

Universidad Nacional de Córdoba
Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales
Carrera de Ciencias Biológicas



“Colonización y composición de morfotipos ectomicorrícicos en especies de la familia *Nothofagaceae*”

Lisandro Fernández

Directores: Dres. Eduardo R. Nouhra y Carlos Urcelay

Laboratorio de Micología

“Colonización y composición de morfotipos ectomicorrícicos en especies de la familia *Nothofagaceae*”

Tribunal Examinador

Nombre y Apellido: Firma:

Nombre y Apellido: Firma:

Nombre y Apellido: Firma:

Calificación:

Fecha:

“Colonización y composición de morfotipos ectomicorrícicos en especies de la familia *Nothofagaceae*”

Resumen

Los bosques Andinos Patagónicos de Argentina poseen una flora de origen Gondwánico, cuyo estrato arbóreo está dominado principalmente por especies de la familia *Nothofagaceae*. Todas estas especies son ectomicorrízicas (ECM) obligadas. En base a resultados de estudios previos, en el presente estudio se planteó observar los porcentajes de colonización y composición de morfotipos ECM entre especies hospedantes de la familia con distinto tipo fenológico de follaje. Aplicando técnicas de observación morfológica y cuantificación de morfotipos ECM, se buscó determinar si existen diferencias en la diversidad (dominancia y riqueza) y en el porcentaje de colonización ECM entre una especie hospedante perennifolia, *Nothofagus dombeyi* (coihue), y las especies hospedantes caducifolias, *Lophozonia alpina* (raulí) y *Lophozonia obliqua* (pellín). El muestreo se llevó a cabo en bosques monotípicos dentro del Parque Nacional Lanín (Neuquén, Argentina). Se identificaron 30 morfotipos ECM, de los cuales 20 estuvieron presentes en las tres especies hospedantes. Diversos morfotipos pudieron ser asociados con taxones particulares identificados previamente mediante técnicas moleculares. Se encontraron diferencias significativas en el valor de riqueza de morfotipos entre las dos especies caducifolias. En contraste, no se encontraron diferencias significativas en el porcentaje de colonización ni en la dominancia de morfotipos entre las tres especies hospedantes. Se concluye que el tipo de follaje, caducifolio vs. perennifolio, de las especies hospedantes estudiadas no afectaría al porcentaje de colonización ECM ni a la composición de morfotipos ECM asociados a sus raíces. Otras características ambientales y biológicas deberán ser evaluadas para comprender las causas de la relativa uniformidad registrada en las variables cuantificadas.

Palabras clave

Ectomicorrizas - Diversidad fúngica - Bosques templados - Patagonia

INTRODUCCIÓN

Las micorrizas se definen como un tipo de simbiosis entre plantas y hongos que se localiza en la raíz de la mayoría de las plantas terrestres (Smith & Read, 2008). Diferentes estudios morfo-anatómicos y filogenéticos evidencian la importancia y los procesos evolutivos ocurridos entre los hongos y las plantas (Smith & Read, 2008). De acuerdo al origen filogenético de los hongos, existen varios tipos de micorrizas. Se encuentran, a nivel global, las micorrizas arbusculares (MA), formadas por hongos pertenecientes a Glomeromycotina (Mucoromycota) (Spatafora *et al.*, 2016), que colonizan a más del 80% de las plantas terrestres, y las ectomicorrizas (ECM), que se encuentran en un 3% de las plantas terrestres. Éstas suelen formar extensos bosques sobre la superficie terrestre, particularmente en las zonas boreales y templadas, donde hongos de los Phylum Ascomycota y Basidiomycota, se asocian con especies arbustivas y arbóreas principalmente de las familias Fagaceae, Nothofagaceae, Myrtaceae, Dipterocarpaceae, Pinaceae, Salicaceae, Betulaceae y Fabaceae, entre otras (Ishida *et al.* 2007; Smith & Read, 2008).

El origen de las ECM se estima en 200 millones de años y actualmente se reconocen alrededor de 8000 especies de hongos ectomicorrícicos (Pirozynski, 1981; Cairney, 2000). A diferencia de las MA, las ECM se distinguen por la ausencia de penetración celular de las hifas fúngicas en las células radicales de sus plantas hospedantes (Smith & Read, 2008). La simbiosis ECM se caracteriza por la presencia de tres componentes estructurales de la colonización fúngica en los ápices radicales: 1- un “manto fúngico” constituido por hifas especializadas que envuelven a los ápices radicales a manera de capuchón denominado manto, 2- “la red de Hartig” (zona de intercambio de nutrientes), en donde las hifas del manto ingresan a la raíz ocupando los espacios intercelulares en la epidermis y la corteza, y 3- “el micelio externo o hifas emanantes”, que salen del manto al exterior para la exploración del suelo, sirviendo de nexo con las raíces de otras plantas (Simard *et al.*, 1995; Smith & Read, 2008). Generalmente, los hongos ECM degradan los compuestos orgánicos del suelo y le transfieren a la planta compuestos inorgánicos, facilitando de esta forma su nutrición (Smith & Read, 2008). Los hongos toman de las raíces carbohidratos y compuestos nitrogenados, entre otros elementos (Smith & Read, 2008). Sin embargo, el efecto neto del intercambio de nutrientes entre la planta y el hongo es difícil de predecir (Langley & Hungate, 2003; Tedersoo *et al.*, 2012).

Los bosques Andinos Patagónicos de Argentina poseen una flora de origen Gondwánica (van der Hammen & Cleef, 1983) cuyo estrato arbóreo, en la provincia fitogeográfica Subantártica, está dominado principalmente por varias especies de la familia Nothofagaceae (Cabrera, 1976; León *et al.*, 1998). Todas estas especies son ECM obligadas (Meyer, 1973;

Palfner, 2001). Existen especies caducifolias y perennifolias que difieren en sus características morfo-fisiológicas (Diehl *et al.*, 2003, 2008; Vivanco & Austin, 2008), lo cual influye en procesos ecosistémicos tales como el ciclado de nutrientes (Vivanco & Austin, 2008), afectando a las comunidades de hongos ECM a través de diferentes vías. Por un lado, mediante el aporte al suelo de materia orgánica de distinta calidad (Langley & Hungate, 2003), y por el otro, las plantas perennifolias fijando mayor cantidad de CO₂. Las plantas perennifolias están asociadas a comunidades micorrícicas más diversas (Andrew & Lilleskov, 2009) y a una mayor producción de esporocarpos de las especies fúngicas asociadas, por lo que la condición perennifolia de las plantas afecta la composición de la comunidad de hongos ECM (Andrew & Lilleskov, 2009). Por lo tanto, el carácter perenne o caducifolio del follaje afectaría el suministro de carbono a los simbiontes fúngicos y eventualmente la composición de los mismos. En este sentido, se han observado diferencias significativas entre las comunidades ECM asociadas a bosques de angiospermas y coníferas (Bills *et al.*, 1986; Villeneuve *et al.*, 1989; Nantel & Newman, 1992), sugiriendo una posible influencia de los hábitos de follajes (perennes vs. caducifolios) sobre las mismas. La mayoría de los estudios realizados han examinado el efecto de hospedadores arbóreos filogenéticamente distantes sobre las comunidades de hongos ECM (Horton & Bruns, 1998; Cullings *et al.*, 2000; Kennedy *et al.*, 2003; Richard *et al.*, 2005; Walker *et al.*, 2005; Ishida *et al.*, 2007) y pocos han estudiado la influencia del carácter perenne vs. caducifolio en especies arbóreas congéneres. La excepción la constituyen estudios sobre especies del género *Quercus*, en los que Morris *et al.* (2008, 2009) encontraron diferencias significativas en la colonización ECM, debidas principalmente a la composición del suelo.

Las dos aproximaciones metodológicas más utilizadas para el estudio de las comunidades ECM en raíces son: a) aplicación de técnicas moleculares a partir del tejido fúngico que se encuentra en las micorrizas y b) la descripción y caracterización morfológica del manto e hifas emanantes y rizomorfos, los cuales varían dependiendo de las especies simbiontes asociadas (Agerer, 2001). La aplicación de técnicas moleculares permite la identificación de especies de hongos que se encuentran colonizando las raíces con alta precisión (Gardes & Bruns, 1993; Horton & Bruns, 2001). Sin embargo, esta metodología no permite conocer el porcentaje de raíz colonizada por parte de los hongos. La segunda aproximación desarrollada principalmente por Agerer (1996, 1987-1999), puede utilizarse para estudiar y comparar varios aspectos de las comunidades ECM en relación a los ambientes y hospedantes arbóreos asociados, permitiendo estimar el porcentaje de colonización de cada muestra en particular y el tipo de bosque en estudio en general (Agerer, 1987-1999, 1995; Ingleby *et al.*, 1990; Agerer *et al.*, 2002). Además, permite comparar distintos escenarios ambientales o diferentes situaciones de uso de la tierra

(Longo *et al.*, 2011). En general, esta técnica se conoce como “morphotyping”. Ambas aproximaciones pueden ser consideradas complementarias.

En el presente estudio se propone comparar la composición de morfotipos fúngicos ECM en tres especies de la familia Nothofagaceae que coexisten regionalmente (aquéllas disponibles en el área de estudio) y que difieren en el tipo de follaje, siendo dos especies del tipo caducifolio, recircunscriptas recientemente en el género *Lophozonia* por Heenan & Smitsen (2013), *L. obliqua* (= *N. obliqua*) y *L. alpina* (= *N. alpina*), y una perennifolia, *N. dombeyi*. Este estudio complementa a un análisis previo realizado mediante una aproximación molecular por Nouhra *et al.* (2013).

Se postula que el porcentaje de colonización y la composición de morfotipos ECM asociados a las especies caducifolias y perennifolias son distintos debido a las diferencias biológicas entre ellas. En este sentido, y dados los antecedentes mencionados, se predice que el porcentaje de colonización y la diversidad de morfotipos ECM serán mayores en la especie perennifolia con respecto a aquéllas caducifolias.

OBJETIVOS

Objetivo general

Comparar la comunidad de ECM en tres especies de Nothofagaceae [un hospedante perennifolio, *N. dombeyi* (coihue), y dos hospedantes caducifolios, *L. alpina* (raulí) y *L. obliqua* (pellín)] en el Parque Nacional Lanín.

Objetivos específicos

- Evaluar la diversidad (dominancia y riqueza) de morfotipos ECM en dichos árboles.
- Determinar los porcentajes de colonización ECM en dichos árboles.
- Describir los morfotipos ectomicorrícicos más abundantes en las tres especies de Nothofagaceae mencionadas en base a sus caracteres fenotípicos.

MATERIALES Y METODOS

Área de estudio

Los muestreos se llevaron a cabo en bosques monotípicos de *N. dombeyi* (coihue), *L. obliqua* (pellín) y *L. alpina* (raulí), dentro del Parque Nacional Lanín, en la provincia de Neuquén, Argentina (Región andino-patagónica). Se seleccionaron tres áreas correspondientes a la distribución de las leñosas en estudio (fig. 1). En las Tablas 1 y 2 se especifican las características de los hospedantes y ubicación de los sitios de muestreo.



Figura 1. Ubicación geográfica de los sitios de muestreo.

Hospedante	Condición	Sitios	Réplicas por sitio
<i>N. dombeyi</i> (coihue)	Perennifolio	A, B, C	8
<i>L. obliqua</i> (pellín)	Caducifolio	A, B, C	8
<i>L. alpina</i> (raulí)	Caducifolio	A, B, C	8

Tabla 1. Hospedantes y cantidad de réplicas por sitio a muestrear, totalizando 72 muestras.

Sitio	Hospedante	Latitud	Longitud	Altitud (m)	Precipitación Media anual (mm)	Temperatura Media anual (°C)
A-P5	<i>L. obliqua</i>	-40.15	-71.506	850	2,000	8.3
B-P7	<i>L. obliqua</i>	-40.12	-71.657	715	2,200	9.4
C-P6	<i>L. obliqua</i>	-40.14	-71.489	916	1,790	7.8
A-C6	<i>N. dombeyi</i>	-40.12	-71.657	690	2,000	9.4
B-C8	<i>N. dombeyi</i>	-40.14	-71.470	907	1,790	7.8
C-C10	<i>N. dombeyi</i>	-40.15	-71.643	714	2,000	9.4
A-R6	<i>L. alpina</i>	-40.13	-71.657	769	2,000	8.3
B-R8	<i>L. alpina</i>	-40.13	-71.701	859	2,200	8.3
C-R4	<i>L. alpina</i>	-40.13	-71.458	974	1,790	8.3

Tabla 2. Localización geográfica y características climáticas de los sitios a estudiar. P: pellín (*L. obliqua*), C: coihue (*N. dombeyi*), R: raulí (*L. alpina*).

Diseño del muestreo

En cada una de los sitios de muestreo se recolectaron con sacabocado 8 muestras de raíces y suelo de 25 cm de diámetro x 20 cm de profundidad. Las muestras de suelo fueron tomadas de árboles maduros (Nourha et al. 2013), a una distancia de 50 a 100 cm aproximadamente del tronco principal, en la estación de otoño (2008), coincidiendo con el pico de fructificación y actividad fúngica en el suelo, según Longo *et al.* (2011) y Nourha *et al.* (2012). Las muestras fueron acondicionadas en bolsas de polietileno, etiquetadas y conservadas a 4° C hasta su posterior estudio en el laboratorio.

Separación de raíces

En el laboratorio, las raíces fueron separadas cuidadosamente de la muestra de suelo colocándolas en una bandeja con agua para facilitar la disgregación del suelo y separadas de los detritos con el uso de un tamiz de 2 mm bajo agua corriente. Las raíces separadas fueron colocadas en cápsulas de Petri y se extrajeron las partículas de tierra adheridas con el auxilio de pizetas con agua, pinzas y pinceles.

Caracterización ectomicorrícica

Para la caracterización ECM, los morfotipos fueron identificados y descritos bajo lupa estereoscópica WildM5A, a partir de los caracteres anatómicos y macro-morfológicos del manto. Estos incluyeron forma y tipo de ramificación del ápice radical, color del manto, presencia de hifas emanantes y otras estructuras, tales como, cristales, cistidios y rizomorfos (Agerer, 1991). A cada morfotipo se le asignó un número de identificación. Una vez diferenciados y caracterizados, cada morfotipo fue fotografiado bajo lupa. Cuando resultó dificultosa la diferenciación de morfotipos macroscópicamente similares, se realizaron preparados histológicos a fin de observar bajo microscopio los tejidos fúngicos que constituyen las capas del manto, según Agerer (1991).

Se define **morfotipo** como un tipo o el número de extremos radicales que presentan las mismas características morfológicas y se encuentran en general colonizados por al menos una especie fúngica en particular (Agerer, 1991). A los fines descriptivos, en la Tabla 3, se muestran dibujos esquemáticos de los sistemas de ramificación y la apariencia superficial, propuestos por Agerer (1987) y utilizados como referencia.

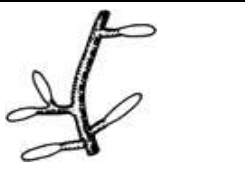
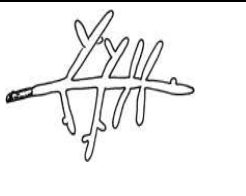
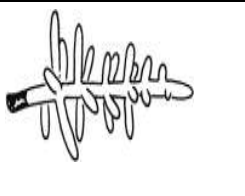
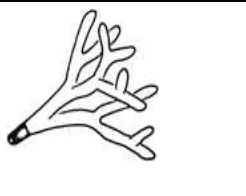
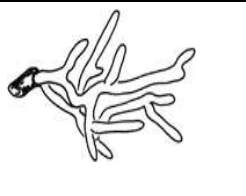
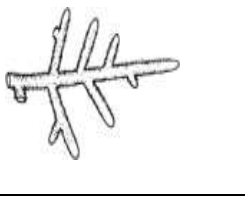
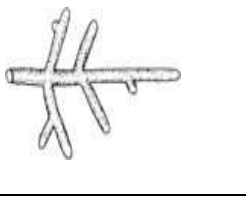
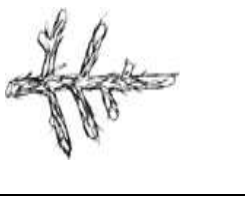
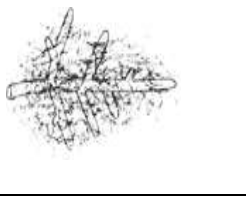
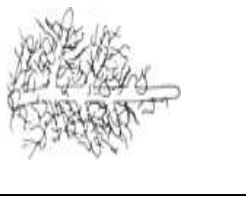
Sistema de ramificación				
				
monopodial simple	pinnada irregular	Pinnada/piramidal	dicotómica	irregular
Apariencia general de la superficie				
				
sin hifas emanantes	aterciopelada	con hifas emanantes	abundantes hifas emanantes	abundantes hifas emanantes, presencia de rizomorfos

Tabla 3. Representación esquemática del tipo de ramificación y apariencia de la superficie, según Agerer (1987).

Se realizó una identificación preliminar de algunos de los taxones presentes como simbionte fúngico en los diferentes morfotipos en base a descripciones de ectomicorrizas de Nothofagáceas de Patagonia (Argentina y Chile) previamente publicadas por diferentes autores (por ej. Agerer *et al.*, 1996; Fernández *et al.*, 2013, 2015; Nouhra *et al.*, 2013; Salgado Salomón *et al.*, 2017).

Cuantificación de las raíces ECM

La cuantificación ECM se determinó mediante la técnica de Gehring & Whitham (1994), con algunas modificaciones, según se describe a continuación. Se tomó una sub-muestra al azar donde las raíces fueron colocadas en cápsulas de Petri cuadrículadas con compartimentos de 1x1cm de lado (1cm²). Las raíces fueron sumergidas en agua corriente durante su análisis. Los ítems cuantificados fueron los siguientes:

- Extremos radicales colonizados activos (**Ca**): este valor se obtuvo de la sumatoria de los totales de los morfotipos, que presentaron caracteres óptimos para su diferenciación morfológica.
- Extremos radicales colonizados senescentes: corresponde al número total de extremos colonizados que se encontraron con cierto grado de deterioro. Esto se evidenció por manchas

en la coloración, presencia de rasgaduras en el manto, ápices quebrados, deshidratados, arrugados y ennegrecidos. Estos caracteres de deterioro dificultan la identificación y asignación a un tipo morfológico determinado.

- Extremos radicales indiferenciados: carecen de rasgos particulares que los identifiquen con la presencia de ECM.
- Extremos radicales no colonizados (**L**): corresponde al número total de puntas radicales no colonizadas.
- Extremos radicales totales (**T**): corresponde al número total de ápices analizados:

$$T = Ca + L$$

- Porcentaje de colonización: este valor fue calculado dividiendo el número de raíces colonizadas sobre el total de raíces cuantificadas, multiplicado por 100 (Gehring & Whithan, 1994):

$$\text{Porcentaje de colonización ECM} = (Ca / T) * 100$$

- Porcentaje de colonización por morfotipo: este porcentaje fue calculado para cada muestra dividiendo el número total de raíces colonizadas por cada morfotipo (**M**) por el total de raíces cuantificadas, multiplicado por 100 (Helm *et al.*, 1999):

$$\text{Porcentaje de colonización por morfotipo} = (M / T) * 100$$

Se calcularon dos índices de diversidad de morfotipos, riqueza y dominancia. La riqueza se calculó como el número de morfotipos diferentes encontrados en cada muestra. La dominancia se calculó mediante el índice de Simpson (**D**) para cada muestra:

$$D = \Sigma n(n-1) / N(N-1)$$

Donde **n** = número total de ápices individuales de cada morfotipo y **N** = número total de ápices colonizados (por todos los morfotipos).

Análisis estadístico

Para evaluar si existen diferencias en el porcentaje de colonización, la riqueza y la dominancia de morfotipos entre los 3 hospedantes, se realizó un análisis de la varianza (ANAVA, test de Fisher para comparar medias) de los datos a un factor: hospedadores con tres niveles. Dado que los valores de riqueza y dominancia no cumplieron con el supuesto de normalidad en todos los casos, los mismos fueron transformados logarítmicamente (base 10). Los análisis se realizaron en el programa Infostat (Di Rienzo, 2012).

RESULTADOS

Colonización ECM

Sobre un total de 72 muestras de suelo que fueron recolectadas, 24 por hospedante (8 por cada sitio), se cuantificaron 23120 extremos radicales. De este total, 9660 se consideraron senescentes y 265 estaban en estadio indiferenciado, por lo tanto fueron excluidos del análisis. De los 13195 extremos radicales restantes, 6412 se encontraron colonizados activos (48,594%), correspondiendo a 30 morfotipos ECM diferentes. En el Apéndice 1 se presentan los datos en detalle de cada muestra. En la Tabla 4 se detallan los principales morfotipos observados en este trabajo, definidos sobre la base de los esquemas presentados en la Tabla 3.





Morfotipo/ Identidad probable (M)	Manto (color)	Morfología	Hifas emanantes y rizomorfos	Imagen del morfotipo
M1 Cf. <i>Russula</i> sp. 1 (Agerer <i>et al.</i> , 1996)	Ápices castaño amarillento, castaño en la porción basal.	Ramificaciones monopodial pinnadas a irregularmente pinnadas generalmente agrupadas de a varias.	Hifas emanantes escasas, agrupadas. Superficie del manto de apariencia aterciopelada, cubierto por hifas cortas (cistidios).	
M2 Cf. <i>Inocybe</i> sp. 1	Ápices blanco crémeeo, beige en la porción basal.	Ramificaciones pinnadas a irregular pinnadas.	Hifas emanantes escasas, largas, formando cordones hifales delgados, hialinas.	
M3 Cf. <i>Cenococcum geophilum</i> (Agerer <i>et al.</i> , 1996; Flores <i>et al.</i> , 1997)	Ápices negros, de apariencia carbonosa.	No ramificado, monopodial, ápices cortos.	Hifas emanantes abundantes hifas emanantes, negras, largas a modo de setas, sin formar cordones hifales.	
M4 Cf. <i>Genea</i> sp. (Agerer <i>et al.</i> , 1996; Fernandez <i>et al.</i> , 2013)	Ápices castaños, más oscuros en la base.	Ramificación numerosas, irregulares a irregular pinnadas, algo tortuosas	Hifas emanantes abundantes, largas, hialinas con tonos dorados, rígidas, sin formar cordones hifales, con gran cantidad de partículas adheridas.	

Tabla 4. Características de los principales morfotipos definidos e identificación preliminar de algunos taxones fúngicos (continúa en pag. 10).







Morfotipo/ Identidad probable	Manto (color)	Morfología	Hifas emanantes y rizomorfos	Imagen del morfotipo
M5 Cf. <i>Aleurina</i> sp.	Ápices amarillo-anaranjados, traslucidos.	Ramificaciones pinnadas, ápices cortos, algo inflados. Superficie del manto granulosa por la presencia de cistidios globosos.	Hifas emanantes escasas o ausentes, sin rizomorfos.	
M6 Cf. <i>Tomentella</i> sp./ <i>Thelephora</i> sp. (Nouhra et al., 2013)	Ápices pardo grisáceo, algo verdosos en las puntas.	Ramificaciones piramidales pinnadas, agrupadas.	Hifas emanantes, hialinas, alargadas. Manto con hifas cortas en la superficie, de apariencia velutinosa a lanosa, con partículas de suelo adheridas.	
M7 Cf. <i>Cortinarius albocanus</i> (Agerer et al., 1996)	Ápices beige a castaños, blanquecino en la base. Las hifas del manto atrapan burbujas de aire, dando una apariencia plateada.	Ramificaciones generalmente monopodiales a irregulares.	Hifas emanantes y cordones hifales bien desarrollados (blanco brillante). Los cordones hifales conectan el manto de raíces próximas.	
M8 Cf. <i>Inocybe</i> sp. 2	Ápices amarillentos a castaño pálidos, con áreas blanquecinas con burbujas de aire atrapadas en las hifas externas.	Ramificaciones irregulares pinnadas, agrupadas.	Hifas emanantes hialinas, más o menos abundantes, alargadas. Superficie del manto irregular.	
M9 Cf. <i>Nothofagirhiza vinicolor</i> (Agerer et al., 1996)	Ápices castaños con áreas blancas y con brillos metálicos.	Ramificación monopodial pinnada a irregular.	Hifas emanantes muy alargadas y abundantes, rosado vinoso. Con aspecto lanoso y en general atrapando partículas del suelo.	
M10 <i>Nothofagirhiza marron</i>	Ápices castaños a pardos.	Ramificaciones irregulares.	Hifas emanantes hialinas, dispuestas irregularmente, aspecto aterciopelado del manto por la presencia de hifas cortas o cistidios.	

Tabla 4. Características de los principales morfotipos definidos e identificación preliminar de algunos taxones fúngicos (continúa en pag. 11).







Morfotipo/ Identidad probable	Manto (color)	Morfología	Hifas emanantes y rizomorfos	Imagen del morfotipo
M11 Cf. <i>Clavulina</i> sp. (Nouhra et al., 2013)	Ápices blancos, translucidos con la base castaño amarillenta.	Ramificaciones monopodiales simples.	Hifas emanantes hialinas dispuestas en grupos cubriendo casi toda la superficie del manto, alargadas y con partículas de suelo adheridas.	
M12 Cf. <i>Tomentella</i> sp. (Salgado Salomón et al., 2017)	Ápices y base castaño oscuro, manto opaco.	Ramificaciones irregular pinnadas, simples.	Hifas emanantes muy abundante y largas, dispuestas en mechones, castaño doradas.	
M13 <i>Nothofagirhiza</i> <i>castaña</i>	Ápices castaño amarillentos, algo translucidos.	Ramificaciones irregular pinnadas.	Hifas emanantes blanquecinas a hialinas, alargadas, muy abundantes, dando una apariencia lanosa.	
M14 Cf. <i>Tomentella</i> sp. (Salgado Salomón et al., 2017)	Ápices pardo verdosos.	Ramificaciones monopodial, simples.	Hifas emanantes largas, hialinas agregadas en pequeños fascículos y otras cortas distribuidas uniformemente en el manto.	
M15 Cf. <i>Laccaria</i> sp. (Godoy & Palfner, 1997)	Ápices cremesos, algo rosados.	Ramificaciones pinnadas a irregular pinnadas.	Hifas emanantes, cortas y cistidios en la superficie del manto, dando una apariencia terciopelada.	
M16 Cf. <i>Tomentella</i> sp. (Salgado Salomón et al., 2017)	Ápices castaño verdosos, pálidos algo translucidos.	Ramificaciones pinnadas a piramidales.	Hifas emanantes hialinas, maso menos cortas distribuidas de forma irregular sobre el manto.	

Tabla 4. Características de los principales morfotipos definidos e identificación preliminar de algunos taxones fúngicos (continúa en pag. 12).




Morfotipo/ Identidad probable	Manto (color)	Morfología	Hifas emanantes y rizomorfos	Imagen del morfotipo
M17 Cf. <i>Tomentella ellissi</i> (Fernan- dez <i>et al.</i> , 2013)	castaño-na- ranja hacia el ápice.	Ramificación irregular a dico- tómica.	aterciopelada con es- casas hifas emanan- tes.	
M18 Cf. <i>Russula</i> sp. 2 (Agerer <i>et al.</i> , 1996)	Castaño ama- rillento en la base, blanco translucido hacia los ápices.	Ramificaciones piramidales pin- nadas, bien desa- rolladas.	Hifas emanantes es- casas, alargadas, su- perficie finamente afelpada.	
M19 Cf. <i>Tuber</i> sp. (Agerer <i>et al.</i> , 1996)	Castaño oscu- ro.	Monopodial ape- nas ramificada.	Sin hifas emanantes, manto con brillo cé- reo.	

Tabla 4. Características de los principales morfotipos definidos e identificación preliminar de algunos taxones fúngicos.

Porcentaje de colonización

El porcentaje de colonización varió del 42 al 48% según el hospedante, sin observarse diferencias significativas entre ellos ($F=0,304$; $p=0,739$) (fig. 2).

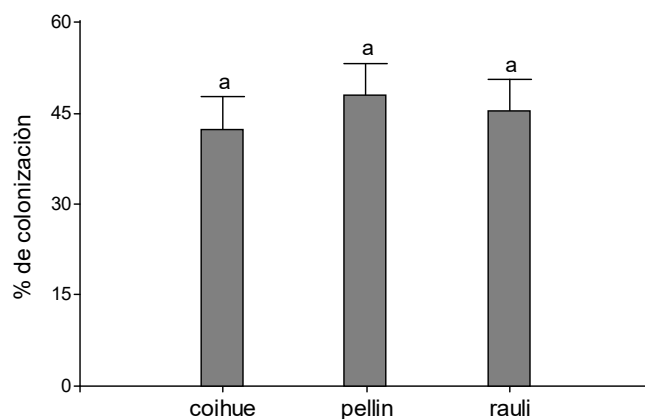


Fig. 2. Porcentaje de colonización por ECM en las tres especies de Nothofagáceas. Medias con igual letra no son significativamente diferentes.

Los morfotipos que presentan los mayores porcentajes de colonización (superiores al 2%) son diferentes en coihue (*N. dombeyi*) respecto a raulí (*L. alpina*) y pellín (*L. obliqua*), con la excepción del M3 (Tabla 5). En estas dos últimas especies, los morfotipos M3, M6, M7 y M17 presentan los mayores porcentajes de colonización, si bien el orden creciente es diferente entre ambas (Tabla 5).

coihue		pellín		raulí	
morfotipo	porcentaje de colonización	morfotipo	porcentaje de colonización	morfotipo	porcentaje de colonización
M9	10.71	M6	16.31	M17	12.14
M2	7.84	M17	10.63	M3	11.44
M3	4.48	M3	6.39	M6	4.98
M1	3.49	M7	2.56	M7	3.01
M15	3.25	M8	2.44	M12	2.27
M4	2.46	otros (20)	10.63	otros (21)	15.31
M14	2.24				
otros (18)	12.87				

Tabla 5. Porcentaje de colonización por morfotipos ECM en las tres especies de Nothofagáceas. Se muestran los valores de los morfotipos más frecuentes (porcentajes > 2%), en orden descendente, y los restantes en conjunto [otros (cantidad de morfotipos)].

Composición de morfotipos ECM

Del total de morfotipos identificados (30), 20 se encontraron en las tres especies hospedantes, en tanto que dos fueron exclusivos de raulí (*L. alpina*) y otros dos de pellín (*L. obliqua*). De los seis morfotipos restantes, uno se encontró en pellín y en raulí, dos en pellín y coihue, y tres en coihue y raulí.

Los valores de riqueza de morfotipos en cada especie hospedante se ubicaron entre 4-7 (fig. 3), con un mínimo de 1 y un máximo de 13-14 en algunas muestras de las tres especies. Sólo se observaron diferencias significativas entre pellín y raulí ($F=2,425$; $p=0,096$), las dos especies caducifolias. Este último presentó un valor de riqueza significativamente mayor respecto a pellín, mientras que coihue (*N. dombeyi*) no mostró diferencias significativas respecto a las otras dos especies (fig. 3).

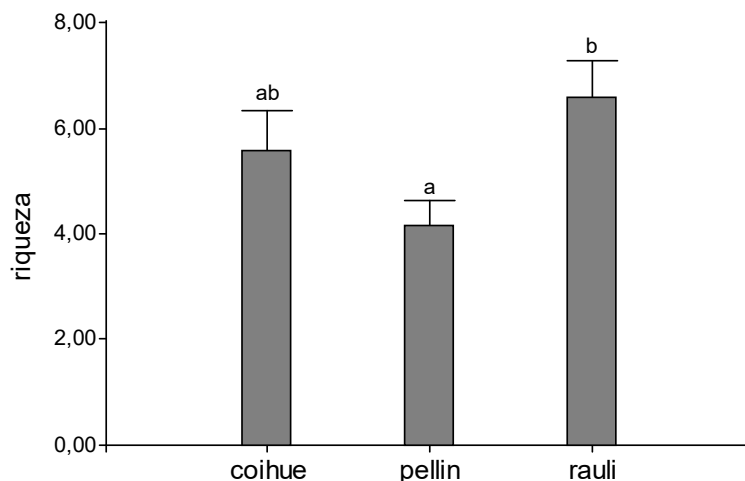


Fig 3. Riqueza de morfotipos ECM en las tres especies de Nothofagáceas. Letras distintas muestran diferencias significativas entre medias.

Los valores calculados para cuantificar la dominancia se ubicaron alrededor de 0,45 en las tres especies hospedantes (fig. 4), sin registrarse diferencias significativas entre las mismas ($F=0,934$; $p=0,398$).

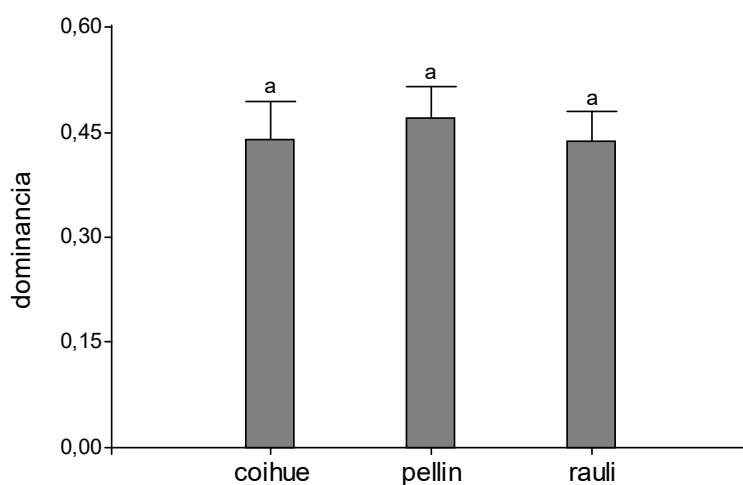


Fig 4. Dominancia de morfotipos ECM en las tres especies de Nothofagáceas. Medias con igual letra no son significativamente diferentes.

DISCUSIÓN

En este trabajo se planteó como objetivo evaluar si existen diferencias en el porcentaje de colonización ECM y en la composición de morfotipos asociados entre especies hospedantes de la

familia Nothofagaceae (géneros *Nothofagus* y *Lophozonia*) de tipo perennifolia y caducifolias. Los resultados no mostraron entre las especies hospedantes diferencias significativas en los porcentajes de colonización y de dominancia de morfotipos ECM. Esto se contrapone con estudios anteriores en especies de tipo caducifolias y perennifolias de *Quercus* (por ej. Morris *et al.*, 2008). En cuanto a la riqueza de morfotipos, hubo diferencias significativas entre las dos especies hospedantes caducifolias, pellín (*N. obliqua*) y raulí (*L. alpina*). Estos resultados sugieren que el tipo de follaje no afecta la composición de morfotipos ectomicorrícicos en especies de Nothofagáceas. Al respecto, Nouhra *et al.* (2013), analizando secuencias de rADN, no observaron diferencias significativas en la composición de las comunidades y la biodiversidad fúngica asociada a cada una de las tres especies de Nothofagáceas (72 especies en base a 97% de similitud de secuencias ITS), por lo que tampoco existen diferencias a este nivel al contrastarse las especies hospedantes.

Los porcentajes de colonización cuantificados (42-48%) son menores a los registrados en estudios previos realizados en especies de Nothofagaceae de la Patagonia, en los que supera el 70% (Diehl *et al.*, 2008; Longo *et al.*, 2011; Fernández *et al.*, 2013, 2015). Estos valores se registraron en otoño, siendo esta la estación más favorable, según se ha observado en raulí (*L. alpina* = *N. alpina* = *N. nervosa*; Fernández *et al.*, 2015). El porcentaje de colonización fue similar en las tres especies hospedantes analizadas, por lo que estos bajos porcentajes podrían deberse al efecto de condiciones climatológicas adversas a nivel local que afectaron la colonización durante el período analizado (por ej. la erupción del volcán Chaitén en el año 2008).

Entre los morfotipos encontrados en las especies hospedantes, algunos presentan características anatómicas que se corresponden con taxones particulares, como por ejemplo el M19 con *Tuber* sp. (según Agerer *et al.*, 1996) o el M3 con *Cenococcum geophilum* (según Flores *et al.*, 1997). *Cenococcum geophilum* ha sido encontrado en asociación con varias especies hospedantes de *Nothofagus* [por ej. Flores *et al.* (1997), Fernández *et al.* (2013), Nouhra *et al.* (2013)], así como en otras especies de árboles nativos e introducidos (Garrido, 1988), respondiendo a su naturaleza cosmopolita y a su carácter generalista como simbiote. De hecho, el M3 presentó uno de los mayores porcentajes de colonización en las tres especies hospedantes. Las características de varios morfotipos descritos en este trabajo se corresponden con ECM de Nothofagaceae identificados mediante estudios moleculares en el Parque Nacional Lanín (Nouhra *et al.*, 2013), tales como *Clavulina*, *Tomentella* sp., *Cortinarius* sp. e *Inocybe* sp. Esto confirma la identificación de las muestras analizadas en este estudio. Se ha demostrado que especies micobiontes muy comunes, *Laccaria*, *Cenococcum*, *Clavulina*, *Inocybe* y *Tomentella*,

poseen poca preferencia en relación a sus hospedantes, lo que indicaría su asociación ambigua con las tres especies de Nothofagaceae estudiadas (Horton & Bruns, 1998; Kennedy *et al.*, 2003; Richard *et al.*, 2005; Nara, 2006; Ishida *et al.*, 2007; Morris *et al.*, 2008; Tedersoo *et al.*, 2008). Además, el M9, *Nothofagirhiza vinicolor*, podría tratarse de una especie de *Cortinarius* aún no descripta (Kuhar *et al.*, no publicado).

Nouhra *et al.* (2013) encontraron una comunidad ECM relativamente diversa en cuanto a grupos taxonómicos, con algunos linajes predominantes (por ej. /cortinarius, /inocybe, /tomantella-telephora), siendo estas comunidades altamente similares entre las especies hospedantes de Nothofagáceas. Estos linajes ECM también predominan en especies de Nothofagaceae de Nueva Zelanda y Australia (Tedersoo *et al.*, 2008, 2009). Si bien en este trabajo solo se encontraron diferencias significativas en la riqueza de morfotipos entre las dos especies caducifolias (pellín y raulí), las comunidades ECM presentan algunas diferencias en composición entre los tres hospedantes, de acuerdo a los porcentajes de colonización de morfotipos registrados. Sin embargo, analizando en conjunto los porcentajes de colonización por morfotipo y los valores de dominancia calculados, se puede deducir que en las tres especies hospedantes ningún morfotipo es dominante. En consecuencia, las diferencias en los porcentajes de colonización de los distintos morfotipos entre las especies de Nothofagáceas no son significativas, por lo que se podría pensar que se trata de comunidades bastante similares.

La falta de diferenciación de la comunidad ECM entre las especies hospedantes podría deberse a la proximidad genética entre las especies de Nothofagáceas, favorecida además por la ocurrencia de hibridación natural interespecífica registrada (por ej. Donoso *et al.*, 1990; Quiroga *et al.*, 2005). Al respecto, Ishida *et al.* (2007) encuentran que especies hospedantes cercanas taxonómicamente están asociadas a comunidades ECM similares, habiendo estudiado hospedantes de las familias Pinaceae, Betulaceae y Fagaceae. Por su parte, Horton & Bruns (1998) y Cullings *et al.* (2000), no encontraron diferencias en la composición de las comunidades ECM asociadas a árboles hospedantes de diferentes géneros de Pinaceae (*Pseudotsuga-Pinus* y *Pinus-Picea*, respectivamente). En el caso particular de especies de *Nothofagus* subgén. *Nothofagus*, la filogenia basada en ADN del cloroplasto está estructurada geográficamente, según registraron Acosta & Premoli (2010) estudiando 10 localidades regularmente distribuidas a lo largo de un rango latitudinal desde Neuquén hasta Tierra del Fuego. Esto significa que un único haplotipo es compartido por todas las especies de una misma localidad, que a su vez es diferente de las restantes. En cuanto a Nothofagáceas del género *Lophozonia*, las secuencias de ADN del cloroplasto son altamente conservadas entre poblaciones de *L. obliqua* (pellín) y *L. alpina* (raulí; = *N. nervosa*) según Acosta & Premoli (2010), que

incluyeron estas especies como grupo externo. Teniendo en cuenta estos antecedentes, y a pesar de la diferente escala de análisis estudiada por Acosta & Premoli (2010), una posible explicación para la similitud de las comunidades ECM asociadas a las Nothofagáceas podría ser la combinación de cercanía filogenética y coocurrencia espacial de las especies hospedantes, quizás produciendo un efecto de homogeneización de la comunidad ECM asociada.

CONCLUSIONES

Se observaron diferencias significativas en la riqueza de morfotipos solo entre las especies caducifolias (pellín y raulí).

No se observaron diferencias significativas en el porcentaje de colonización y la dominancia de morfotipos entre los tres hospedantes.

Una alta proporción de los morfotipos (20 de 30 identificados) está presente, en porcentajes variables, en las tres especies hospedantes.

La naturaleza caducifolia o perennifolia del follaje de las especies hospedantes no afectaría al porcentaje de colonización ECM ni a la composición de morfotipos ECM asociados.

APRECIACIONES FINALES

- Se sugiere realizar muestreos en diferentes estaciones, dadas las diferencias fenológicas entre las especies hospedantes y sus hongos asociados.
- Sería conveniente replicar los análisis en diferentes localidades, distantes a lo largo del rango de distribución latitudinal de las especies de Nothofagáceas, a los fines de evaluar si existe relación sitio-diversidad de micorrizas.
- Se sugiere estudiar el factor altitud en las distintas latitudes y dentro de cada sitio, puesto que la altura del cordón montañoso andino disminuye hacia el sur. Es interesante destacar que a lo largo del gradiente latitudinal muestreado por Acosta & Premoli (2010), la altitud del cordón montañoso andino disminuye hacia el sur. La diversidad de las comunidades ECM podría estudiarse en relación a esta variable ya que Nouhra *et al.* (2013) encontraron que la altitud tiene un fuerte efecto sobre la estructura de las comunidades ECM asociadas con Nothofagaceas. De esta manera, se podría evaluar si la diversidad de las comunidades ECM se relacionan en tiempo y espacio con los hospedantes de la región.

BIBLIOGRAFÍA

- Acosta, M.C. & Premoli, A.C. (2010). Evidence of chloroplast capture in South American *Nothofagus* (subgenus *Nothofagus*, Nothofagaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 54: 235-242.
- Agerer, R. (1986). Studies on ectomycorrhizae II. *Mycotaxon* 26: 473-492.
- Agerer, R. (1987-1999). *Colour Atlas of Ectomycorrhizae*. Ed. Einhorn-Verlag (Munich).
- Agerer, R. (1991). Characterization of ectomycorrhiza. En: Norris, J.R., Read, D.J., Varma, A.K. (eds), Techniques for the study of mycorrhiza. *Methods Microbiology* 23: 25-73.
- Agerer, R. (1995). Anatomical characteristics of identified ectomycorrhizas: an attempt towards a natural classification. En: *Mycorrhiza* (pp. 685-734). Springer Berlin Heidelberg.
- Agerer, R., Danielson, R.M., Egli, S., Ingleby, K., Luoma, D. & Treu, R. (1996) Descriptions of ectomycorrhizae I. Einhorn-Verlag, Schwäbisch Gmünd.
- Agerer, R., Grote, R. & Raidl, S. (2002). The new method micromapping, a means to study species-specific associations and exclusions of ectomycorrhizae. *Mycological Progress* 1: 155-166.
- Andrew, C. & Lilleskov, E.A. (2009). Productivity and community structure of ectomycorrhizal fungal sporocarps under increased atmospheric CO₂ and O₃. *Ecology Letters* 12: 813-822.
- Bills, G.F., Holtzman, G.I. & Miller Jr, O.K. (1986). Comparison of ectomycorrhizal-basidiomycete communities in red spruce versus northern hard wood forests of West Virginia. *Canadian Journal of Botany* 64: 760-768.
- Cabrera, A.L. (1976). Regiones fitogeográficas argentinas. Acme, Buenos Aires. 85 pp. (Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería ; Tomo 2 fasc. 1).
- Cairey, J.W. (2000). Evolution of mycorrhiza systems. *Naturwissenschaften* 87: 467-475.
- Cullings, K.W., Vogler, D.R., Parker, V.T. & Finley, S.K. (2000). Ectomycorrhizal specificity patterns in a mixed *Pinus contorta* and *Picea engelmannii* Forest in Yellowstone National Park. *Applied and Environmental Microbiology* 66: 4988-4991.
- Diehl, P., Mazzarino, M.J. & Fontenla, S. (2008). Plant limiting nutrients in Andean-Patagonian woody species: effects of interannual rain fall variation, soil fertility and mycorrhizal infection. *Forest Ecology and Management* 255: 2973-2980.
- Diehl, P., Mazzarino, M.J., Funes, F., Fontenla, S., Gobbi, M. & Ferrari, J. (2003). Nutrient conservation strategies in native Andean-Patagonian forests. *Journal of Vegetation Science* 14: 63-70.
- Di Rienzo, J., Robledo, W., Casanoves, F., Balzarini, M., González, L., Guzmán, A. & Tablada, E. (2001). Infostat. Versión Beta. Estadística y Biometría, Facultad de Ciencias

Agropecuarias, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba.

- Donoso, C., Morales, J. & Romero, M. (1990). Hibridación natural entre roble (*Nothofagus obliqua*) (Mirb) Oerst. y raulí (*N. alpina*) (Poepp. & Endl.) Oerst, en bosques del sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 63: 49-60.
- Fernández, N.V., Marchelli, P. & Fontenla, S.B. (2013). Ectomycorrhizas naturally established in *Nothofagus nervosa* seedlings under different cultivation practices in a forest nursery. *Microbiological Ecology* 66: 581-592.
- Fernández, N.V., Marchelli, P., Gherghel, F., Kost, G. & Fontenla, S.B. (2015). Ectomycorrhizal fungal communities in *Nothofagus nervosa* (Raulí): A comparison between domesticated and naturally established specimens in a native forest of Patagonia, Argentina. *Fungal Ecology* 18: 36-47.
- Gehring, C.A. & Whithan, T.G. (1994). Interactions between above ground herbivores and the mycorrhizal mutualists of plants. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 251-255.
- Gardes, M. & Bruns, T.D. (1993). ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes application to the identification of mycorrhizae and rusts. *Molecular Ecology* 2: 113-118.
- Godoy, R. & Palfner, G. (1997). Ectomycorrhizae in *Nothofagus alpina* (P. et E.) Oerst and *N. dombeyi* (Mirb.) Oerst. of Southern Chile. *Boletín Micológico* 12: 55-61.
- Heenan, P.B & Smitsen, R.D. (2013). Revised circumscription of *Nothofagus* and recognition of the segregate genera *Fuscospora*, *Lophozonia*, and *Trisyngyne* (Nothofagaceae). *Phytotaxa* 146: 1-31.
- Helm, D.J., Allen, E.B. & Trappe, J.M. (1999). Plant growth and ectomycorrhiza formation by transplants on deglaciated land near Exit Glacier, Alaska. *Mycorrhiza* 8: 297-304.
- Horton, T.R. & Bruns, T.D. (1998). Multiple-host fungi are the most frequent and abundant ectomycorrhizal types in a mixed stand of Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) and bishop pine (*Pinus muricata*). *New Phytologist* 139: 331-339.
- Horton, T.R. & Bruns, T.D. (2001). The molecular revolution in ectomycorrhizal ecology: peeking into the black-box. *Molecular Ecology* 10: 1855-1871.
- Ingleby, K., Mason, P.A., Last, F.T. & Fleming, L.V. (1990). *Identification of ectomycorrhizas* (No. 5). HMSO.
- Ishida, T.A., Nara, K. & Hogetsu, T. (2007). Host effects on ectomycorrhizal fungal communities: insight from eight host species in mixed conifer-broadleaf forests. *New Phytologist* 174: 430-440.
- Kennedy, P.G., Izzo, A.D. & Bruns, T.D. (2003). There is high potential for the formation of common mycorrhizal networks between under storey and canopy trees in a mixed

- evergreen forest. *Journal of Ecology* 91: 1071-1080.
- Langley, J.A. & Hungate, B.A. (2003). Mycorrhizal controls on below ground litter quality. *Ecology* 84: 2302-2312.
- León, R.J.C., Bran, D., Collantes, M., Paruelo, J.M. & Soriano, A. (1998). Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. *Ecología Austral* 8: 125-144.
- LePage, B.A., Currah, R.S., Stockey, R.A. & Rothwell, G.W. (1997). Fossil ectomycorrhizae from the Middle Eocene. *American Journal of Botany* 84: 410-411.
- Longo, S., Urcelay, C. & Nouhra, E. (2011). Long-term effects of fire on ectomycorrhizas and soil properties in *Nothofagus pumilio* forests in Argentina. *Forest Ecology and Management* 262: 348–354.
- Meyer, F.H. (1973). Distribution of ectomycorrhizae in native and man-made forests. *Ectomycorrhizae: their ecology and physiology*, pp. 79-105.
- Morris, M.H., Smith, M.E., Rizzo, D.M., Rejmánek, M. & Bledsoe, C.S. (2008). Contrasting ectomycorrhizal fungal communities on the roots of co-occurring oaks (*Quercus* spp.) in a California woodland. *New Phytologist* 178: 167-176.
- Morris, M.H., Pérez-Pérez, M.A., Smith, M.E. & Bledsoe, C.S. (2009). Influence of host species on ectomycorrhizal communities associated with two co-occurring oaks (*Quercus* spp.) in a tropical cloud forest. *FEMS Microbiology Ecology* 69: 274-287.
- Natell, P. & Neumann, P. (1992). Ecology of ectomycorrhizal-basidiomycete communities on a local vegetation gradient. *Ecology* 77: 99-117.
- Nara, K. (2006). Ectomycorrhizal networks and seedling establishment during early primary succession. *New Phytologist* 169: 169-178.
- Nouhra, E.R., Urcelay, C., Longo, M.S. & Fontenla, S. (2012). Differential hypogeous sporocarp production from *Nothofagus dombeyi* and *N. pumilio* forests in southern Argentina. *Mycologia* 104: 45-52.
- Nouhra, E., Urcelay, C., Longo, S. & Tedersoo, L. (2013). Ectomycorrhizal fungal communities associated to *Nothofagus* species in Northern Patagonia. *Mycorrhiza* 23: 487-496.
- Palfner, G. (2001). *Taxonomisch Studien an Ektomykorrhizen aus den Nothofagus- Waldern Mittelsudchiles*. J. Cramer.
- Pirozynski, K. A. (1981). Interactions between fungi and plants through the ages. *Canadian Journal of Botany*, 59: 1824-1827.
- Quiroga, P., Vidal Russell, R. & Premoli A.C. (2005). Evidencia morfológica e isoenzimática de hibridación natural entre *Nothofagus antarctica* y *N. pumilio* en el noroeste patagónico.

Bosque 26: 25-32.

- Richard, F., Millot, S., Gardes, M. & Selosse, M.A. (2005). Diversity and specificity of ectomycorrhizal fungi retrieved from an old-growth Mediterranean forest dominated by *Quercus ilex*. *New Phytologist* 166: 1011-1023.
- Simard, S. (1995). Interspecific carbon transfer in ectomycorrhizal tree species mixtures. PhD Thesis, Oregon State University.
- Smith, SE & Read, D.J. (2008). *Mycorrhizal symbiosis*. 3rd edition. Academic Press, Amsterdam, Boston.
- Salgado Salomón, M.E., Barroetaveña, C., Pildain, M.B., Kuhar, F. & Rajchenberg, M. (2017). *Tomentella* (Thelephorales, Basidiomycota) en bosques de Nothofagaceae de Patagonia, Argentina: micorrizas de nuevas especies. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 53: 423-434.
- Spatafora, J.W., Chang, Y., Benny, G.L., Lazarus, K., *et al.* (2016). A phylum-level phylogenetic classification of zygomycete fungi based on genome-scale data. *Mycologia* 108: 1028-1046.
- Taylor, T.N., Galtier, J. & Axsmith, B.J. (1994). Fungi from the Lower Carboniferous of central France. *Review of Palaeobotany and Palynology* 83: 253-260.
- Tedersoo, L., Bahram, M., Toots, M., Diedhiou, A.G., *et al.* (2012). Towards global patterns in the diversity and community structure of ectomycorrhizal fungi. *Molecular Ecology* 21: 4160-4170.
- van der Hammen, T. & Cleff, A.M. (1983). Datos para la Historia de la Flora Andina. *Revista Chilena de Historia Natural* 56: 97-107.
- Villeneuve, N., Grandtner, M.M. & Fortin, J.A. (1989). Frequency and diversity of ectomycorrhizal and saprophytic macrofungi in the Laurentide Mountains of Quebec. *Canadian Journal of Botany* 67: 2616-2629.
- Vivanco, L. & Austin, A.T. (2008). Tree species identity alters forest litter decomposition through long-term plant and soil interactions in Patagonia, Argentina. *Journal of Ecology* 96: 727-736.
- Walker, J.F., Miller, O.K. Jr. & Horton, J.L. (2005). Hyperdiversity of ectomycorrhizal fungus assemblages on oak seedlings in mixed forests in the southern Appalachian Mountains. *Molecular Ecology* 14: 829-838.

Apéndice 1. Datos cuantificados por muestra (continúa en pag. 23).

Hospedante	Sitio	Riqueza de morfotipos	Dominancia de morfotipos	Ápices radicales senescentes	Ápices radicales no colonizados	Ápices radicales colonizados activos	Porcentaje de colonización ECM
Coihue	10	2	0,6111111	201	115	124	7,2580645
Coihue	10	5	0,53	109	13	38	65,789474
Coihue	10	10	0,4608581	91	96	292	67,123288
Coihue	10	5	0,2339181	102	76	95	20
Coihue	10	2	0,3333333	15	89	92	3,2608696
Coihue	10	5	0,3257467	132	63	101	37,623762
Coihue	10	6	0,492604	135	43	196	78,061224
Coihue	6	12	0,2063392	88	55	194	71,649485
Coihue	6	13	0,1104417	87	78	162	51,851852
Coihue	6	5	0,3522174	212	15	233	93,562232
Coihue	6	12	0,1555927	103	36	191	81,151832
Coihue	6	2	0,8461538	115	70	83	15,662651
Coihue	6	11	0,2295392	113	142	240	40,833333
Coihue	6	4	0,1785714	162	143	151	5,2980132
Coihue	6	6	0,3042952	92	110	168	34,52381
Coihue	6	7	0,2510885	112	63	116	45,689655
Coihue	8	7	0,2170207	244	94	218	56,880734
Coihue	8	1	1	50	55	106	48,113208
Coihue	8	6	0,4635911	74	39	106	63,207547
Coihue	8	4	0,3225806	83	91	154	40,909091
Coihue	8	2	0,9814814	176	193	301	35,880399
Coihue	8	3	0,3422459	192	176	210	16,190476
Coihue	8	1	1	93	35	36	2,7777778
Coihue	8	3	0,575	154	38	54	29,62963
Pellín	5	4	0,4283121	85	72	130	44,615385
Pellín	5	4	0,4435064	115	67	123	45,528455
Pellín	5	3	0,3614299	213	137	291	52,920962
Pellín	5	4	0,2465986	66	98	147	33,333333
Pellín	5	5	0,6579488	133	21	104	79,807692
Pellín	5	2	0,9306269	50	30	170	82,352941
Pellín	5	0	0	8	7	7	0
Pellín	5	2	0,7908496	126	32	50	36
Pellín	6	3	0,4420168	112	1	36	97,222222
Pellín	6	3	0,3333333	239	82	91	9,8901099
Pellín	6	6	0,3657936	186	97	322	69,875776
Pellín	6	3	0,4908833	72	115	261	55,938697
Pellín	6	2	0,5714285	206	198	219	9,5890411
Pellín	6	1	1	30	11	22	50
Pellín	6	5	0,3445054	56	124	229	45,851528
Pellín	7	3	0,5454545	79	34	56	39,285714
Pellín	7	5	0,5289514	212	138	210	34,285714
Pellín	7	5	0,6449982	94	38	190	80
Pellín	7	5	0,2575757	153	42	54	22,222222
Pellín	7	4	0,82170543	181	130	173	24,855491
Pellín	7	4	0,37635335	165	15	143	89,51049
Pellín	7	6	0,5143859	231	162	238	31,932773
Pellín	7	6	0,2626262	70	13	68	80,882353
Pellín	7	6	0,319073084	184	99	133	25,56391
Pellín	7	4	0,314264597	190	215	380	43,421053

Apéndice 1. Datos cuantificados por muestra (continuación).

Hospedante	Sitio	Riqueza de morfotipos	Dominancia de morfotipos	Apices radicales senescentes	Ápices radicales no colonizados	Ápices radicales colonizados	Porcentaje de colonización ECM
Pellín	7	13	0,210928962	117	34	95	64,210526
Raulí	4	2	0,590769231	113	217	243	10,699588
Raulí	4	10	0,702579979	60	75	246	69,512195
Raulí	4	2	0,952380952	84	29	71	59,15493
Raulí	4	4	0,625730994	119	78	97	19,587629
Raulí	4	4	0,611111111	29	5	33	84,848485
Raulí	4	4	0,571428571	110	231	239	3,3472803
Raulí	4	8	0,287339972	215	189	227	16,740088
Raulí	6	13	0,227070707	125	136	236	42,372881
Raulí	6	10	0,172282505	214	178	281	36,654804
Raulí	6	7	0,304347826	105	95	142	33,098592
Raulí	6	14	0,327536232	263	13	83	84,337349
Raulí	6	11	0,63705157	199	69	293	76,450512
Raulí	6	6	0,693223443	161	117	222	47,297297
Raulí	6	6	0,163306452	66	47	79	40,506329
Raulí	6	3	0,636060718	121	39	113	65,486726
Raulí	6	5	0,398947368	303	296	372	20,430108
Raulí	6	6	0,477192982	173	60	156	61,538462
Raulí	8	6	0,511892893	69	72	191	62,303665
Raulí	8	11	0,157675753	38	82	287	71,428571
Raulí	8	5	0,233918129	91	81	100	19
Raulí	8	7	0,269234467	35	194	517	62,475822
Raulí	8	11	0,158362799	105	190	496	61,693548
Raulí	8	4	0,268686869	211	131	186	29,569892
Raulí	8	2	0,4	137	28	33	15,151515
Raulí	8	8	0,518647339	103	83	541	84,658041