares. *Ciencia ergo-sum*, 14(3), 300-306. <https://www.redalyc.org/pdf/104/10414307.pdf>
- Aislabie, J. M., Chhour, K.-L., Saul, D. J., Miyauchi, S., Ayton, J., Paetzold, R. F., & Balks, M. R. (2006). Dominant bacteria in soils of Marble Point and Wright Valley, Victoria Land, Antarctica. *Soil Biology and Biochemistry*, 38(10), 3041-3056. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2006.02.018>
- Alam, S., Khalil, S., Ayub, N., & Rashid, M. (2002). In vitro solubilization of inorganic phosphate by phosphate solubilizing microorganisms (PSM) from maize rhizosphere. *International Journal of Agriculture and Biology*, 4(4), 454-458.

- Alberdi, M., Bravo, L. A., Corcuera, L. J., & Cabrera, H. M. (2004). Ecofisiología de las plantas antárticas. En H. Marino Cabrera (Ed.), *Fisiología ecológica en plantas: Mecanismos y respuestas al estrés en los ecosistemas* (pp. 249-265). Ediciones Universitarias de Valparaíso.
- Albornoz, F. E., Lambers, H., Turner, B. L., Teste, F. P., & Laliberté, É. (2016). Shifts in symbiotic associations in plants capable of forming multiple root symbioses across a long-term soil chronosequence. *Ecology and Evolution*, 6(8), 2368-2377. <https://doi.org/10.1002/ece3.2000>
- Allen, M. F. (1991). *The ecology of mycorrhizae*. Cambridge University Press.
- Altier, N., Abreo, E., Beyhaut, E., Garaycochea, S., Torres, P., Cerecetto, V., Martín, N., Cuitiño, M. J., Crispo, M., Arévalo, A. P., Rego, N., Arrospide, G., Lage, M., & Sundberg, G. (2020). Desarrollo de un biofertilizante microbiano para aumentar la disponibilidad de fósforo en el cultivo de soja: Sustentabilidad. *Revista INIA*, (62), 95-100. <http://www.ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/14723/1/Revista-INIA-62-Setiembre-2020-p-95-100.pdf>
- Araneda, C., Fernández, J. M., Oliva, M., Palfner, G., & Casanova-Katny, A. (2021). Diversidad de musgos en comunidades vegetales asociadas a una pingüinera en la Isla Decepción, Antártica marítima. *Gayana. Botánica*, 78(1), 56-64.
- Arias Mota, R. M., De la Cruz Elizondo, Y., & Rodríguez Yon, Y. (2022). Caracterización de proteínas del suelo relacionadas con las fracciones de glomalina en cafetales bajo sombra en Veracruz. *Alianzas y Tendencias BUAP*, 7(26), 42-58. <https://doi.org/10.5281/zenodo.6662469>
- Azziz, G., Bajsa, N., Haghjou, T., Taulé, C., Valverde, Á., Igual, J. M., & Arias, A. (2012). Abundance, diversity and prospecting of culturable phosphate solubilizing bacteria on soils under crop–pasture rotations in a no-tillage regime in Uruguay. *Applied Soil Ecology*, 61, 320-326.
- Báez-Pérez, A., González-Chávez, M. C., Etchevers-Barra, J. D., Prat, C., & Hidalgo-Moreno, C. (2010). Glomalina y secuestro de Carbono en tepetates cultivados. *Agrociencia*, 44(5), 517-529.
- Ban, Y., Tang, M., Chen, H., Xu, Z., Zhang, H., & Yang, Y. (2012). The response of dark septate endophytes (DSE) to heavy metals in pure culture. *PLoS ONE*, 7(10), Artículo e47968. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0047968>

- Barbosa, M. V., Pereira, E. A., Cury, J. C., & Carneiro, M. A. (2017). Occurrence of arbuscular mycorrhizal fungi on King George Island, South Shetland Islands, Antarctica. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 89(3), 1737-1743.
- Bardgett, R. D., Leemans, D. K., Cook, R., & Hobbs, P. J. (1997). Seasonality of the soil biota of grazed and ungrazed hill grasslands. *Soil Biology and Biochemistry*, 29(8), 1285-1294.
- Bardgett, R. D., & Van Der Putten, W. H. (2014). Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature*, 515, 505-511.
<https://doi.org/10.1038/nature13855>
- Barresi, O. L. (2020). *Utilización de hongos endófitos septados oscuros (DSE) en la solubilización de fosfatos en suelos con distintas características físicoquímicas* [Tesis de maestría]. Universidad de Buenos Aires.
- Barrientos-Díaz, L., Gidekel, M., & Gutiérrez-Moraga, A. (2008). Characterization of rhizospheric bacteria isolated from *Deschampsia antarctica* Desv. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 24, 2289-2296.
<https://doi.org/10.1007/s11274-008-9743-1>
- Bayuelo-Jiménez, J. S., Ochoa, I., Pérez-Decelis, V. A., Magdaleno-Armas, M., & Cárdenas-Navarro, R. (2012). Eficiencia a fósforo en germoplasma de maíz de la Meseta P'urhépecha en etapa de plántula. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 35(3), 199-208.
- Beltrán-Pineda, M. E. (2014). Bacterias solubilizadoras de fosfato con potencial biofertilizante en suelos cultivados con papa (*Solanum tuberosum*). *Agronomía*, 22(2), 7-20.
- Benavent, A. (2018). *El ciclo del nitrógeno en la región subantártica chilena y la Antártida marítima: Principales factores ambientales que intervienen en su regulación* [Disertación doctoral]. Universidad Complutense de Madrid.
- Bernabe Garcia, C. T. (2021). *Efecto de cobertores vegetales en las propiedades edáficas y la producción de Citrus reticulata variedad Dancy en Chanchamayo* [Trabajo final de grado, Universidad Nacional del Centro del Perú]. Repositorio Institucional de la UNCP.
https://repositorio.uncp.edu.pe/bitstream/handle/20.500.12894/9265/T010_73221735_T.pdf?sequence=1&isAllowed=y
- Biorender. (2024, 10 de setiembre). [Software]. <https://www.biorender.com/>

- Blanco, F., & Salas, E. (1997). Micorrizas en la agricultura: Contexto mundial e investigación realizada en Costa Rica. *Agronomía Costarricense*, 21(1), 55-67.
- Bloemberg, G. V., & Lugtenberg, B. J. (2001). Molecular basis of plant growth promotion and biocontrol by rhizobacteria. *Current Opinion in Plant Biology*, 4(4), 343-350.
- Bockheim, J. G. (2015). Soil-forming factors in Antarctica. En J. G. Bockheim (Ed.), *The soils of Antarctica* (pp. 5-20). Springer.
- Bonfim, J. A., Vasconcellos, R. L. F., Baldesin, L. F., Sieber, T. N., & Cardoso, E. J. B. N. (2016). Dark septate endophytic fungi of native plants along an altitudinal gradient in the Brazilian Atlantic forest. *Fungal Ecology*, 20, 202-210. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2016.01.008>
- Bonser, A. M., Lynch, J., & Snapp, S. (1996). Effect of phosphorus deficiency on growth angle of basal roots in *Phaseolus vulgaris*. *New Phytologist*, 132(2), 281-288.
- Borie, F., Rubio, R., Rouanet, J. L., Morales, A., Borie, G., & Rojas, C. (2006). Effects of tillage systems on soil characteristics, glomalin and mycorrhizal propagules in a Chilean Ultisol. *Soil and Tillage Research*, 88(1-2), 253-261.
- Bozinovic, F., & Cavieres, L. A. (Eds.). (2020). *El cambio climático y la biología funcional de los organismos*. Ediciones UC.
- Bradford, M. M. (1976). A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, 72(1-2), 248-254. [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(76\)90527-3](https://doi.org/10.1016/0003-2697(76)90527-3)
- Brancatti, G. (2019). *Flora fósil de la Formación Fossil Hill, Isla Rey Jorge, Eoceno, Península Antártica* [Trabajo final de grado, Universidad de la República]. Colibri. <https://www.colibri.udelar.edu.uy/jspui/bitstream/20.500.12008/23781/1/uy24-19705.pdf>
- Bravo Hernández, Z., Escalante Avila, M., & Rodríguez Alfaro, R. M. (2024). *El poder invisible de las micorrizas* [Tesis de maestría, Universidad Autónoma de Puebla]. Zenodo. <https://doi.org/10.5281/zenodo.11124228>

- Bridge, P. D., Newsham, K. K., & Denton, G. J. (2008). Snow mould caused by a *Pythium* sp.: A potential vascular plant pathogen in the maritime Antarctic. *Plant Pathology*, 57(6), 1066-1072.
- Brundrett, M. (1991). Mycorrhizas in natural ecosystems. En M. Begon, A. H. Fitter, & A. Macfadyen (Eds.), *Advances in ecological research* (pp. 171-313). Academic Press.
- Brundrett, M. (2004). Diversity and classification of mycorrhizal associations. *Biological Reviews*, 79(3), 473-495.
- Brundrett, M., Bougher, N., Dell, B., Grove, T., & Malajczuk, N. (1996). *Working with mycorrhizas in forestry and agriculture*. Australian Centre for International Agricultural Research.
- Brundrett, M., & Tedersoo, L. (2018). Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. *New Phytologist*, 220(4), 1108-1115. <https://doi.org/10.1111/nph.14976>
- Brundrett, M. C. (2002). Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytologist*, 154(2), 275-304. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00397.x>
- Bryla, D. R., & Koide, R. T. (1998). Mycorrhizal response of two tomato genotypes relates to their ability to acquire and utilize phosphorus. *Annals of Botany*, 82(6), 849-857. <https://doi.org/10.1006/anbo.1998.0768>
- Callejas, M. (2008). *Análisis del gen 16S ADNr de cianobacterias en una comunidad microbiana presente en suelos de la Isla Rey Jorge, Antártida Marítima* [Trabajo final de grado, Universidad de la República]. Colibri. <https://www.colibri.udelar.edu.uy/jspui/bitstream/20.500.12008/19144/1/uy24-12673.pdf>
- Callejas, M. (2011). *Caracterización ecofisiológica de matas microbianas denominadas por cianobacterias en suelos de la isla Rey Jorge: Antártida Marítima* [Tesis de maestría, Universidad de la República]. Colibri. <https://www.colibri.udelar.edu.uy/jspui/handle/20.500.12008/4125>
- Camiletti, F. E., & Marban, R. (2018). *Aptitud de tres rocas argentinas como fertilizantes fosforados para aplicación directa* [Trabajo final de grado, Universidad Nacional de La Plata]. Repositorio Institucional de la UNLP.

https://sedici.unlp.edu.ar/bitstream/handle/10915/67833/Documento_completo.pdf?sequence=1&isAllowed=y

- Casanova-Katny, M., & Cavieres, L. A. (2012). Antarctic moss carpets facilitate growth of *Deschampsia antarctica* but not its survival. *Polar Biology*, 35, 1869-1878.
- Cavieres, L. A., Sáez, P., Sanhueza, C., Sierra-Almeida, A., Rabert, C., Corcuera, L. J., Alberdi, M., & Bravo, L. A. (2016). Ecophysiological traits of Antarctic vascular plants: Their importance in the responses to climate change. *Plant Ecology*, 217, 343-358. <https://doi.org/10.1007/s11258-016-0585-x>
- Chávez Pasco, G. S., Villanueva Aguilar, C. E., Zevallos Bueno, R. Y., & León Zuloeta, R. (2022). Eficiencia biodegradativa de cianuro por *pseudomonas* sp. *REBIOL*, 42(2), 85-90.
- Chen, Y. L., Zhang, X., Ye, J. S., Han, H. Y., Wan, S. Q., & Chen, B. D. (2014). Six-year fertilization modifies the biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi in a temperate steppe in Inner Mongolia. *Soil Biology and Biochemistry*, 69, 371-381.
- Chiapella, J. (2007). A molecular phylogenetic study of *Deschampsia* (Poaceae: Aveneae) inferred from nuclear ITS and plastid trnL sequence data: support for the recognition of *Avenella* and *Vahlodea*. *Taxon*, 56(1), 55-64.
- Chong, C. W., Dunn, M. J., Convey, P., Tan, G. A., Wong, R. C., & Tan, I. K. (2009). Environmental influences on bacterial diversity of soils on Signy Island, maritime Antarctic. *Polar Biology*, 32, 1571-1582.
- Christie, P., & Nicolson, T. H. (1983). Are mycorrhizas absent from the Antarctic? *Transactions of the British Mycological Society*, 80(3), 557-560.
- Chuang, C. C., Kuo, Y. L., Chao, C. C., & Chao, W. L. (2007). Solubilization of inorganic phosphates and plant growth promotion by *Aspergillus niger*. *Biology and Fertility of Soils*, 43, 575-584.
- Commatteo, J. G., Barbieri, P. A., Corral, R. A., & Covacevich, F. (2023). The potential of glomalin-related soil proteins as a sensitive indicator of changes in different cropping systems in the Argentine Pampas. *Environmental Sustainability*, 6(2), 183-194.
- Convey, P. (2003). Maritime Antarctic climate change: Signals from terrestrial biology. *Antarctic Research Series*, 79, 145-158.

- Convey, P., Bindschadler, R., Di Prisco, G., Fahrbach, E., Gutt, J., Hodgson, D. A., Mayewski, P. A., Summerhayes, C. P., & Turner, J. (2009). Antarctic climate change and the environment. *Antarctic Science*, 21(6), 541-563.
<https://doi.org/10.1017/S0954102009990642>
- Cuadros, G. A., Gómez, R., & Rodríguez, N. F. (2011). Asociación simbiótica entre hongos micorrícicos arbusculares y el sistema radicular de plántulas de cacao (*Theobroma cacao* L.): Efecto de la formononetina y la disponibilidad de fósforo en el suelo. *Ciencia & Tecnología Agropecuaria*, 12(1), 77-85.
- Cuenca, G., Cáceres, A., Oirdobro, G., Hasmy, Z., & Urdaneta, C. (2007). Las micorrizas arbusculares como alternativa para una agricultura sustentable en áreas tropicales. *Interciencia*, 32(1), 23-29.
- Dar, G. H. (2009). *Soil microbiology and biochemistry*. Academic Press.
- Del Pino, A., Lezama, F., Pezzani, F., & Parodi, G. (2021). Persistencia de efectos a largo plazo de la fertilización fosfatada y la introducción de leguminosas en pastizales del Uruguay. *AgriScientia*, 38(1-2), 99-109.
<https://revistas.unc.edu.ar/index.php/agris/article/view/26856/34001>
- Del Pino Machado, A. S., Inchausti Firpi, P., Lambers, J. T., Moyna Borthagaray, G., Speranza Gastaldi, P. R., & Teste, F. P. (2022). *Informe final del proyecto: Diversidad vegetal en pasturas naturales: El rol de la facilitación de la adquisición de nutrientes en la determinación de la estructura de las comunidades vegetales*. ANII.
https://redi.anii.org.uy/jspui/bitstream/20.500.12381/622/1/Informe_final_publicable_FCE_1_2017_1_136565.pdf
- Della Monica, C. N., Saparrat, M. T., Godeas, A. M., & Scervino, J. M. (2015). The co-existence between DSE and AMF symbionts affects plant P pools through P mineralization and solubilization processes. *Fungal Ecology*, 17, 10-17.
<https://doi.org/10.1016/j.funeco.2015.04.004>
- Dickson, S., Smith, F. A., & Smith, S. E. (2007). Structural differences in arbuscular mycorrhizal symbioses: More than 100 years after Gallaud, where next? *Mycorrhiza*, 17, 375-393.
- Douds, D. D., Jr., Galvez, L., Bécard, G., & Kapulnik, Y. (1998). Regulation of arbuscular mycorrhizal development by plant host and fungus species in alfalfa. *New Phytologist*, 138(1), 27-35.

- Ellis, R. J., Morgan, P., Weightman, A. J., & Fry, J. C. (2003). Cultivation-dependent and-independent approaches for determining bacterial diversity in heavy-metal-contaminated soil. *Applied and Environmental Microbiology*, 69(6), 3223-3230.
- Falkengren-Grerup, U. (1995). Interspecies differences in the preference of ammonium and nitrate in vascular plants. *Oecologia*, 102(3), 305-311.
- Fasanella, M., Premoli, A. C., Urdampilleta, J. D., González, M. L., & Chiapella, J. O. (2017). How did a grass reach Antarctica? The Patagonian connection of *Deschampsia antarctica* (Poaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 185(4), 511-524. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/box070>
- Fernández, L. A., Zalba, P., Gómez, M. A., & Sagardoy, M. A. (2005). Bacterias solubilizadoras de fosfato inorgánico aisladas de suelos de la región sojera. *Ciencia del Suelo*, 23(1), 31-37.
- Fernández-Marcos, M. (2011). Contaminación con fósforo procedente de la fertilización orgánica de suelos agrícolas. En M. E. López Mosquera & M. J. Sainz Osés (Coords.), *Gestión de residuos orgánicos de uso agrícola* (pp. 25-31). Universidad de Santiago de Compostela. https://www.researchgate.net/publication/230688083_Contaminacion_por_fosforo_procedente_de_la_fertilizacion_organica_de_suelos_agricolas
- Fin del Mundo. (s.f.). *Pasto antártico: Poaceae / Monocotiledóneas / Deschampsia antarctica*. <https://findelmundo.tur.ar/es/guia-campo/404>
- Fontes, W. (2013). *Instituto Antártico Uruguayo*. Centro de Fotografía de Montevideo. <https://cdf.montevideo.gub.uy/exposicion/instituto-antartico-uruguayo#>
- Frioni, L. (2006). *Microbiología: Básica, ambiental y agrícola*. Universidad de la República.
- Galván, G. A., Parádi, I., Burger, K., Baar, J., Kuyper, T. W., Scholten, O. E., & Kik, C. (2009). Molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in onion roots from organic and conventional farming systems in the Netherlands. *Mycorrhiza*, 19(5), 317-328. <https://doi.org/10.1007/s00572-009-0237-2>
- García, C., Franco, M. A., Quintero, J., & Rao, I. M. (Comps.). (2000). *Catálogo de cepas de micorrizas arbusculares*. CIAT. <https://hdl.handle.net/10568/69996>

- García, S., Pezzani, F., Lezama, F., & Paruelo, J. M. (2019). Los componentes del pastoreo afectan de forma diferencial las micorrizas en *Paspalum dilatatum* Poir. *Ecología Austral*, 29(2), 164-173.
- García, S., Pezzani, F., Rodríguez, A., & Del Pino, A. (2016). Micorrizas en pastos nativos: Efecto a largo plazo de la fertilización con fosfato. *Agrociencia (Uruguay)*, 20(1), 7-16.
http://www.scielo.edu.uy/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S2301-15482016000100002&lng=es&tlng=es
- García Sancho, L. (2020). La vegetación antártica, centinela del cambio climático. *Anales de la Real Academia Nacional de Farmacia*, 86(4), 269-280.
<https://pesquisa.bvsalud.org/portal/resource/pt/ibc-199661>
- Gehring, C. A., Cobb, N. S., & Whitham, T. G. (1997). Three-way interactions among ectomycorrhizal mutualists, scale insects, and resistant and susceptible pinyon pines. *The American Naturalist*, 149(5), 824-841.
- Gielwanowska, I., Szczuka, E., Bednara, J., & Górecki, R. (2005). Anatomical features and ultrastructure of *Deschampsia antarctica* (Poaceae) leaves from different growing habitats. *Annals of Botany*, 96(6), 1109-1119.
<https://doi.org/10.1093/aob/mci262>
- González, M. L., Urdampilleta, J. D., Fasanella, M., Premoli, A. C., & Chiapella, J. O. (2016). Distribution of rDNA and polyploidy in *Deschampsia antarctica* E. Desv. in Antarctic and Patagonic populations. *Polar Biology*, 39(9), 1663-1677. <https://doi.org/10.1007/s00300-016-1890-5>
- González Pombo, A. (2014). *Identificación molecular y métodos de conservación de levaduras y hongos filamentosos de muestras provenientes de Antártida* [Trabajo final de grado, Universidad de la República]. Colibri.
<https://www.colibri.udelar.edu.uy/jspui/bitstream/20.500.12008/5067/1/uy24-17012.pdf>
- Google. (2024). [Isla Rey Jorge, Antártida. Mapa]. Recuperado el 31 de marzo de 2024, de https://www.google.com/maps/place/Isla+Rey+Jorge/@-61.3415451,-63.9177998,6z/data=!3m1!4b1!4m6!3m5!1s0xabc738f0dffd7975:0x759c74baf566d71!8m2!3d-61.988194!4d-58.0196042!16zL20vMDJ4M3Rf?hl=es&entry=tту&g_ep=EgoyMDI0MTIxMS4wLXkxMDS0ASAFQAw%3D%3D

- Green, T. G. A., & Broady, P. A. (2001). Biological soil crusts of Antarctica. En J. Belnap & O. L. Lange (Eds.), *Biological soil crusts: Structure, function, and Management* (pp. 133-139). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-56475-8_11
- Grimoldi, A. A., Cavagnaro, R. A., Kavanová, M., Lattanzi, F., & Schnyder, H. (2020). Efectos de la inoculación con micorrizas arbusculares en el crecimiento post-defoliación de raigrás perenne. *Revista Argentina de Producción Animal*, 40(Supl. 1), 42.
<http://www.ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/15524/1/Revista-Argentina-de-Produccion-Animal-2020.v.40.supl.1.PP-4.p.42.pdf>
- Grimoldi, A. A., Kavanová, M., Lattanzi, F. A., & Schnyder, H. (2005). Phosphorus nutrition-mediated effects of arbuscular mycorrhiza on leaf morphology and carbon allocation in perennial ryegrass. *New Phytologist*, 168(2), 435-444.
- Grümberg, B., Conforto, C., Rovea, A., Boxler, M., March, G., Luna, C., Meriles, J., & Vargas Gil, S. (2010). La glomalina y su relación con la productividad del cultivo de maíz. *Informaciones Agronómicas del Cono Sur*, (47), 23-25.
- Guadarrama Chávez, P., Gallen, I. S., Álvarez-Sánchez, J., & Ramos Zapata, J. (2004). Hongos y plantas: Beneficios a diferentes escalas a micorrizas arbusculares. *Ciencias*, 73, 38-45.
<https://www.revistacienciasunam.com/images/stories/Articles/73/CNS07304.pdf>
- Gueçaimburu, J. M., Vázquez, J. M., Tancredi, F., Reposo, G. P., Rojo, V., Martínez, M., & Introcaso, R. M. (2019). Evolución del fósforo disponible a distintos niveles de compactación por tráfico agrícola en un argiudol típico. *Chilean Journal of Agricultural & Animal Sciences*, 35(1), 81-89.
- Guerrero Ariza, D. A. (2015). *Relación entre la colonización por hongos septados oscuros, hongos micorrícicos arbusculares y factores edáficos presentes en cultivos de banano (Musa paradisiaca L.)* [Trabajo final de grado, Corporación Universitaria Minuto de Dios]. Repositorio de la Corporación Universitaria Minuto de Dios.
<https://repository.uniminuto.edu/server/api/core/bitstreams/b07ec118-7b91-4bdc-887b-21e5a0a7088e/content>
- Guzmán Estrada, E. A. (2012). *Aislamiento y Caracterización de Bacterias Solubilizadoras de Fósforo a partir de cuatro suelos de la provincia de*

Chimborazo [Trabajo final de grado, Escuela Superior Politécnica de Chimborazo]. Tesis ESPOCH.

<http://dspace.esPOCH.edu.ec/bitstream/123456789/1827/1/13T0728%20.pdf>

- Gyaneshwar, P., Kumar, G. N., Parekh, L. J., & Poole, P. S. (2002). Role of soil microorganisms in improving phosphorus nutrition of plants. *Plant and Soil*, 245, 83-93. <https://doi.org/10.1023/A:1020663916259>
- Haas, D., & Défago, G. (2005). Biological control of soil-borne pathogens by fluorescent pseudomonads. *Nature Reviews Microbiology*, 3(4), 307-319.
- Handelsman, J., & Stabb, E. V. (1996). Biocontrol of soilborne plant pathogens. *The Plant Cell*, 8(10), 1855-1869. <https://doi.org/10.1105/tpc.8.10.1855>
- Harper, C. J., Taylor, T. N., Krings, M., & Taylor, E. L. (2015). Arbuscular mycorrhizal fungi in a voltzialean conifer from the Triassic of Antarctica. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 215, 76-84.
- Hawkes, C. V., & Keitt, T. H. (2015). Resilience vs. historical contingency in microbial responses to environmental change. *Ecology Letters*, 18(7), 612-625. <https://doi.org/10.1111/ele.12451>
- Hawkesford, M. J., Horst, W., Kichey, T., Lambers, H., Schjoerring, J., Skrumsager Møller, I., & White, P. (2012). Functions of macronutrients. En P. Marschner (Ed.), *Marschner's mineral nutrition of higher plants* (3rd ed., pp. 135-189). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384905-2.00006-6>
- Hayes, P. E., Turner, B. L., Lambers, H., & Laliberté, É. (2013). Foliar nutrient concentrations and resorption efficiency in plants of contrasting nutrient-acquisition strategies along a 2-million-year dune chronosequence. *Journal of Ecology*, 102(2), 396-410. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12196>
- Helgason, T., & Fitter, A. H. (2009). Natural selection and the evolutionary ecology of the arbuscular mycorrhizal fungi (Phylum Glomeromycota). *Journal of Experimental Botany*, 60(9), 2465-2480.
- Hetrick, B. A. D. (1991). Mycorrhizas and root architecture. *Experientia*, 47, 355-362.
- Hiiesalu, I., Pärtel, M., Davison, J., Gerhold, P., Metsis, M., Moora, M., Öpik, M., Vasar, M., Zobel, M., & Wilson, S. D. (2014). Species richness of arbuscular mycorrhizal fungi: Associations with grassland plant richness and biomass. *New Phytologist*, 201(1), 233-244. <https://doi.org/10.1111/nph.12765>

- Hossain, M. B. (2021). Glomalin and contribution of glomalin to carbon sequestration in soil: A review. *Turkish Journal of Agriculture-Food Science and Technology*, 9(1), 191-196.
- Iannuzzi Fierro, S. D. (2018). *Cuantificación de genes relacionados con procesos claves del ciclo del nitrógeno en suelos antárticos con influencia de asentamientos animales* [Tesis de maestría, Universidad de Chile]. Repositorio académico de la Universidad de Chile.
<https://repositorio.uchile.cl/bitstream/handle/2250/172775/Cuantificacion-de-genes-relacionados-con-procesos-claves-del-ciclo-del-nitrogeno-en-suelos-antarticos.pdf?sequence=1&isAllowed=y>
- Igual, J. M., Valverde, Á., Cervantes, E., & Velázquez, E. (2001). Phosphate-solubilizing bacteria as inoculants for agriculture: Use of updated molecular techniques in their study. *Agronomie*, 21(6-7), 561-568.
<https://doi.org/10.1051/agro:2001145>
- Instituto Antártico Chileno. (s.f.). *Sistema del Tratado Antártico*.
<https://www.inach.cl/ciencia-antartica/tratado-antartico/>
- Investigan una planta antártica que actúa sobre el cáncer*. (2018, 25 de setiembre) Hepatitis 2000. <https://hepatitis2000.org/investigan-una-planta-antartica-que-actua-sobre-el-cancer/>
- Isla Rey Jorge. (2023). En *Wikipedia*.
https://es.wikipedia.org/wiki/Isla_Rey_Jorge#/media/Archivo:King_George_Island_map-es.svg
- Johnson, M. J., Lee, K. Y., & Scow, K. M. (2003). DNA fingerprinting reveals links among agricultural crops, soil properties, and the composition of soil microbial communities. *Geoderma*, 114(3-4), 279-303.
- Johnson, N. C., Graham, J. H., & Smith, F. A. (1997). Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum. *The New Phytologist*, 135(4), 575-585.
- Jumpponen, A. R. I., & Trappe, J. M. (1998). Dark septate endophytes: A review of facultative biotrophic root-colonizing fungi. *New Phytologist*, 140(2), 295-310.
- Jungk, A. (2001). Root hairs and the acquisition of plant nutrients from soil. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 164(2), 121-129.

- Kappen, L. (2000). Some aspects of the great success of lichens in Antarctica. *Antarctic Science*, 12(3), 314-324.
<https://doi.org/10.1017/S0954102000000377>
- Kibblewhite, M. G., Ritz, K., & Swift, M. J. (2008). Soil health in agricultural systems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1492), 685-701. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2178>
- Kiers, E. T., Rousseau, R. A., West, S. A., & Denison, R. F. (2003). Host sanctions and the legume–rhizobium mutualism. *Nature*, 425(6953), 78-81.
<https://doi.org/10.1038/nature01931>
- Kirk, J. L., Beaudette, L. A., Hart, M., Moutoglis, P., Klironomos, J. N., Lee, H., & Trevors, J. T. (2004). Methods of studying soil microbial diversity. *Journal of Microbiological Methods*, 58(2), 169-188.
- Kloepper, J. W., Schroth, M. N., & Miller, T. D. (1980). Effects of rhizosphere colonization by plant growth-promoting rhizobacteria on potato plant development and yield. *Phytopathology*, 70(11), 1078-1082.
- Knowlton, C., Veerapaneni, R., D'Elia, T., & Rogers, S. O. (2013). Microbial analyses of ancient ice core sections from Greenland and Antarctica. *Biology*, 2(1), 206-232.
- Komárková, V., Poncet, S., & Poncet, J. (1985). Two native Antarctic vascular plants, *Deschampsia antarctica* and *Colobanthus quitensis*: A new southernmost locality and other localities in the Antarctic Peninsula area. *Arctic and Alpine Research*, 17(4), 401-416. <https://doi.org/10.1080/00040851.1985.12004047>
- Koske, R. E., & Gemma, J. N. (1989). A modified procedure for staining roots to detect VA mycorrhizas. *Mycological Research*, 92(4), 486-488.
- Lambers, H., Mougel, C., Jaillard, B., & Hinsinger, P. (2009). Plant-microbe-soil interactions in the rhizosphere: An evolutionary perspective. *Plant and Soil*, 321, 83-115. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-0042-x>
- Ligon, J. M., Hill, D. S., Hammer, P. E., Torkewitz, N. R., Hofmann, D., Kempf, H. J., & Pée, K. H. V. (2000). Natural products with antifungal activity from *Pseudomonas* biocontrol bacteria. *Pest Management Science*, 56(8), 688-695.
- López, M., de Rojas, I., España, M., Izquierdo, A., & Herrera, L. (2007). Efecto de la fertilización inorgánica sobre la disponibilidad de nutrientes en el suelo, nivel nutricional de la planta y hongos micorrícicos arbusculares en plantaciones de

- Theobroma cacao*. *Agronomía Tropical*, 57(1), 31-43.
http://ve.scielo.org/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0002-192X2007000100005&lng=es&tlng=es
- Lugo, M. A., Menoyo, E., Risio, L. R., Negritto, M. A., Henning, J. A., & Anton, A. M. (2018). Arbuscular mycorrhizas and dark septate endophytes associated with grasses from the Argentine Puna. *Mycologia*, 110(4), 654-665.
<https://doi.org/10.1080/00275514.2018.1492846>
- Luquet, M. L. (2020, 12 de noviembre). *Participación del óxido nítrico en respuestas de aclimatación a la restricción de fósforo en plantas cultivadas* [Contribución]. Encuentro de Becarios de Posgrado de la Universidad Nacional de la Plata, Argentina.
- Lynch, J. M. (1990). *The rhizosphere*. John Wiley & Sons.
- Lynch, J. P. (2007). Roots of the second green revolution. *Australian Journal of Botany*, 55(5), 493-512. <https://doi.org/10.1071/BT06118>
- Mandym, K., & Jumpponen, A. (2005). Seeking the elusive function of the root-colonising dark septate endophytic fungi. *Studies in Mycology*, 53(1), 173-189.
<https://doi.org/10.3114/sim.53.1.173>
- Marinho, F., Da Silva, I. R., Oehl, F., & Maia, L. C. (2018). Checklist of arbuscular mycorrhizal fungi in tropical forests. *Sydowia*, 70, 107-127.
- Marquez Fernández, D. M., Ferreira Agüero, M. A., Meza Giménez, W., & Paredes Fernández, J. Q. (2023). Producción de soja (*Glycine max*, L) en función a diferentes dosis de superfosfato simple: Parámetros de rendimiento y daños causados por chinches. *Investigación Agraria*, 25(1), 26-31.
- Martínez, L., & Pugnaire, F. I. (2009). Interacciones entre las comunidades de hongos formadores de micorrizas arbusculares y de plantas. Algunos ejemplos en los ecosistemas semiáridos. *Ecosistemas*, 18(2), 44-54.
<https://www.revistaecosistemas.net/index.php/ecosistemas/article/view/65>
- Marulanda, A., Azcón, R., & Ruiz Lozano, J. M. (2003). Contribution of six arbuscular mycorrhizal fungal isolates to water uptake by *Lactuca sativa* plants under drought stress. *Physiologia Plantarum*, 119(4), 526-533.
<https://doi.org/10.1046/j.1399-3054.2003.00196.x>

- Mencel, J., Mocek-Plócinia, A., & Kryszak, A. (2022). Soil microbial community and enzymatic activity of grasslands under different use practices. *Agronomy*, 12(5), Artículo e1136. <https://doi.org/10.3390/agronomy12051136>
- Miller, C. R., Ochoa, I., Nielsen, K. L., Beck, D., & Lynch, J. P. (2003). Genetic variation for adventitious rooting in response to low phosphorus availability: Potential utility for phosphorus acquisition from stratified soils. *Functional Plant Biology*, 30(9), 973-985.
- Ministerio de Defensa Nacional. (s.f.). *Tratado Antártico*. <https://www.gub.uy/ministerio-defensa-nacional/institucional/normativa/tratado-antartico>
- Ministerio de Defensa Nacional. (2020, 23 de enero). *Información básica para su viaje a la Antártida*. <https://www.gub.uy/ministerio-defensa-nacional/comunicacion/publicaciones/informacion-basica-para-su-viaje-antartida-0>
- Montañez, A. (2005). El estudio de las micorrizas arbusculares: Limitantes y perspectivas. *Agrociencia*, 9(1-2), 311-315.
- Moora, M. (2014). Mycorrhizal traits and plant communities: Perspectives for integration. *Journal of Vegetation Science*, 25(5), 1126-1132.
- Morales Morales, E. J. (2022). *Manejo agronómico y poscosecha de jitomate en función de urea NBPT, fosfito de potasio y alginato de sodio* [Disertación doctoral, Universidad Autónoma del Estado de México]. Repositorio Institucional de la Universidad Autónoma del Estado de México. <http://ri.uaemex.mx/handle/20.500.11799/138000>
- Mora-Quilismal, S. R., Cuaical-Galárraga, E. T., García-Bolívar, J., Revelo-Ruales, V. W., Puetate-Mejía, L. M., Aguila-Alcantara, E., & Ruiz-Sánchez, M. (2021). Biofertilización con bacterias solubilizadoras de fósforo y hongos micorrízicos arbusculares en el cultivo de la papa. *Cultivos Tropicales*, 42(2), Artículo e02. <https://www.redalyc.org/journal/1932/193268052002/>
- Morell, F., Hernández, A., Fernández, F., & Toledo, Y. (2006). Caracterización agrobiológica de los suelos ferralíticos rojos lixiviados de la región de San José de las Lajas, en relación con el cambio en el manejo agrícola. *Cultivos Tropicales*, 27(4), 13-18.
- Moreno Ramírez, L. (2015). *Bacterias solubilizadoras de fósforo nativas del Valle de Mexicali: Aislamiento, caracterización y evaluación en plantas de algodón*

[Disertación doctoral, Universidad Autónoma de Baja California]. Repositorio Institucional de la Universidad Autónoma de Baja California.
<https://repositorioinstitucional.uabc.mx/server/api/core/bitstreams/a5190807-a80a-4d3c-894c-19558eae1bd5/content>

- Moscoso Aldaz, J. M. (2022). *Uso de micorrizas en el cultivo de sandía Citrullus lanatus L* [Trabajo final de grado, Universidad Técnica de Babahoyo]. Repositorio de la Universidad Técnica de Babahoyo.
<https://dspace.utb.edu.ec/bitstream/handle/49000/13151/E-UTB-FACIAG-ING%20AGRON-000427.pdf?sequence=1&isAllowed=y>
- Mujica Pérez, Y., Mena Echevarría, A., Medina Carmona, A., & Rosales Jenquis, P. R. (2014). Respuesta de plantas de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) a la biofertilización líquida con *Glomus cúbense*. *Cultivos Tropicales*, 35(2), 21-26.
- Nannipieri, P., Ascher, J., Ceccherini, M., Landi, L., Pietramellara, G., & Renella, G. (2017). Microbial diversity and soil functions. *European Journal of Soil Science*, 68(1), 12-26. https://doi.org/10.1111/ejss.4_12398
- Nautiyal, C. S. (1999). An efficient microbiological growth medium for screening phosphorus solubilizing microorganisms. *FEMS Microbiology Letters*, 170(1), 265-270. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.1999.tb13383.x>
- Newsham, K. K. (2011). A meta-analysis of plant responses to dark septate root endophytes. *New Phytologist*, 190(3), 783-793.
- Newsham, K. K., Fitter, A. H., & Watkinson, R. (1995). Multi-functionality and biodiversity in arbuscular mycorrhizas. *Trends in Ecology & Evolution*, 10(10), 407-411.
- Newsham, K. K., Upson, R., & Read, D. J. (2009). Mycorrhizas and dark septate root endophytes in polar regions. *Fungal Ecology*, 2(1), 10-20.
- Ochoa, I. E., Blair, M. W., & Lynch, J. P. (2006). QTL analysis of adventitious root formation in common bean under contrasting phosphorus availability. *Crop Science*, 46(4), 1609-1621.
- Olsson, P. A., Hammer, E. C., Pallon, J., Van Aarle, I. M., & Wallander, H. (2011). Elemental composition in vesicles of an arbuscular mycorrhizal fungus, as revealed by PIXE analysis. *Fungal Biology*, 115(7), 643-648.
<https://doi.org/10.1016/j.funbio.2011.03.008>

- Ordóñez, N., Yii, H., Cárdenas, W., Aisyah, S., Moreano, H., Riofrío, M., Hussin, A., & Burbano, L. (2008). Estudio preliminar de la cobertura superficial en la Isla Greenwich, Antártida. *Revista Tecnológica ESPOL*, 21(1), 17-21.
<https://rte.espol.edu.ec/index.php/tecnologica/article/view/133/77>
- Oses Pedraza, R., & Molina-Montenegro, M. (2014, 1 de setiembre). *Hongos endófitos y plantas en la Antártica: Una sociedad extrema*. INACH.
<https://www.inach.cl/hongos-endofitos-y-plantas-en-la-antartica-una-sociedad-extrema>
- Parodi, G., & Pezzani, F. (2011). Micorrizas arbusculares en dos gramíneas nativas de Uruguay en áreas con y sin pastoreo. *Agrociencia (Uruguay)*, 15(2), 1-10.
<https://doi.org/10.31285/AGRO.15.587>
- Patiño-Torres, C. O., & Sanclemente-Reyes, O. E. (2014). Los microorganismos solubilizadores de fósforo (MSF): Una alternativa biotecnológica para una agricultura sostenible. *Entramado*, 10(2), 288-297.
- Paul, E. A., & Clark, F. E. (1996). *Soil microbiology and biochemistry*. CRC Press.
- Pearce, D. A., Bridge, P. D., Hughes, K. A., Sattler, B., Psenner, R., & Russell, N. J. (2009). Microorganisms in the atmosphere over Antarctica. *FEMS Microbiology Ecology*, 69(2), 143-157.
- Peña-Venegas, C. P. (Ed.). (2021). *Biología de los suelos amazónicos: Vida que sostiene el bosque*. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI. https://www.researchgate.net/profile/Daniel-Castro-102/publication/357406782_Capitulo_4_Macrofauna_edafica/links/61ccc324d45006081677ff91/Capitulo-4-Macrofauna-edafica.pdf
- Persello-Cartieaux, F., Nussaume, L., & Robaglia, C. (2003). Tales from the underground: Molecular plant–rhizobacteria interactions. *Plant, Cell & Environment*, 26(2), 189-199.
- Petsch, C., Sotille, M. E., Mattos Costa, R., Da Rosa, K. K., & Cardia Simões, J. (2019). Cambios climáticos y aumento de la vegetación en la Península Fildes, Antártica. *Investigaciones Geográficas*, (57), 18-31.
<https://doi.org/10.5354/0719-5370.2019.52147>
- Pezzani-Gutierrez, C., Lezama, F., Del Pino, A., Rodríguez-Blanco, M., García Esquibel, S., & Parodi, G., Alchurrut, M; Jaurena, M (2012, 27-30 de mayo). *Interacciones complejas: Micorrizas arbusculares y fósforo en pastizales*

naturales de Uruguay [Contribución]. VII Simposio Nacional y IV Reunión Iberoamericana de la Simbiosis Micorrízica, Xalapa, México.

https://www.uv.mx/Simbiosis-Micorrizica/resumenes_files/APL1.pdf

Phillips, J. M., & Hayman, D. S. (1970). Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Transactions of the British Mycological Society*, 55(1), 158-161.

Piñeiro, V., Eguren, G., Pereira, I., & Zaldúa, N. (2012). Líquenes del entorno de la base científica Antártica Artigas, Bahía Collins, Isla Rey Jorge, Antártida: Estudio preliminar. *Polibotánica*, (33), 105-116.

http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1405-27682012000100007&lng=es&tlng=es

Portilla Cruz, I., Molina Gayosso, E., Cruz Flores, G., Ortiz Monasterio, J. I., & Manske Gunter, G. B. (1998). Colonización micorrízica arbuscular, actividad fosfatasa y longitud radical como respuesta a estrés de fósforo en trigo y triticale cultivados en un andisol. *Terra Latinoamericana*, 16(1), 55-61.

Prasad, M., Chaudhary, M., Srinivasan, R., & Mahawer, S. K. (2018). Glomalin: A miracle protein for soil sustainability. *Indian Farmer*, 5(9), 1092-1100.
<https://indianfarmer.net/assets/archieves/2018/SEPTEMBER%202018.pdf#page=141>

Pratt, R. M., & Lewis Smith, R. I. (1982). Seasonal trends in chemical composition of reindeer forage plants on South Georgia. *Polar Biology*, 1, 13-32.

Quintana, R. J., Agraz, J. L., & Borgo, L. C. (1995). Biodiversidad en la Antártida. *Ciencia Hoy*, 6(31), 37-43.

Ramos Artuso, F., Galatro, A., & Simontacchi, M. (2015). Eficiencia en el uso y adquisición de fósforo en plantas cultivadas: Participación del óxido nítrico. *Investigación Joven*, 2(1), 20.
<https://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/46663>

Ramos-Cabrera, E. V., Delgado-Espinosa, Z. Y., Murillo-Muñoz, R. A., Muñoz-Díaz, V. E., & Hoyos-García, J. (2021). Evaluación de bacterias endofíticas solubilizadores de fósforo en café, una alternativa sostenible. *Bioteología en el Sector Agropecuario y Agroindustrial*, 19(2), 94-107.

- Restrepo Duque, A. F., Jaramillo Villegas, S., & Cotes Torres, J. M. (2009). Efecto de dos microorganismos y un consorcio de micorrizas en combinación con viruta de pino sobre el control de sarna polvosa (*Spongospora subterranea*) en papa. *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín*, 62(2), 5047-5054.
- Restrepo-Franco, G. M., Marulanda-Moreno, S., de la Fe-Pérez, Y., Díaz-de la Osa, A., Lucia-Baldani, V., & Hernández-Rodríguez, A. (2015). Bacterias solubilizadoras de fosfato y sus potencialidades de uso en la promoción del crecimiento de cultivos de importancia económica. *Revista CENIC Ciencias Biológicas*, 46(1), 63-76.
- Reyna, D. L. (2013). *Estudio de la fracción de proteínas relacionadas a la glomalina como indicador de calidad de suelos* [Disertación doctoral, Universidad Nacional de Quilmes]. RIDAA-UNQ.
<https://ridaa.unq.edu.ar/handle/20.500.11807/870>
- Riascos Rubiano, C. (2024). *Efectos del déficit de fósforo en plantas de maíz* [Trabajo final de grado, Universidad EAFIT]. Repositorio Institucional Universidad EAFIT. <https://repository.eafit.edu.co/items/66276564-b21e-48aa-bdae-ee891497e31e>
- Rillig, M. C. (2004). Arbuscular mycorrhizae, glomalin, and soil aggregation. *Canadian Journal of Soil Science*, 84(4), 355-363. <https://doi.org/10.4141/S04-003>
- Rivas, M., Warner, J., & Bermúdez, M. (1998). Presencia de micorrizas en orquídeas de un jardín botánico neotropical. *Revista de Biología Tropical*, 46(2), 211-216. http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0034-77441998000200004&lng=en&tlng=es
- Robinson, S. A., King, D. H., Bramley-Alves, J., Waterman, M. J., Ashcroft, M. B., Wasley, J., Turnbull, J. D., Miller, R. E., Ryan-Colton, E., Benny, T., Mullany, K., Clarke, L. J., Barry, L. A., & Hua, Q. (2018). Rapid change in East Antarctic terrestrial vegetation in response to regional drying. *Nature Climate Change*, 8(10), 879-884. <https://doi.org/10.1038/s41558-018-0280-0>
- Rodríguez, M., & Flórez, V. (2004). Elementos esenciales y beneficiosos. En M. Guzmán & J. López Gálvez (Eds.), *Ferti-riego: Tecnologías y programación en agroplasticultura* (pp. 25-36). Programa CYTED.
<http://hdl.handle.net/10835/3133>
- Rodríguez Mena, C. (2021). *Evaluación de bacterias antárticas como potenciales productoras de ácido láctico* [Trabajo final de grado, Universidad de la

República]. Colibri.

<https://www.colibri.udelar.edu.uy/jspui/bitstream/20.500.12008/43569/1/uy24-20083.pdf>

Rodríguez-Yon, Y., Chiriboga-Morocho, R., Concha-Egas, T. G., & de León-Lima, D. P. (2020). Caracterización de las fracciones de glomalina en suelos Ferralíticos Rojos con diferente uso. *Cultivos Tropicales*, 41(4), Artículo e04.

<https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=193266197004>

Ruhland, C. T., & Krna, M. A. (2010). Effects of salinity and temperature on *Deschampsia antarctica*. *Polar Biology*, 33, 1007-1012.

<https://doi.org/10.1007/s00300-010-0764-5>

Sánchez, R. A. (2007). *Antártida: Introducción a un continente remoto*. Albatros.

Sánchez de Prager, M., Posada, R., Velásquez, D., & Narváez, M. (2010).

Metodologías básicas para el trabajo con micorriza arbuscular y hongos formadores de micorriza arbuscular. Universidad Nacional de Colombia.

Sancho, L. G., & Pintado, A. (2011). Ecología vegetal en la Antártida. *Ecosistemas*, 20, 42-53.

Šarapatka, B., Alvarado-Solano, D. P., & Čížmár, D. (2019). Can glomalin content be used as an indicator for erosion damage to soil and related changes in organic matter characteristics and nutrients? *Catena*, 181, Artículo e104078.

<https://doi.org/10.1016/j.catena.2019.104078>

Scattareggia, J. P. (2016). *Aislamiento y selección de bacterias solubilizadoras de fósforo de un suelo cultivado con tomate para la industria (Solanum lycopersicum L.)* [Trabajo final de grado, Universidad Nacional de Cuyo].

Biblioteca Digital UNCuyo. <https://planificacion.bdigital.uncu.edu.ar/8408>

Schalamuk, S., Druille, M., & Cabello, M. (2013). Hongos formadores de micorrizas arbusculares: Influencia de las prácticas agronómicas sobre su diversidad y dinámica de colonización. En I. E. García de Salamone, S. Vázquez, C. Penna, & F. Cassán (Eds.), *Rizósfera, biodiversidad y agricultura sustentable* (pp. 47-71). Asociación Argentina de Microbiología.

https://www.researchgate.net/profile/Marta-Cabello-3/publication/282849843_Hongos_formadores_de_micorrizas_arbusculares_Influencia_de_las_practicas_agronomicas_sobre_su_diversidad_y_dinamica_de_colonizacion/links/561e596608aef097132bd2d7/Hongos-formadores-de-

[micorrizas-arbusculares-Influencia-de-las-practicas-agronomicas-sobre-su-diversidad-y-dinamica-de-colonizacion.pdf](#)

- Schausberger, P., Peneder, S., Jürschik, S., & Hoffmann, D. (2012). Mycorrhiza changes plant volatiles to attract spider mite enemies. *Functional Ecology*, 26(2), 441-449.
- Seguel, A., Rubio, R., Carrillo, R., Espinosa, A., & Borie, F. (2008). Niveles de glomalina y su relación con características químicas y biológicas del suelo (andisol) en un relicto de bosque nativo del sur de Chile. *Bosque*, 29(1), 11-22.
- Serrano Cañadas, E. (2003). Paisaje natural y pisos geoecológicos en las áreas libres de hielo de la Antártida marítima (Islas Shetland del Sur). *Boletín de la Asociación de Geógrafos Españoles*, (35), 5-32.
- Smit, E., Leeflang, P., Gommans, S., Van den Broek, J., Van Mil, S., & Wernars, K. (2001). Diversity and seasonal fluctuations of the dominant members of the bacterial soil community in a wheat field as determined by cultivation and molecular methods. *Applied and Environmental Microbiology*, 67(5), 2284-2291. <https://doi.org/10.1128/AEM.67.5.2284-2291.2001>
- Smith, J. J., Tow, L. A., Stafford, W., Cary, C., & Cowan, D. A. (2006). Bacterial diversity in three different Antarctic cold desert mineral soils. *Microbial Ecology*, 51(4), 413-421.
- Smith, S. E., & Read, D. J. (1997). *Mycorrhizal symbiosis* (2nd ed.). Academic Press.
- Smith, S. E., & Read, D. J. (2008). *Mycorrhizal symbiosis* (3rd ed.). Academic Press.
- Smith, S. E., & Smith, F. A. (2011). Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: New paradigms from cellular to ecosystem scales. *Annual Review of Plant Biology*, 62, 227-250.
- Tamayo Londoño, D. M. (2017). *Papel de hongos endófitos septados oscuros en la tolerancia del pasto Brachiaria decumbens Stapf a condiciones ambientales extremas de sequía y baja fertilidad general del suelo* [Tesis de maestría, Universidad Nacional de Colombia]. Repositorio Institucional UNAL. <https://repositorio.unal.edu.co/bitstream/handle/unal/59935/1128464359.2017.pdf?sequence=1&isAllowed=y>

- Tapia-Torres, Y., & García-Oliva, F. (2013). La disponibilidad del fósforo es producto de la actividad bacteriana en el suelo en ecosistemas oligotróficos: Una revisión crítica. *Terra Latinoamericana*, 31(3), 231-242.
- Tassano, M., Irigoyen, J., González, J., & Cabrera, M. (2018). Caracterización del suelo antártico de la Isla Rey Jorge / 25 de mayo por espectrometría gamma. *Salud Militar*, 37(1), 30-33.
- Teixeira, L. C. R. S., Peixoto, R. S., Cury, J. C., Sul, W. J., Pellizari, V. H., Tiedje, J., & Rosado, A. S. (2010). Bacterial diversity in rhizosphere soil from Antarctic vascular plants of Admiralty Bay, Maritime Antarctica. *The ISME Journal*, 4(8), 989-1001. <https://doi.org/10.1038/ismej.2010.35>
- Terra Trillo, M. S. (2021). *Restauración de un pasto postforestal con Pinus taeda: Estudio del potencial de micorrizas y hongos oscuros septados presentes en el suelo* [Trabajo final de grado, Universidad de la República]. Colibri. <https://www.colibri.udelar.edu.uy/jspui/handle/20.500.12008/31076>
- Torres Cuesta, D. R., Rojas Tapias, D. F., Bejarano Herrera, W. F., & Estrada Bonilla, G. A. (2023). Uso potencial de biofertilizantes para mejorar la disponibilidad de fósforo en Andisoles. En E. Martínez Pachón (Comp.), *Fortalecimiento de capacidades para la innovación en la agricultura campesina, familiar y comunitaria en la zona Andina de Nariño, Colombia* (pp. 159-191). AGROSAVIA. <http://hdl.handle.net/20.500.12324/39510>
- Torsvik, V., Øvreås, L., & Thingstad, T. F. (2002). Prokaryotic diversity: Magnitude, dynamics, and controlling factors. *Science*, 296(5570), 1064-1066. <https://doi.org/10.1126/science.1071698>
- Toth, R. (1992). 14 The quantification of arbuscules and related structures using morphometric cytology. *Methods in Microbiology*, 24, 275-299. [https://doi.org/10.1016/S0580-9517\(08\)70097-7](https://doi.org/10.1016/S0580-9517(08)70097-7)
- Troiano, S. (2024, 18 de abril). *Investigación uruguaya a la Antártida: Su rol en la economía mundial y el cambio climático*. Ámbito. <https://www.ambito.com/uruguay/investigacion-a-la-antartida-su-rol-la-economia-mundial-y-el-cambio-climatico-n5983188>
- Upton, R., Newsham, K. K., & Read, D. J. (2008). Root-fungal associations of *Colobanthus quitensis* and *Deschampsia antarctica* in the maritime and subantarctic. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 40(3), 592-599.

- Urcelay, C., Tecco, P. A., & Chiarini, F. (2005). Micorrizas arbusculares del tipo 'Arum' y 'Paris' y endófitos radicales septados oscuros en *Miconia ioneura* y *Tibouchina paratropica* (Melastomataceae). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 40(3-4), 151-155.
http://www.scielo.org.ar/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1851-23722005000200002&lng=es&tlng=es
- Valdes, M. (1989). Aspectos ecofisiológicos de las micorrizas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 49, 19-30.
- Valenzuela Barre, P. A. (2024). *Efecto de la roca fosfórica como enmienda en el manejo de suelos ácidos* [Trabajo final de grado, Universidad Técnica de Babahoyo]. Repositorio de la Universidad Técnica de Babahoyo.
<https://dspace.utb.edu.ec/bitstream/handle/49000/16074/E-UTB-FACIAG-%20AGROP-000108.pdf?sequence=1&isAllowed=y>
- Vallejos Torres, G. (2021). *Efectos de la inoculación de micorrizas arbusculares sobre la tolerancia a roya en clones de café (Coffea arabica L.) Var. caturra y pache en Moyobamba, Perú* [Disertación doctoral, Universidad Nacional de San Martín]. Repositorio Institucional UNSM. <http://hdl.handle.net/11458/4046>
- Van Bruggen, A. H., & Semenov, A. M. (2000). In search of biological indicators for soil health and disease suppression. *Applied Soil Ecology*, 15(1), 13-24.
- Vance, C. P., Uhde-Stone, C., & Allan, D. L. (2003). Phosphorus acquisition and use: Critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. *New Phytologist*, 157(3), 423-447. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00695.x>
- Velasco-Jiménez, A., Castellanos-Hernández, O., Acevedo-Hernández, G., Aarland, R. C., & Rodríguez-Sahagún, A. (2020). Bacterias rizosféricas con beneficios potenciales en la agricultura. *Terra Latinoamericana*, 38(2), 333-345.
- Vera-Morales, M., López Medina, E., Avilés-Centeno, Á., & Ratti, M. F. (2024). Caracterización de bacterias psicrófilas con actividad de solubilizar fósforo y promover el crecimiento vegetal. *Revista Peruana de Biología*, 31(4), Artículo e28402. <https://doi.org/10.15381/rpb.v31i4.28402>
- Vieira, R., Marotta, H., da Rosa, K. K., Jaña, R., Simões, C. L., de Souza Júnior, E., & de Sá Felizardo, J. P. (2015). Análisis sedimentológico y geomorfológico de áreas lacustres en la Península Fildes, Isla Rey Jorge, Antártica Marítima. *Investigaciones Geográficas*, (49), 3-30.

- Vivas, H. S., Vera Candioti, N., Albrecht, R., Martins, L., & Hotián, J. L. (2011). Fertilización con fósforo y azufre en rotación de cultivos del centro de Santa Fe, Argentina: Beneficios productivos y económicos y evolución del P extractable. *Informaciones Agronómicas*, (1), 17-21. <https://fertilizar.org.ar/wp-content/uploads/2011/03/17.pdf>
- Williams, P. G., Roser, D. J., & Seppelt, R. D. (1994). Mycorrhizas of hepatics in continental Antarctica. *Mycological Research*, 98(1), 34-36. [https://doi.org/10.1016/S0953-7562\(09\)80332-8](https://doi.org/10.1016/S0953-7562(09)80332-8)
- Wright, P. A. (1995). Nitrogen excretion: Three end products, many physiological roles. *Journal of Experimental Biology*, 198(2), 273-281.
- Wright, S. F., Franke-Snyder, M., Morton, J. B., & Upadhyaya, A. (1996). Time-course study and partial characterization of a protein on hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi during active colonization of roots. *Plant and Soil*, 181, 193-203.
- Wright, S. F., & Upadhyaya, A. (1998). A survey of soils for aggregate stability and glomalin, a glycoprotein produced by hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil*, 198, 97-107.
- Wynn-Williams, D. D. (1996). Antarctic microbial diversity: The basis of polar ecosystem processes. *Biodiversity and Conservation*, 5, 1271-1293.
- Yergeau, E., & Kowalchuk, G. A. (2008). Responses of Antarctic soil microbial communities and associated functions to temperature and freeze-thaw cycle frequency. *Environmental Microbiology*, 10(9), 2223-2235.
- Zagrychuk, O. M., Herts, A. I., Drobyk, N. M., & Kunakh, V. A. (2013). Callus formation and regeneration of *Deschampsia antarctica* Desv. (Poaceae) in culture in vitro. *Biotechnologia Acta*, 6(6), 77-85.
- Zárate, M. (1993). La Antártida. *Museo*, (2), 36-41. <https://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/47104>
- Zemunik, G., Turner, B. L., Lambers, H., & Laliberté, É. (2015). Diversity of plant nutrient-acquisition strategies increases during long-term ecosystem development. *Nature Plants*, 1(5), Artículo e15050. <https://doi.org/10.1038/nplants.2015.50>

- Zhu, J., & Lynch, J. P. (2004). The contribution of lateral rooting to phosphorus acquisition efficiency in maize (*Zea mays*) seedlings. *Functional Plant Biology*, 31(10), 949-958.
- Znój, A., Gawor, J., Gromadka, R., Chwedorzewska, K. J., & Grzesiak, J. (2022). Root-associated bacteria community characteristics of Antarctic plants: *Deschampsia antarctica* and *Colobanthus quitensis*: A comparison. *Microbial Ecology*, 84, 808-820. <https://doi.org/10.1007/s00248-021-01891-9>