

## Poblaciones de hongos micorrízicos arbusculares en relación con las propiedades del suelo y de la planta hospedante en pastizales de Tierra del Fuego

RODOLFO E MENDOZA<sup>1,✉</sup>, VALERIA GOLDMANN<sup>1</sup>, JUAN RIVAS<sup>1</sup>, VIVIANA ESCUDERO<sup>2</sup>,  
EDUARDO PAGANI<sup>1</sup>, MARTA COLLANTES<sup>1</sup> & LILIANA MARBÁN<sup>3</sup>

1 Centro de Estudios Farmacológicos y Botánicos (CEFYO) - CONICET, Buenos Aires, ARGENTINA

2 Universidad del Mar, Escuela de Agronomía, Valparaíso, CHILE

3 Instituto de Geocronología y Geología Isotópica (INGEIS) - CONICET,  
Ciudad Universitaria, Buenos Aires, ARGENTINA

**RESUMEN.** El sobrepastoreo ovino en pastizales de suelos ácidos de Tierra del Fuego ha determinado una disminución de la cobertura de gramíneas de interés forrajero y un aumento de la cobertura de un arbusto prostrado poco apetecible (murtilla, *Empetrum rubrum*). Se seleccionaron suelos sometidos a distinta modalidad de pastoreo que tenían características y vegetación particulares. Se midió la cantidad total y la diversidad de esporas de hongos micorrízicos arbusculares en los cuatro suelos y en la rizósfera de tres de las gramíneas más frecuentes (*Festuca gracillima*, *Deschampsia flexuosa* y *Poa rigidifolia*) en los pastizales de la estepa fueguina. En el suelo rizosférico se determinó la cantidad y la diversidad de esporas de hongos micorrízicos arbusculares, y en las plantas el contenido de P, N y el porcentaje y morfología de la colonización micorrízica en raíces. Se identificaron las esporas de las tres especies de hongos micorrízicos arbusculares más abundantes. *Glomus fasciculatum* fue la especie de mayor frecuencia. La cantidad total de esporas y la colonización en raíz dependieron del suelo, de la especie hospedante y de la interacción entre ambas variables. *Poa rigidifolia* presentó el mayor número total de esporas en su rizósfera y la mayor colonización en raíz. Para todos los suelos y plantas estudiadas no hubo relación entre la cantidad total de esporas y el porcentaje colonizado de la raíz, ni tampoco entre este porcentaje y las concentraciones de N y P en planta. La cantidad total de esporas se correlacionó positivamente con las medidas de N, P, Ca, K y pH del suelo. Sin embargo, al analizar el suelo y las plantas de manera separada, tanto la existencia de relación entre la cantidad de esporas y el porcentaje colonizado como la dirección y el sentido de la misma dependieron de la combinación suelo-hospedante. [Palabras clave: pastizales, micorrizas arbusculares, esporas, colonización de raíz, planta hospedante, propiedades del suelo, pastoreo.]

**ABSTRACT.** **Arbuscular mycorrhizal fungi populations in relationship with soil properties and host plant in grasslands of Tierra del Fuego:** Sheep overgrazing in grasslands of Tierra del Fuego has determined a decrease of grass cover but an increase in a prostrate shrub of low forage value (murtilla, *Empetrum rubrum*). We selected soils with different modality of grazing, which determined particular characteristics in soil and vegetation. Abundance and diversity of spores of arbuscular mycorrhizal fungi were studied on the four soils and on three of the most frequent grasses (*Festuca gracillima*, *Deschampsia flexuosa* y *Poa rigidifolia*). Spore counts were measured in rhizospheric soil, along with nutrient content (P and N) in plants, and percentage of root length colonised and the morphology of colonisation. The most frequent species was *Glomus fasciculatum*. The soil, the host plant, and the interaction between both variables influenced total spore counts and percentage of root length colonised. *Poa rigidifolia* showed the highest number of rhizospheric spores and the highest percentage of root length colonised. Neither relationship between spore counts and root colonisation nor relationship between root colonisation and P or N plant contents were observed using the whole data (soils and plants). Total spore counts were correlated positively with measures of N, P, Ca, K and pH in soil. Nevertheless, when soils and plants were studied separately, both the relationship between spore counts and percent of root colonised and its direction depended on the soil-host combination. [Keywords: grassland, arbuscular mycorrhizal fungi, spores, colonized root, host plants, soil properties, grazing.]

## INTRODUCCIÓN

El norte de la Isla Grande de Tierra del Fuego se caracteriza por las bajas temperaturas, lluvias que no superan los 350 mm anuales y fuertes vientos provenientes principalmente del sector oeste; sin embargo, es una de las áreas más productivas de lana de Argentina. El coironal es la comunidad vegetal predominante en los pastizales de la estepa fueguina, y se encuentra compuesto mayoritariamente por *Festuca gracillima* (coirón) y, en menor proporción, *Poa rigidifolia*, *Deschampsia flexuosa* y *Trisetum spicatum* (Collantes et al. 1999), estos últimos denominados comúnmente pastos cortos. Estos pastizales se han degradado debido al sistema de pastoreo ovino extensivo al que se han visto sometidos durante los últimos 100 años (Baetti et al. 1993; Cingolani 1999). Existe un estudio retrospectivo de 26 muestreos separados por líneas de alambrado que indican que el pastoreo ha sido el principal factor determinante de la degradación de estos pastizales fueguinos (Cingolani 1999). Este manejo en hábitats áridos ha determinado gradualmente una disminución de la fertilidad del suelo caracterizada por signos de manifiesta erosión, marcada acidez, alta concentración de aluminio intercambiable, baja disponibilidad de nitrógeno y, principalmente, de fósforo (Mendoza et al. 1995; Anchorena et al., datos no publ.), y por altos porcentaje de materia orgánica ácida con baja susceptibilidad a la mineralización (Habit 1973). Como consecuencia de estos cambios se ha observado, en concordancia, una disminución de la cobertura y diversidad de las gramíneas forrajeras y un incremento relativo de la cobertura de plantas en cojín, principalmente la de un arbusto postrado y perenne denominado localmente murtila (*Empetrum rubrum*), de muy bajo valor forrajero (Baetti et al. 1993; Cingolani et al., datos no publ.). Debido a que la murtila no es apetecida por el ovino, el pastoreo de los murtilares induce al animal a realizar un gasto energético adicional en busca de las escasas gramíneas que se encuentran allí (Posse et al. 1996). Es así que *Festuca gracillima*, *Deschampsia* sp. y *Poa rigidifolia*, esta última el principal constituyente de la dieta, resultan ser las más buscadas y apetecidas por los animales (Posse et al. 1996). Por otra parte, los bajos índices de reproducción y la alta tasa de mortalidad de los corderos en cuadros do-

minados por esta comunidad han sido atribuidos principalmente a deficiencias nutritivas (Cingolani et al. 1998). De esta manera, resulta importante conocer algún mecanismo que pueda promover un aumento de la cobertura de las gramíneas en los murtilares para aumentar el valor forrajero del pastizal.

Las condiciones edáficas y climáticas existentes en la zona someten a las gramíneas de alto valor forrajero que crecen en los pastizales a un permanente estrés hídrico y nutricional. La subsistencia de las plantas en ambientes desfavorables o estresantes puede ser consecuencia de múltiples factores y estrategias, una de ellas es la simbiosis a partir de la asociación con hongos micorrízicos arbusculares (Tinker 1978; Brown & Bledsoe 1996). El beneficio más importante que obtienen las plantas de esta simbiosis es la mayor absorción de nutrientes, en especial de aquellos poco móviles como el fósforo (Smith & Read 1997), y también pueden aumentar la tolerancia al déficit hídrico y la protección contra patógenos (Miller et al. 1986; Pedersen & Sylvia 1996). En estudios preliminares hemos encontrado que las gramíneas predominantes de pastizales fueguinos mostraron colonización micorrízica en sus raíces. Asimismo, existen registros de la presencia de colonización micorrízica en las raíces de plantas en la Patagonia continental (Ripoll 1999; Fontenla & Ocampo, datos no publ.). Estos estudios podrían ser importantes debido a que se ha propuesto que la comunidad de hongos micorrízicos arbusculares afecta la estructura y dinámica de la comunidad vegetal, especialmente en lugares con suelos pobres en nutrientes (Van der Heijden 1998; Hartnett & Wilson 1999). No obstante, otros trabajos sugieren que la comunidad vegetal es la que determina la distribución y composición de la comunidad de hongos micorrízicos arbusculares en el suelo (Johnson et al. 1992). De todas maneras, cualquiera sea la relación causa-efecto, conocer la influencia de las características del suelo y del hospedante sobre la abundancia y diversidad de hongos micorrízicos arbusculares en los pastizales fueguinos podría ofrecer alternativas que expliquen, en parte, la subsistencia de gramíneas de interés forrajero en pastizales degradados por el pastoreo ovino.

A pesar de la degradación progresiva de los pastizales magallánicos y de la importancia

que podría tener la asociación entre plantas y hongos micorrízicos arbusculares en la regulación de cualquier ecosistema, hasta el momento no existen trabajos en donde se hayan descrito la abundancia y diversidad de hongos micorrízicos arbusculares en suelos fueguinos. Por esta razón, nuestro objetivo principal ha sido estudiar el efecto de las características del suelo y del hospedante sobre poblaciones de estos hongos en pastizales de Tierra del Fuego que habían alcanzado distinto grado de transformación como consecuencia del pastoreo ovino extensivo. Este trabajo puede contribuir a esclarecer algunos aspectos de la ecología de comunidades de hongos micorrízicos arbusculares, su distribución y abundancia y, a partir de aquí, discutir posibles implicaciones de la asociación micorriza-planta en el desarrollo y calidad forrajera del pastizal.

Los objetivos particulares del estudio fueron: 1) estudiar la relación entre distintas características edáficas y la abundancia y diversidad de esporas de hongos micorrízicos arbusculares; 2) estudiar, a nivel de la rizósfera, el papel de la especie hospedante (gramíneas predominantes) como regulador de la abundancia y diversidad de esporas de hongos micorrízicos arbusculares; y 3) relacionar mediciones de colonización en raíces con niveles de nutrientes (nitrógeno y fósforo) en planta, y abundancia de esporas rizosféricas con niveles de nutrientes en suelo.

## MÉTODOS

### Área de estudio

El estudio se realizó en suelos de la estancia María Behety (60000 ha), ubicada a 15 km al noroeste de la ciudad de Río Grande en Tierra del Fuego (53°47'S; 67°42'O), durante febrero de 2000. Estas tierras son usadas principalmente para el pastoreo ovino, con una carga promedio de 0.9 ovinos/ha, y se hallan bajo un sistema de manejo muy extensivo (Posse et al. 2000). El clima es semiárido a subhúmedo con características oceánicas y una precipitación promedio anual de 362 mm distribuida a lo largo de todo el año, con picos levemente más lluviosos en otoño y, principalmente, en verano (Korembli & Forte Lay 1991). Sin embargo, el gran déficit hídrico para el crecimiento vegetal se produce en diciembre y enero de-

bido una alta evaporación causada por los fuertes vientos predominantes del oeste. La temperatura promedio anual es de solo 5.4 °C. Los meses más fríos son junio y julio, con una temperatura máxima promedio de 2.5 °C y una mínima promedio de -4.0 °C, mientras que en los meses más cálidos, diciembre a febrero, la mínima promedio es de 4 °C y la máxima promedio de 16 °C, pero con grandes probabilidades de registros de heladas (Fuerza Aérea Argentina 1986; Korembli & Forte Lay 1991).

### Diseño experimental

Se eligieron cuatro situaciones de manejo (en cuatro cuadros alambrados) sobre el mismo tipo de suelo (umbrepts) que se comprobó por la descripción de los perfiles (Cingolani 1999). Cada situación de manejo (sitio) se correspondió con una composición florística (Cingolani 1999) y con un nivel de fertilidad (Anchorena et al., datos no publ.) particulares. Los cuatro sitios incluyeron a tres hospedantes (gramíneas), con tres repeticiones por combinación suelo-hospedante. Las características de los sitios (Tablas 1 y 2), sometidos en todos los casos a regímenes de pastoreo de más de 50 años, se enumeran a continuación (Anchorena et al., datos no publ.):

Sitio I: murtillar con 80% de cobertura entre murtilla y suelo desnudo, y escasas gramíneas. Correspondió a un manejo con una carga de 0.5 ovinos/ha y, adicionalmente, una carga fuerte de 20 ovinos/ha durante aproximadamente 40 días en verano.

Sitio II: murtillar-coironal con 20% de cobertura de murtilla y cerca de 30% de gramíneas. El manejo histórico ha sido de una carga promedio de 1.5 ovinos/ha de manera continua durante todo el año.

**Tabla 1.** Cobertura (%) y distribución de las especies de plantas en los cuatro sitios estudiados en Tierra del Fuego.

**Table 1.** Cover (%) and distribution of plant species at the four studied sites in Tierra del Fuego.

Especies	Sitio I	Sitio II	Sitio III	Sitio IV
<i>Festuca gracillima</i>	10.0	30.0	20.0	50.7
<i>Deschampsia flexuosa</i>	1.0	2.0	0.5	20.0
<i>Poa rigidifolia</i>	0.5	2.0	0.5	11.3
Total gramíneas	11.5	34.0	21.0	82.0
<i>Empetrum rubrum</i>	45.0	20.0	60.0	2.0
Cobertura total	65.0	95.0	95.0	99.0
Suelo desnudo	35.0	5.0	5.0	1.0

**Tabla 2.** Características químicas y físicas de los suelos en los cuatro sitios estudiados en Tierra del Fuego. Los valores son promedios de tres repeticiones  $\pm$  EE. Letras distintas indican diferencias significativas entre sitios ( $P < 0.05$ ).

**Table 2.** Chemical and physical characteristics of the soils at the four studied sites in Tierra del Fuego. Values are means of three replicates  $\pm$  SE. Different letters indicate significant differences among sites ( $P < 0.05$ ).

	Sitio I	Sitio II	Sitio III	Sitio IV
pH	4.7 $\pm$ 0.1 a	5.2 $\pm$ 0.2 a	5.1 $\pm$ 0.2 a	4.9 $\pm$ 0.7 a
Conductividad (dS/m)	0.4 $\pm$ 0.2 a	0.3 $\pm$ 0.0 ab	0.2 $\pm$ 0.0 b	0.2 $\pm$ 0.0 b
C total (%)	8.9 $\pm$ 0.4 a	8.6 $\pm$ 0.6 a	8.6 $\pm$ 1.4 a	12.8 $\pm$ 1.3 b
N total (%)	0.5 $\pm$ 0.0 a	0.6 $\pm$ 0.1 a	0.6 $\pm$ 0.0 a	0.9 $\pm$ 0.1 b
C/N	16.6 $\pm$ 0.5 b	15.0 $\pm$ 0.1 a	15.3 $\pm$ 0.6 a	14.3 $\pm$ 0.2 a
NO <sub>3</sub> (ppm)	1.9 $\pm$ 0.8 a	2.4 $\pm$ 0.3 a	1.0 $\pm$ 0.4 a	21.5 $\pm$ 6.7 b
P (mg/kg)	1.6 $\pm$ 0.4 a	3.7 $\pm$ 0.1 ab	3.1 $\pm$ 0.8 ab	7.2 $\pm$ 1.3 b
CIC (cmol <sub>c</sub> /kg)	25.0 $\pm$ 2.2 a	25.9 $\pm$ 3.1 a	24.8 $\pm$ 1.0 a	34.8 $\pm$ 1.7 b
Ca (cmol <sub>c</sub> /kg)	5.2 $\pm$ 1.2 a	9.1 $\pm$ 1.3 b	9.5 $\pm$ 0.8 b	12.4 $\pm$ 1.3 b
Mg (cmol <sub>c</sub> /kg)	3.0 $\pm$ 0.6 a	3.6 $\pm$ 0.2 ab	3.6 $\pm$ 0.3 ab	5.2 $\pm$ 0.7 b
Na (cmol <sub>c</sub> /kg)	0.7 $\pm$ 0.2 a	0.5 $\pm$ 0.2 ab	0.3 $\pm$ 0.1 ab	0.7 $\pm$ 0.1 b
K (cmol <sub>c</sub> /kg)	1.7 $\pm$ 0.4 a	8.8 $\pm$ 0.1 b	0.8 $\pm$ 0.1 b	6.7 $\pm$ 0.1 b
Arcilla (%)	25.30	23.80	15.00	18.00
Limo (%)	24.24	29.84	32.00	26.00
Arena (%)	50.46	46.36	53.00	56.00

Sitio III: murtillar-coironal con alrededor de 60% de cobertura de murtilla y 20% de gramíneas, con un manejo similar al anterior pero con cargas históricas menores y cercanas a 0.3 ovinos/ha.

Sitio IV: pastizal con cargas promedio similares a las del sitio II, pero con pulsos de alto pisoteo y pastoreo en períodos cortos durante el verano, por tratarse de una vía de tránsito del ganado hacia la esquila en diciembre. Presentaba sólo un 2% de cobertura de murtilla.

En cada sitio seleccionado se tomaron tres muestras compuestas de suelo, que correspondieron a la unión de ocho submuestras tomadas al azar. La totalidad de las muestras provinieron del horizonte superficial (0–10 cm), se mezclaron de manera homogénea, se tamizaron con malla de 2 mm para eliminar los restos vegetales de gran tamaño y piedras, para luego realizar los análisis químicos correspondientes que figuran en la Tabla 2 (Anchorena et al., datos no publ.).

En los sitios seleccionados se tomaron tres individuos de las gramíneas más frecuentes, *Festuca gracillima*, *Deschampsia flexuosa* y *Poa rigidifolia*, con su pan de tierra correspondiente. La elección de los individuos se realizó sobre la base del promedio representativo de los respectivos sitios y cada individuo fue considerado como una repetición. Las plantas co-

sechadas y el suelo rizosférico se separaron y la muestra se mezcló, homogeneizó y posteriormente se extrajeron dos submuestras representativas que se almacenaron en bolsas plásticas a 4 °C hasta su procesamiento posterior para determinar abundancia y diversidad de esporas. Se separaron las raíces y la parte aérea de las plantas para luego determinar morfología de la colonización micorrízica y contenidos de N y P, respectivamente.

#### Composición florística

La composición botánica de cada sitio se estimó mediante un censo utilizando la metodología de Braun–Blanquet (1979). Se confeccionó la lista completa de las especies presentes, para lo cual se utilizó la identificación taxonómica de Moore (1983), y se estimó un valor de abundancia-cobertura para cada una de ellas.

#### Identificación y abundancia de esporas

Una de las submuestras de suelo rizosférico se utilizó para determinar el contenido de humedad del suelo y la otra se utilizó para determinar la densidad y diversidad de esporas de hongos micorrízicos arbusculares. Se extrajeron todas las esporas presentes en una submuestra de 5 g de suelo tamizado en húmedo mediante una modificación de la técnica de gradiente de sacarosa de Daniels y Skipper

(Tommerup 1992). El total de esporas, sin hacer distinción entre vivas y muertas, se dispuso en papel de filtro y, con ayuda de un microscopio binocular (40×), se contabilizó el 100% de las esporas colectadas para posteriormente separarlas por tipo. Una muestra representativa de cada uno de los tipos de esporas encontradas se montó sobre portaobjetos con Lacto-Glicerol y reactivo de Melzer. Las esporas se examinaron en un microscopio Olympus BX 50 (100–1000×) y se identificaron por medio de contrastes utilizando el criterio actual de taxonomía descripto por Morton (2000) y estudios taxonómicos monográficos específicos (Hall & Fish 1979; Trappe 1981; Koske 1985; Morton 1988; Morton et al. 1994).

La cantidad total de esporas encontradas en la rizósfera de las tres gramíneas dominantes para cada sitio (CT) correspondió a la suma del número total de esporas de cada una de las especies de gramíneas de ese sitio:

$$CT = N_{IF} + N_{ID} + N_{IP}$$

donde  $N_{IF}$ ,  $N_{ID}$  y  $N_{IP}$  corresponden al número total de esporas encontradas en la rizósfera de *Festuca gracillima*, *Deschampsia flexuosa* y *Poa rigidifolia*, respectivamente. Este valor se refirió a 100 g de suelo seco.

#### *Colonización micorrízica en las raíces*

Las raíces cosechadas se mantuvieron en estado fresco para la medición de la colonización por micorrizas arbusculares y luego se tiñeron con azul tripán según la técnica de Phillips & Hayman (1970) para su posterior lectura. Se determinó el porcentaje colonizado de la longitud de la raíz por el método de Giovannetti & Mosse (1980), y la morfología de la colonización (arbusculos, vesículas e hifas solamente) según McGonigle et al. (1990).

#### *Características físicas y químicas del suelo*

El análisis de las muestras de suelo de cada sitio incluyó pH (relación suelo-agua 1 en 2.5; Peech 1965), Conductividad Eléctrica (Bower & Wilcox 1965), Carbono total (Richter & Wistinghausen 1981), Nitrógeno total (Brenner & Mulavaney 1982), Nitrato (SAGPyA 1996), Fósforo disponible (Bray & Kurtz 1945), Capacidad de Intercambio Catiónico (CIC), Ca, Mg, Na y K intercambiables (Chapman 1965). La composición de la textura de las muestras de cada sitio se midió por el método gravimétrico. En todos los casos los valores utilizados correspondieron

a trabajos anteriores (Goldmann et al., datos no publ.; Anchorena et al., datos no publ.).

#### *Relación entre esporas en suelo y colonización en raíces con nutrientes en suelo y planta*

La cantidad total de esporas presentes en el suelo se relacionó con las características químicas del suelo indicadas anteriormente y el porcentaje de raíz colonizada con las concentraciones de N y P en la parte aérea de las tres gramíneas. Para este análisis se empleó una correlación simple utilizando la cantidad de esporas y el porcentaje colonizado de la raíz como variables dependientes, y las variables del suelo y de la planta como independientes, respectivamente.

#### *Análisis estadístico*

Tanto los valores del número de esporas como los de colonización en raíces se analizaron para determinar si la distribución era normal y las varianzas homogéneas. Los valores que no tuvieron tal distribución se transformaron (con ln) para normalizarlos. Posteriormente se empleó un Análisis de Varianza de dos vías con interacción (sitio, planta) y la diferencia entre los promedios se analizó con la Prueba de Tukey en cada caso. En todos los análisis estadísticos se utilizó el programa Statgraphics versión 6.0. Los datos químicos de los suelos (pH, conductividad, C, N, C/N, CIC y Ca) también se analizaron mediante Componentes Principales. El programa utilizado pertenece al sistema PC-ORD de análisis multivariado (McCune 1991).

## RESULTADOS

### *Cobertura vegetal y características del suelo de los sitios*

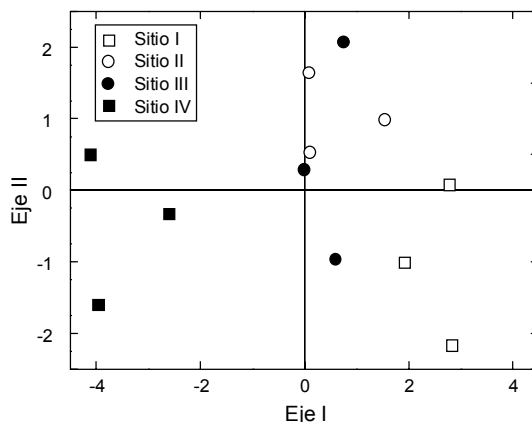
El sitio I presentó un alto porcentaje de cobertura de *Empetrum rubrum* y suelo desnudo y, en líneas generales, la menor fertilidad (Tablas 1 y 2). Por su parte, el sitio IV presentó el menor porcentaje de cobertura de *Empetrum rubrum* y correspondió al suelo de mayor fertilidad, mientras que los sitios II y III presentaron situaciones intermedias respecto de las de los otros dos. Los datos de cobertura mostraron que los sitios I y III son murtillares característicos, el IV es netamente un pastizal y el II es un murtillar con pastos cortos y coirón. En todos los lugares estudiados se destacó una

predominancia de *Festuca gracillima* sobre las otras gramíneas (Tabla 1). El Análisis de Componentes Principales (Figura 1) presentó un gradiente de fertilidad asociado al eje I. En los valores negativos de dicho eje se encuentran los muestreos correspondientes al sitio IV, caracterizados por mayor pH y alto contenido de P, N, C, CIC y Ca. En el extremo opuesto se ubicaron los muestreos correspondientes al sitio I, con una mayor relación C/N. Los sitios II y III presentaron posiciones intermedias en el gradiente de fertilidad.

#### Cantidad de esporas por sitio y por planta

La cantidad total de esporas difirió significativamente entre los sitios (Tabla 3). El sitio I fue el que presentó la menor cantidad; el sitio IV la mayor. Los sitios II y III no difirieron entre sí y se ubicaron en una posición intermedia respecto a los anteriores. La cantidad de esporas difirió también significativamente entre las especies de gramíneas. *Poa rigidifolia* presentó una densidad mayor de esporas rizosféricas que *Festuca gracillima* y *Deschampsia flexuosa*, que a su vez no difirieron significativamente entre sí. El Análisis de Varianza presentó interacción sitio-planta significativa ( $P < 0.05$ ); en líneas generales, para las tres gramíneas la menor cantidad estuvo en el sitio I y la mayor en el IV, con excepción de *Poa rigidifolia* en el sitio III (Tabla 3).

Se identificaron tres especies de hongos micorrízicos arbusculares que presentaron la mayor abundancia de esporas (Tabla 4). Ellas fueron *Glomus fasciculatum* (Thaxter) Gerdemann & Trappe emend. Walker & Koske, *Glomus etunicatum* Becker & Gerdemann y *Acaulospora denticulata* Sieverding & Toro, todas ellas pertenecientes al suborden Glomineae. Debido a la dificultad para identificar algunas especies como consecuencia de su baja densidad, la baja frecuencia de algunos grupos y



**Figura 1.** Diagrama de ordenamiento del Análisis de Componentes Principales de las muestras de suelo de los cuatro sitios estudiados en Tierra del Fuego.

**Figure 1.** Diagram of the Principal Component Analysis of the soil samples for the four studied sites in Tierra del Fuego.

también a la pérdida de la hifa de sustento durante la separación de las esporas del suelo, las esporas de menor abundancia se agruparon dentro de un mismo grupo ("Otras especies"); los géneros dominantes fueron *Acaulospora* y *Glomus* (Tabla 4). Las esporas parasitadas, muertas o dañadas se incluyeron en el mismo grupo. *Glomus fasciculatum* presentó una clara dominancia sobre las demás especies y tuvo una frecuencia relativa superior al 90% en todos los sitios y las plantas estudiadas, con la excepción de *Festuca gracillima* en el sitio III, donde alcanzó el 60%. Sin embargo, considerando todos los sitios y plantas su frecuencia relativa alcanzó el 95% con un total de 26047 esporas (Tabla 4). *Glomus etunicatum* y *Acaulospora denticulata* no estuvieron presentes en el sitio I; tampoco las otras especies estuvieron presentes en el sitio III. *Glomus etunicatum* se encontró en mayor medida en las rizósferas de *Deschampsia flexuosa* y *Poa rigidifolia* que en la de *Festuca gracillima* (Tabla 4).

**Tabla 3.** Cantidad total de esporas en 100 g de suelo rizosférico para cada especie de planta en los cuatro sitios estudiados en Tierra del Fuego. Letras distintas indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ).

**Table 3.** Total spore counts in 100 g of rizospheric soil for each plant species at the four studied sites in Tierra del Fuego. Different letters indicate significant differences ( $P < 0.05$ ).

Especie	Sitio I	Sitio II	Sitio III	Sitio IV	Promedio
<i>Festuca gracillima</i>	679 a	1829 ab	973 a	2555 b	1509 a
<i>Deschampsia flexuosa</i>	615 a	658 a	2407 ab	4342 bc	2006 a
<i>Poa rigidifolia</i>	1431 a	5161 c	2280 ab	4247 bc	3280 b
Promedio	908 a	2549 bc	1887 ab	3715 c	2265

**Tabla 4.** Cantidad de esporas rizosféricas de distintas especies (promedio  $\pm$  DE) para cada especie de planta en los cuatro sitios estudiados en Tierra del Fuego.**Table 4.** Rhizospheric spore counts (mean  $\pm$  SD) for each plant species at the four studied sites in Tierra del Fuego.

	<i>Glomus fasciculatum</i>	<i>Glomus etunicatum</i>	<i>Acaulospora denticulata</i>	Otras especies	Total
<b>Sitio I</b>					
<i>Festuca gracillima</i>	671 $\pm$ 252	-	-	8 $\pm$ 14	679
<i>Deschampsia flexuosa</i>	582 $\pm$ 373	-	-	33 $\pm$ 38	615
<i>Poa rigidifolia</i>	1423 $\pm$ 561	-	-	8 $\pm$ 14	1431
<b>Sitio II</b>					
<i>Festuca gracillima</i>	1707 $\pm$ 165	-	122 $\pm$ 171	-	1829
<i>Deschampsia flexuosa</i>	585 $\pm$ 40	48 $\pm$ 48	16 $\pm$ 14	9 $\pm$ 15	658
<i>Poa rigidifolia</i>	5052 $\pm$ 2112	-	109 $\pm$ 186	-	5161
<b>Sitio III</b>					
<i>Festuca gracillima</i>	592 $\pm$ 224	-	381 $\pm$ 615	-	973
<i>Deschampsia flexuosa</i>	2366 $\pm$ 293	41 $\pm$ 70	-	-	2407
<i>Poa rigidifolia</i>	2280 $\pm$ 901	-	-	-	2280
<b>Sitio IV</b>					
<i>Festuca gracillima</i>	2555 $\pm$ 942	-	-	-	2555
<i>Deschampsia flexuosa</i>	4188 $\pm$ 2594	154 $\pm$ 140	-	-	4342
<i>Poa rigidifolia</i>	4046 $\pm$ 1090	134 $\pm$ 141	50 $\pm$ 63	17 $\pm$ 15	4247
<b>Total</b>	<b>26047</b>	<b>377</b>	<b>678</b>	<b>75</b>	<b>27177</b>

#### Longitud de raíz colonizada por sitio y por planta

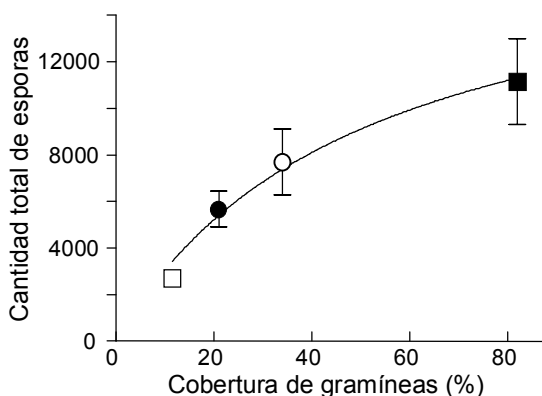
El porcentaje colonizado por micorrizas de la longitud de la raíz difirió entre los sitios y entre las especies de gramíneas estudiadas (Tabla 5). El sitio donde hubo mayor colonización fue el II y el de menor colonización fue el IV, con situaciones intermedias para los sitios I y III. Las raíces de *Poa rigidifolia* presentaron una mayor colonización respecto a las de *Deschampsia flexuosa*, pero ninguna de estas especies se diferenció de *Festuca gracillima* (Tabla 5). El Análisis de Varianza presentó interacción sitio-planta significativa ( $P < 0.05$ ); la mayor colonización en *Poa rigidifolia* estuvo en el sitio I, pero allí *Deschampsia flexuosa* tuvo la menor colonización (Tabla 5).

#### Relación entre la cantidad de esporas y la cobertura de gramíneas

La cantidad total de esporas en la rizósfera de las gramíneas dominantes aumentó en relación directa con la cobertura total de gramíneas en los sitios estudiados (Figura 2). La relación entre la cobertura de cada una de las gramíneas y el número de esporas micorrízicas arbusculares en la rizósfera correspondiente fue también significativa y específica para cada una de las tres especies vegetales (Figura 3). En todos los casos los valores de cobertura total y específica ajustaron mejor cuando se utilizó una ecuación exponencial que pasa por el origen (Figuras 2 y 3). La tasa de incremento del número de esporas por unidad de cobertura específica fue mayor en

**Tabla 5.** Porcentaje colonizado por hongos micorrízicos arbusculares de la longitud de la raíz para cada especie de planta en los cuatro sitios estudiados en Tierra del Fuego. Letras distintas indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ).**Table 5.** Percentage of root length colonised by arbuscular mycorrhizal fungi for each plant species at the four studied sites in Tierra del Fuego. Different letters indicate significant differences ( $P < 0.05$ ).

Especie	Sitio I	Sitio II	Sitio III	Sitio IV	Promedio
<i>Festuca gracillima</i>	27.3 ab	58.7 abc	46.7 abc	37.3 abc	42.5 ab
<i>Deschampsia flexuosa</i>	18.0 a	61.0 bc	42.0 abc	26.0 ab	36.8 a
<i>Poa rigidifolia</i>	70.7 c	45.3 abc	50.0 abc	42.7 abc	52.2 b
Promedio	38.7 ab	55.0 b	46.2 ab	35.3 a	43.8



**Figura 2.** Relación entre la cantidad total de esporas en la rizósfera de tres especies de gramíneas y la cobertura total de gramíneas en los cuatro sitios estudiados en Tierra del Fuego. Se indica el valor promedio ( $\pm$ DE) de cada sitio. La curva de ajuste se realizó sobre el total de los valores, correspondientes a tres repeticiones por sitio ( $y = 12670 (1 - \exp(-0.02644 x))$ ;  $r = 0.86$ ;  $P < 0.001$ ). Los símbolos de los sitios son los mismos que en la Figura 1.

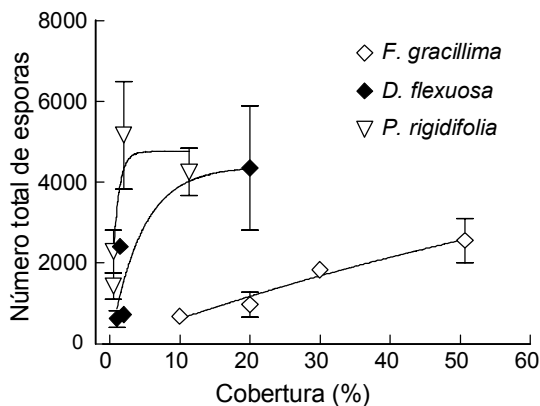
**Figure 2.** Relationship between the total spore counts for three grass species and total cover of grasses at the four studied sites in Tierra del Fuego. Mean value ( $\pm$ SD) per site is indicated. The fitting curve was calculated on the total values, with three replicates per site. See equation in the legend above. Site symbols are the same as in Figure 1.

*Poa rigidifolia* y menor en *Festuca gracillima*, con un valor intermedio para *Deschampsia flexuosa* (Figura 3). La magnitud de las diferencias entre las especies se encuentra definida por el valor de las pendientes, que fue de 1.1911, 0.2109 y 0.0094 para *Poa rigidifolia*, *Deschampsia flexuosa* y *Festuca gracillima*, respectivamente (Figura 3).

#### Relación entre esporas en suelo y colonización en raíces con nutrientes en suelo y planta

La cantidad total de esporas se correlacionó de manera positiva y significativa con 10 de las 12 características químicas que definen la fertilidad del suelo, especialmente con N, P, Ca y K (Tabla 6). No hubo correlación con la conductividad y el Na.

Las concentraciones de N y P en la parte aérea de la planta no difirieron significativamente entre los suelos; en el caso del P tampoco hubo diferencias entre las tres especies de gramíneas. Los pastos cortos (*Poa rigidifolia* y *Deschampsia*



**Figura 3.** Relación entre la cantidad de esporas en la rizósfera de cada una de las gramíneas y la cobertura de la gramínea correspondiente en los cuatro sitios estudiados en Tierra del Fuego. Se indica el valor promedio ( $\pm$ DE) de cada sitio. Las curvas de ajuste se realizaron sobre los 12 valores correspondientes a 3 repeticiones por sitio (*Festuca gracillima*:  $y = 6826 (1 - \exp(-0.0094 x))$ ,  $r = 0.84$ ,  $P < 0.001$ ; *Deschampsia flexuosa*:  $y = 4373 (1 - \exp(-0.2109 x))$ ,  $r = 0.66$ ,  $P < 0.05$ ; *Poa rigidifolia*:  $y = 4760 (1 - \exp(-1.1910 x))$ ,  $r = 0.73$ ,  $P < 0.01$ ).

**Figure 3.** Relationship between spore counts and cover for each grass species at the four studied sites in Tierra del Fuego. Mean value ( $\pm$ SD) per site is indicated. Fitting curves were calculated on the 12 values, with 3 replicates per site. See equations in the legend above.

*flexuosa*) mostraron valores significativamente superiores de N que *Festuca gracillima* (Tabla 7). Los valores de N y P no estuvieron asociados con la colonización en raíz (Tabla 6).

Las medidas que definen la morfología de la colonización (arbusculos y vesículas) fueron bajas en todos los casos. Nunca superaron el 10%, y sus valores promedio para la variable sitio fueron 1.3% en arbusculos y 4.4% en vesículas, y para la variable hospedante 1% y 4.7%, respectivamente. Esto significa que donde hubo solo hifa como morfología de colonización, los valores promedio estuvieron entre 33–49% para todos los casos, con un valor promedio general de 39%, que indicaría una colonización promedio arbuscular y/o vesicular de solo 4.8%, como diferencia del 43.8% correspondiente a la colonización promedio general (Tabla 5). Del mismo modo que para el porcentaje colonizado de la raíz, arbusculos y vesículas tampoco estuvieron relacionadas con ninguna de las mediciones tomadas en suelo y en planta (no mostrado).



**Tabla 6.** Valores del Coeficiente de Correlación entre la cantidad total de esporas en 100 g de suelo (CT) y los nutrientes medidos en suelo y en planta, y entre el porcentaje colonizado de la raíz (CR) y los nutrientes en suelo y en planta, para todos los sitios estudiados en Tierra del Fuego. \*:  $P < 0.05$ ; \*\*:  $P < 0.01$ ; \*\*\*:  $P < 0.001$ ; ns = no significativo.

**Table 6.** Correlation coefficients between total spore counts in 100 g of soil (CT) and nutrients measured in soil and plant, and between percentage of root length colonised (CR) and nutrients in soil and plant, for all the studied sites in Tierra del Fuego. \*:  $P < 0.05$ ; \*\*:  $P < 0.01$ ; \*\*\*:  $P < 0.001$ ; ns = not significant.

Nutrientes	CT	CR
En suelo:		
pH	0.49 **	0.23 ns
Conductividad	-0.22 ns	0.11 ns
C total	0.42 *	-0.32 ns
N total	0.49 **	-0.23 ns
C/N	-0.37 *	-0.18 ns
NO <sub>3</sub>	0.54 ***	-0.24 ns
P	0.57 ***	-0.20 ns
CIC	0.43 **	-0.22 ns
Ca	0.53 ***	0.02 ns
Mg	0.51 **	-0.12 ns
Na	0.12 ns	-0.24 ns
K	0.53 ***	0.07 ns
En planta:		
N	0.22 ns	0.16 ns
P	0.38 *	0.02 ns

*Relación entre las esporas y la colonización por sitio y por planta*

Al analizar todas las observaciones para las variables sitio y planta, la cantidad total de esporas y el porcentaje colonizado de la longitud de la raíz no estuvieron correlacionados entre sí de manera significativa ( $r = -0.04$ ). Sin embargo, al discriminar por sitio y por especie de planta, en algunos casos hubo relaciones significativas y, además, las mismas cambiaron en dirección y sentido (Tabla 8). En el sitio I, el porcentaje colonizado aumentó con la cantidad total de esporas encontradas en la rizósfera de las tres especies, mientras que en el sitio II el porcentaje disminuyó cuando aumentaron las esporas rizosféricas (Tabla 8). Al relacionar por especie de planta, se encontró que solo en *Poa rigidifolia* el porcentaje colonizado disminuyó con el aumento de esporas rizosféricas en el suelo. Tanto en los sitios III y IV como en los casos de *Festuca gracillima* y *Deschampsia flexuosa*, la relación entre colonización y esporas no fue significativa (Tabla 8).

**Tabla 7.** Efecto del suelo y de la especie vegetal sobre la concentración de N y P en la parte aérea de las tres gramíneas estudiadas en Tierra del Fuego. Para cada nutriente, letras distintas indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre sitios o entre especies. ns = no significativo.

**Table 7.** Effect of soil and plant on N and P concentrations in shoots of the three grasses studied in Tierra del Fuego. For each nutrient, different letters indicate significant differences ( $P < 0.05$ ) among sites or among species. ns = not significant.

	N (%)	P (%)
Sitio I	0.94 a	0.11 a
Sitio II	0.96 a	0.15 a
Sitio III	0.83 a	0.12 a
Sitio IV	1.01 a	0.13 a
<i>Festuca gracillima</i>	0.73 a	0.11 a
<i>Deschampsia flexuosa</i>	1.09 b	0.14 a
<i>Poa rigidifolia</i>	0.98 b	0.13 a
Sitio x especie	ns	ns

DISCUSIÓN

La cantidad total de esporas de hongos micorrízicos arbusculares en el suelo rizosférico de las tres gramíneas más frecuentes (*Festuca gracillima*, *Deschampsia flexuosa* y *Poa rigidifolia*) en pastizales degradados por el sobrepastoreo ovino en Tierra del Fuego fue dependiente de las características químicas del suelo, de la especie hospedante y de la inte-

**Tabla 8.** Parámetros correspondientes a la recta de ajuste de la relación entre el porcentaje colonizado de la raíz (CR) y la cantidad total de esporas ( $CR = a + b CT$ ). Los valores fueron calculados en conjunto y de manera separada para cada sitio y especie de planta.

**Table 8.** Parameters of the fitting straight line for the relationship between percentage of root length colonised (CR) and total spore counts ( $CR = a + b CT$ ). Overall values were calculated, as well as those corresponding to each site and plant species.

	n	a	b	r	P
Sitio y especie	29	45.4	-0.0003	-0.04	0.838
Sitio I	7	16.9	0.0217	0.77	0.044
Sitio II	8	63.7	-0.0058	-0.82	0.013
Sitio III	7	41.0	0.0038	0.28	0.535
Sitio IV	7	35.0	0.0009	0.14	0.764
<i>Festuca gracillima</i>	12	35.8	0.0044	0.07	0.395
<i>Deschampsia flexuosa</i>	5	49.1	-0.0049	-0.36	0.556
<i>Poa rigidifolia</i>	12	56.0	-0.0024	-0.62	0.033

racción entre ambas variables. En el mismo sentido, el porcentaje colonizado de la longitud de la raíz en las tres especies fue también dependiente de las mismas variables. Sendos análisis estadísticos coincidieron en establecer un mayor valor de significancia a la variable suelo antes que al hospedante sobre el control de los hongos micorrízicos arbusculares. Estos resultados son consistentes con la secuencia ocurrida en la dinámica de las comunidades vegetales sometidas a distintos regímenes de pastoreo y, como consecuencia de esta práctica, se desarrolla una cobertura y vegetación particular en cada sitio (Cingolani 1999), que además sería sustentada por un determinado nivel de fertilidad. La cantidad de esporas de hongos micorrízicos arbusculares ha seguido también esta secuencia que dependió de manera indirecta de la modalidad de pastoreo sostenida a través del tiempo.

Los sitios de mayor fertilidad también presentaron una mayor cantidad total de esporas, de manera tal que 9 de las 11 propiedades que definen la fertilidad del suelo se relacionaron de manera directa y significativa con la cantidad de esporas. Sin embargo, en la bibliografía se señala que una mayor fertilidad se corresponde con una menor abundancia de esporas (Hayman 1970; Hayman et al. 1975; Porter et al. 1978; Egerton-Warburton & Allen 2000), debido que a mayor fertilidad la planta podría asignar menos recursos carbonados para los exudados de raíz y seleccionar la especie de hongo micorrízico arbuscular que demande un menor consumo de hidratos de carbono (Johnson et al. 1992), disminuyendo así tanto la abundancia como la diversidad de esporas en el suelo. En este estudio, los sitios de mayor fertilidad presentaron una mayor cantidad de esporas; esto puede indicar que, en este caso, la fertilidad del suelo no sería el factor más importante en el control de la cantidad de esporas micorrízicas arbusculares. Es posible que, para las condiciones edafoclimáticas del norte de Tierra del Fuego, el modelo clásico postulado para otros climas, suelos, latitudes y comunidades vegetales no se cumpla y, por el contrario, que otros factores resulten más importantes que la fertilidad del suelo en el control de la cantidad y diversidad de esporas. En este sentido, existen trabajos en climas más benignos que indican que la esporulación micorrízica es dependiente tanto de la especie hospedante como de la cober-

tura vegetal (Anderson et al. 1984; Johnson et al. 1992; Bever et al. 1996). En el presente trabajo hemos encontrado una relación directa y significativa tanto entre la cobertura total y la cantidad total de esporas como entre la cobertura específica y el número de esporas en la rizósfera de cada gramínea.

Las tres especies hospedantes presentaron diferencias en el número de esporas micorrízicas arbusculares en su suelo rizosférico. Aunque en este trabajo los mecanismos que regulan la esporulación no fueron investigados, los resultados sugieren que hubo un efecto significativo del hospedante. Fue así que *Poa rigidifolia* (pasto corto) presentó en todos los ambientes una mayor cantidad de esporas rizosféricas por gramo de suelo respecto de *Festuca gracillima* (coirón). Se conoce que los pastos cortos poseen una mayor tasa de crecimiento relativo que los coirones (Posee 1997) y, por ende, una mayor demanda relativa de nutrientes para el crecimiento. En este sentido, nuestros resultados han sido consistentes; los pastos cortos tuvieron siempre una mayor concentración tanto de N como de P en su parte aérea, aunque para el caso de P la diferencia no fue significativa. Es posible que esta mayor demanda de nutrientes en *Poa rigidifolia* pueda requerir también una mayor dependencia por la asociación micorrízica para el crecimiento respecto de *Festuca gracillima*, y que sea esta una de las razones por las cuales hemos observado en todos los ambientes, tanto un mayor número de esporas como también una mayor colonización de raíces en *Poa rigidifolia* que en *Festuca gracillima*.

Los suelos rizosféricos de las plantas hospedantes también presentaron diferencias en la diversidad de esporas micorrízicas arbusculares. En este estudio, las esporas de *Glomus fasciculatum* fueron más abundantes. Este resultado concuerda con varios estudios que citan distintas especies del género *Glomus* como dominantes de comunidades de esporas en distintos sitios y comunidades vegetales (Johnson et al. 1992; Mc Gee et al. 1997; Egerton-Warburton & Allen 2000). Además, *Glomus fasciculatum* sería una especie de gran plasticidad de adaptación ante distintas condiciones edafoclimáticas y para colonizar a distintos hospedantes, debido a que también la hemos encontrado presente con altas proporciones en suelos de la Depresión del Río Salado en la provincia de Buenos Aires

(Mendoza & Pagani 1997). De todas maneras, no podemos dejar de mencionar que en la literatura se señala la existencia de una serie de especies afines a *Glomus fasciculatum* (sensu lato) que a menudo resultan difíciles de identificar (Koske 1985).

Al evaluar todas las combinaciones de sitio con especie, no encontramos relación entre la cantidad total de esporas rizosféricas y el porcentaje colonizado de la longitud de la raíz. La colonización en raíz tampoco se relacionó con ninguna de las propiedades químicas del suelo ni con los niveles de N y P encontrados en la planta. Sin embargo, al discriminar por sitio y por especie de planta, en algunos casos hubo relaciones significativas y, además, éstas tuvieron distinta dirección y sentido. Fue así que en el sitio I, una mayor cantidad de esporas en el suelo se correspondió con una mayor colonización en raíz; mientras que en el sitio II una mayor cantidad de esporas se correspondió con una menor colonización.

Este primer trabajo sobre comunidades micorrízicas realizado en suelos de la estepa fueguina sostiene la hipótesis que la comunidad vegetal y las características del suelo controlan la comunidad de hongos micorrízicos arbusculares. Los suelos ácidos de gran parte de la zona norte de Tierra del Fuego están sujetos a un extensivo pastoreo ovino que ocasiona una degradación de los pastizales nativos y determina uno de los mayores problemas para aumentar la productividad de la región (Posse et al. 1996). El pastoreo y el pisoteo descontrolado provocan cambios cuali y cuantitativos en la vegetación y en las características del suelo (Cingolani 1999). El ganado ovino juega un papel muy importante como regulador de la cantidad y calidad de la cobertura vegetal. Su mayor o menor influencia sobre un pastizal en vías de degradación podría inducir al sistema hacia un murtillar típico como el del sitio I o hacia un pastizal de un valor forrajero superior al inicial como es el caso del sitio IV. En este estudio, el sitio IV (intensamente pastoreado y pisoteado con altas cargas pero en períodos cortos y controlados) se diferenció claramente de los tres sitios restantes cuando se estudió su comportamiento mediante una análisis multivariado. Este sitio fue el que mostró mayor cobertura de *Poa rigidifolia* y de gramíneas en general, menor cobertura de murtilla y mayor fertilidad del suelo. Todos estos factores se correspondieron

con una mayor cantidad de esporas de hongos micorrízicos arbusculares. En el otro extremo se ubicó el sitio I, que fue pastoreado con mayor carga histórica pero de manera extensiva, y que mostró la menor cobertura de *Poa rigidifolia* y de gramíneas, alta cobertura de murtilla y suelo desnudo, menor fertilidad y menor cantidad y diversidad de esporas. En este estudio, una mayor cantidad y diversidad en la población de hongos micorrízicos arbusculares estuvo asociado con una mayor calidad forrajera del pastizal.

## BIBLIOGRAFÍA

- ANDERSON, RC; AE LIBERTA & LA DICKMAN. 1984. Interaction of vascular plants and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi across a soil moisture-nutrient gradient. *Oecologia* **64**:111–117.
- BAETTI, C; P BORRELLI & MB COLLANTES. 1993. Sitios glaciares y fluvio-glaciares del norte de Tierra de Fuego. Pp. 103–109 en: JM Paruelo; MB Bertiller; TM Schlichter & FR Coronado (eds). *Secuencia del deterioro en distintos ambientes patagónicos. Su caracterización mediante modelos y estados de transiciones*. Cooperación Técnica INTA-GTZ. San Carlos de Bariloche.
- BEVER, JD; JB MORTON; J ANTONOVICS & PA SCHULTZ. 1996. Host-dependent sporulation and species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in mown grassland. *J. Ecol.* **84**:71–82.
- BOWER, CA & LW WILCOX. 1965. Soluble salts. Pp. 933–951 en: CA Black (ed.). *Methods in soil analysis: agronomy*. 1ra edn. Am. Soc. Agron., Madison.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1979. *Fitosociología*. Ed. Blume, Madrid. 820 pp.
- BRAY, RH & LT KURTZ. 1945. Determination of total organic and available forms of phosphorus in soils. *Soil Sci.* **59**:39–45.
- BRENNER, JM & CS MULAVANEY. 1982. Nitrogen total. Pp. 595–624 en: CA Black (ed.). *Methods in soil analysis: agronomy*. 1ra edn. Am. Soc. Agron., Madison.
- BROWN, AM & C BLEDSOE. 1996. Spatial and temporal dynamics of mycorrhizas in *Jaumea carnosa*, a tidal saltmarsh halotype. *J. Ecol.* **84**:703–715.
- CHAPMAN, HD. 1965. Cation exchange capacity. Pp. 891–901 en: CA Black (ed.). *Methods in soil analysis: agronomy*. 1ra edn. Am. Soc. Agron., Madison.
- CINGOLANI, AM. 1999. *Efectos de 100 años de pastoreo ovino sobre la vegetación y suelos del norte de Tierra del Fuego*. Tesis de Doctorado, Universidad de Buenos Aires.
- CINGOLANI, AN; J ANCHORENA & MB COLLANTES. 1998. Landscape heterogeneity and long term animal production in Tierra del Fuego. *J. Range Manage.* **51**:79–87.
- COLLANTES MB; JA ANCHORENA & A CINGOLANI. 1999. The steppes of Tierra del Fuego: floristic and growthform patterns controlled by soil fertility and moisture. *Plant Ecol.* **140**:61–75.

- EGERTON-WARBURTON, LM & EB ALLEN. 2000. Shifts in arbuscular mycorrhizal communities along an anthropogenic nitrogen deposition gradient. *Ecol. Appl.* **10**:484–496.
- FUERZA AÉREA ARGENTINA. 1986. *Estadísticas meteorológicas*. Fuerza Aérea Argentina, Buenos Aires.
- GIOVANNETTI, M & B MOSSE. 1980. An evaluation of techniques for measuring vesicular arbuscular mycorrhizal infection in roots. *New Phytol.* **84**:489–500.
- HABIT, CT. 1973. *Programa de investigación sobre la producción ovina en la Patagonia Argentina*. Informe inédito, FAO. San Carlos de Bariloche.
- HALL, IR & BJ FISH. 1979. A key to endogonaceae. *T. Brit. Mycol. Soc.* **73**:261–270.
- HARTNETT, CD & GWT WILSON. 1999. Mycorrhizae influence plant community structure and diversity in tallgrass prairie. *Ecology* **80**:1187–1195.
- HAYMAN, DS. 1970. *Endogone* spores numbers in soil and vesicular-arbuscular mycorrhiza in wheat as influenced by season and soil treatment. *T. Brit. Mycol. Soc.* **54**:53–63.
- HAYMAN, DS; AM JOHNSON & I RUDDLEDSDIN. 1975. The influence of phosphate and crop species on *Endogone* spores and vesicular-arbuscular mycorrhiza under field conditions. *Plant Soil* **43**:489–495.
- JOHNSON, NC; D TILMAN & D WEDIN. 1992. Plant and soil controls on mycorrhizal fungi. *Ecology* **73**:2034–2042.
- KOREMBLIT, G & JA FORTE LAY. 1991. Contribución al estudio agroclimático del norte de Tierra del Fuego (Argentina). *Ans. Ins. Pat. Ser. Cs. Nats.* **20**:125–133.
- KOSKE, RE. 1985. *Glomus aggregatum* emended: a distinct taxon in the *Glomus fasciculatum* complex. *Mycologia* **77**:619–630.
- MCCUNE, B. 1991. *Multivariate analysis on the PC-ORD system*. Oregon State University, Corvallis.
- MC GEE, PA; GS PATTINSON; RA HEATH; CA NEWMAN & CJ ALLEN. 1997. Survival of propagules of arbuscular mycorrhizal fungi in soils in eastern Australia used to grow cotton. *New Phytol.* **135**:773–780.
- MCGONIGLE, TP; MH MILLER; DG EVANS; GL FAIRCHAILD & JA SWAN. 1990. A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol.* **115**:495–501.
- MENDOZA, R; MB COLLANTES; J ANCHORENA & S CAINZOS. 1995. Effects of liming and fertilization on forage yield and vegetation in dry health soils from southern Patagonia. *J. Plant Nutr.* **18**:401–420.
- MENDOZA, RE & E PAGANI. 1997. Influence of phosphorous nutrition on mycorrhizal growth response and morphology of mycorrhizae in *Lotus tenuis*. *J. Plant Nutr.* **20**:625–639.
- MILLER, JC; S RAJAPAPSE & RK GARBER. 1986. Vesicular-arbuscular mycorrhizae in vegetable crops. *Hortscience* **21**:974–984.
- MOORE, DM. 1983. *Flora of the Tierra del Fuego*. Anthony Nelson. Shropshire, England. 396 pp.
- MORTON, JB. 1988. Taxonomy of VA mycorrhizal fungi: classification, nomenclature, and identification. *Mycotaxon* **32**:267–324.
- MORTON, JB. 2000. *Germ plasm in the international collection of arbuscular and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi (INVAM)*. URL: <http://invam.caf.wvu.edu/>
- MORTON, JB; SP BENTIVENGA & DB BEVER. 1994. Discovery, measurement, and interpretation of diversity in endomycorrhizal fungi (Glomales, Zygomycetes). *Can. J. Botany* **73**:S25–S32.
- PEDERSEN, CT & DM SYLVIA. 1996. Mycorrhizal ecological implications of plant interactions. En: KG Mukerji (ed.) *Concepts in mycorrhizal research*. Handbook of vegetation science, vol 19/2. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht. 372 pp.
- PEECH, M. 1965. Hydrogen-ion activity. Pp. 914–926 en: CA Black (ed.). *Methods in soil analysis: agronomy*. 1ra edn. Am. Soc. Agron., Madison.
- PHILLIPS, JM & DS HAYMAN. 1970. Improved procedure for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *T. Brit. Mycol. Soc.* **55**:158–161.
- PORTER, WM; LK ABBOT & AD ROBSON. 1978. Field survey of the distributions of VA mycorrhizal fungi in relation to soil pH. *J. Appl. Ecol.* **24**:659–662.
- POSSE, G. 1997. *Interacción a nivel de comunidad entre la heterogeneidad de la vegetación y el pastoreo ovino en la estepa magallánica*. Tesis de Doctorado, Universidad de Buenos Aires.
- POSSE, G; J ANCHORENA & MB COLLANTES. 1996. Seasonal diets of sheep in the steppe region of Tierra del Fuego, Argentina. *J. Range Manage.* **49**:24–30.
- POSSE, G; J ANCHORENA & MB COLLANTES. 2000. Spatial micro-patterns in the steppe of Tierra del Fuego induced by sheep grazing. *J. Veg. Sci.* **11**:43–50.
- RIPOLL, MP. 1999. *Factores que regulan la asociación entre hongos vesículo-arbusculares y las gramíneas dominantes del Distrito Occidental Patagónico*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.
- RICHTER M & E VON WISTINGHAUSEN. 1981. Unterscheidbarkeit von humusfraktionen in boden bei unterschiedlicher bewirtschaftung. *Z. Pflanz. Bodenkunde* **144**:395–406.
- SAGPYA. 1996. *SAMLA (Sistema de Apoyo Metodológico para Laboratorios de Análisis). Determinación de formas inorgánicas de nitrógeno*. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentación, Buenos Aires. 14 pp.
- SMITH, SE & DJ READ. 1997. *Mycorrhizal symbiosis*. Academic Press, San Diego. 605 pp.
- TINKER, PB. 1978. Effects of vesicular-arbuscular mycorrhizas on plant nutrition and plant growth. *Physiol. Veg.* **16**:743–751.
- TOMMERUP, IC. 1992. Methods for the study of the population biology of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Method Microbiol.* **24**:23–51.
- TRAPPE, JM. 1981. *Acaulospora espinosa* sp. nov. with a key to the species of *Acaulospora*. *Mycotaxon* **2**:515–521.
- VAN DER HEIJDEN, MGA; JN KILRONOMOS; M URSIC; P MOUTOGLIS; R STREITWOLF-ENGEL ET AL. 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* **396**:69–72.