



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL COMAHUE

Centro Regional Universitario Bariloche

Trabajo de Tesis para optar al Título de Doctora en Biología:

Impacto del manejo del matorral nativo en el NO patagónico

sobre las comunidades microbianas del suelo y

los simbioses radicales

Lic. Ayelen Inés Carron

Directora

Dra. Sonia Fontenla

Co-director

Dr. Lucas A. Garibaldi

2021

Este trabajo de Tesis fue realizado en el Laboratorio de Microbiología Aplicada y Biotecnología Vegetal y del Suelo, del Centro Regional Universitario Bariloche (CRUB) de la Universidad Nacional del Comahue (UNComahue) y el Instituto Andino Patagónico de Tecnologías Biológicas y Geoambientales (IPATEC: UNComahue – CONICET).

Lic. Ayelen Inés Carron

Laboratorio de microbiología aplicada y biotecnología vegetal y del suelo
IPATEC (Universidad Nacional del Comahue – CONICET)

Dra. Sonia Fontenla

Laboratorio de microbiología aplicada y biotecnología vegetal y del suelo
IPATEC (Universidad Nacional del Comahue – CONICET)

Dr. Lucas A. Garibladi

Instituto de Investigaciones en Recursos Naturales, Agroecología y Desarrollo Rural
IRNAD (Universidad Nacional de Río Negro)

Agradecimientos

A la Universidad Nacional del Comahue y en particular al Centro Regional Universitario Bariloche (CRUB) por permitirme trabajar en sus instalaciones y por brindarme las herramientas necesarias para completar mi formación profesional. A la Comisión de Doctorado en Biología por el acompañamiento y colaboración durante estos años de formación. Al Doctorado en Biología por brindarme el marco institucional y académico para hacer mi carrera de posgrado.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por la Beca Doctoral Interna otorgada, que fue fuente de recursos y motivador de este trabajo de investigación, y que me permitió dedicar exclusivamente a este trabajo.

A la Universidad Nacional del Comahue, al Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca de La Nación Argentina, y la Agencia Nacional de Promoción de la Investigación, el Desarrollo Tecnológico y la Innovación, por otorgar los proyectos necesarios para el financiamiento de todas las actividades relacionadas a este trabajo.

A la Dra. Sonia Fontenla y el Dr. Lucas Garibaldi, quienes han dirigido este trabajo de tesis, por haberme dado la oportunidad de trabajar con ellos, gracias por su paciencia, su energía y su acompañamiento.

A los miembros evaluadores, asesores, y docentes por sus valiosísimos aportes y por el gran esfuerzo realizado sin el cual me hubiera sido imposible darle continuidad a mi trabajo.

Al personal del CRUB, del Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Medio Ambiente (INIBIOMA) y del Instituto Andino Patagónico de Tecnologías Biológicas y Geoambientales (IPATEC) por su asesoramiento y colaboración técnica y administrativa. Y con quienes compartimos espacios de trabajo, por brindarme su compañía y colaboración durante todos estos años.

A todos los profesionales que me han acompañado en algún momento de este proceso. En particular a la Lic. Denise Moguilevsky, Prof. Jorge Puga, Dra. María Cecilia Mestre, Lic. María Elena Severino, Lic. Micaela Boenel, Dra. Natalia Fernández, Tec. Nicolas Robredo, Lic. Rubí Duo Saito, y Lic. Verónica Bella, por su ayuda y aportes en las actividades de campo, de laboratorio y otras actividades académicas.

Quiero agradecer, de corazón, a mi familia y amigos, y a todas aquellas personas que de distintas maneras me acompañaron en este camino; a los que me acompañaron desde la distancia en la virtualidad; a los que estuvieron día a día en la oficina, en un mate, un café o bar. Gracias a todos por todo el cariño, el apoyo, y la paciencia, los cuales que hicieron posible llegar al final de esta tesis. En especial a mis viejos, que no están más, pero me han acompañado e inspirado en este trabajo.

Índice	
Índice	I
Resumen	VI
Abstract.....	VIII

Capítulo 1: Problemática Y Descripción General

Introducción General	2
<i>Importancia De Los Bosques Y Manejo Forestal.....</i>	3
<i>Bosques Andino Patagónicos</i>	5
<i>Cambios Del Usos Del Suelo Y Microorganismos Edáficos</i>	7
Objetivos	16
<i>Objetivo General</i>	16
<i>Objetivo Específicos</i>	16
<i>Hipótesis Y Predicciones</i>	16
Descripción General del Área de Matorral y Sitios de Estudio	17
<i>Diseño Experimental del Manejo Forestal</i>	18
Diseño De Tesis	22
Esquema De Trabajo	23

Capítulo 2: Comunidad Bacteriana Del Suelo Del Matorral, Su Relación Con El Ambiente Y El Manejo Forestal

Introducción	25
<i>Comunidades Bacterianas Del Suelo, Funciones Y Servicios Ecosistémicos</i>	25
<i>Grupos Conspicuos De Bacterias Del Suelo</i>	26
<i>Bacterias, Ambiente Y Manejo Forestal</i>	30
Objetivo Específico	32
Materiales y Métodos.....	32
<i>Muestreo Y Procesamiento De La Muestra</i>	34

<i>Abundancia De Bacterias</i>	36
<i>Actividad Microbiana</i>	39
<i>Características Físicoquímicas Del Suelo</i>	40
<i>Análisis Estadísticos</i>	41
Resultados	43
<i>Caracterización De La Comunidad Bacteriana Del Matorral, Sin Manejo (ítem 1)</i>	43
<i>Efecto Del Manejo Forestal Y Del Ambiente En La Comunidad Bacteriana (Ítem 2)</i>	45
Aproximación Cronológica (2.i) A Corto Plazo	45
Aproximación Extensiva Cronológica (2.i) A Mediano Plazo.....	48
Aproximación Extensiva En Año Calendario (2.ii)	52
Aproximación Intensiva En FS (2.iii)	55
<i>Características Físicoquímicas Del Suelo</i>	56
Discusión	60
<i>Descripción Del Suelo Del Matorral</i>	60
<i>Caracterización De Las Comunidades Bacterianas Del Matorral</i>	62
<i>Comunidad Bacteriana Del Suelo Y Variables Ambientales</i>	66
<i>Efecto Del Manejo Forestal En Las Comunidades De Bacterias Del Suelo</i>	67
Conclusiones	71
Capítulo 3: Comunidad Fúngica Del Suelo Del Matorral, Su Relación Con El Ambiente Y El Manejo Forestal	
Introducción	72
<i>Importancia Ecológica De Las Comunidades Fúngicas</i>	72
<i>Efecto De Las Condiciones Ambientales</i>	74
<i>Disturbios Antrópicos Y Cambios En El Uso Del Suelo</i>	75
Objetivo Específico	76
Materiales Y Métodos	76
<i>Muestreo Y Procesamiento De La Muestra</i>	77
<i>Análisis Metagenómico Del Amplicon ITS</i>	78

<i>Análisis De La Comunidad Fúngica Del Suelo</i>	79
<i>Clasificación Taxonómica De La Comunidad Fúngica Del Suelo</i>	81
<i>Funciones Ecológica De La Comunidad Fúngica Del Suelo</i>	81
<i>Características Fisicoquímicas Del Suelo</i>	81
<i>Análisis Estadístico</i>	82
Resultados	83
<i>Descripción General De La Comunidad Fúngica Del Matorral (Ítem 1)</i>	83
<i>Caracterización De La Comunidad Fúngica Del Matorral, Sin Manejo Forestal (Ítem 2)</i>	84
<i>Efecto Del Ambiente Y Del Manejo Forestal En La Comunidad Fúngica En La Aproximación Intraanual (Ítem 3.I)</i>	88
Diversidad Y Aproximación Intraanual.	88
Clasificación Taxonómica Y Aproximación Intraanual.....	90
Gremios Ecológicos Y Aproximación Intraanual.....	92
<i>Efecto Del Ambiente Y Del Manejo Forestal En La Comunidad Fúngica En La Aproximación Espacial (Ítem 3.II)</i>	94
Diversidad Y Aproximación Espacial.....	94
Clasificación Taxonómica Y Aproximación Espacial.	96
Gremios Ecológicos Y Aproximación Espacial.	98
<i>Características Fisicoquímicas Del Suelo En Los Matorrales Nativos Y El Manejo Forestal</i>	100
Discusión	102
<i>Descripción Del Suelo Del Matorral</i>	102
<i>Descripción General De La Comunidad Fúngica Del Suelo</i>	103
<i>Clasificación Taxonómica De La Comunidad Fúngica Del Suelo De Los Matorrales</i>	105
<i>Gremios Ecológicos De La Comunidad Fúngica Del Suelo De Los Matorrales</i> ...	108
<i>Efecto Del Manejo Forestal Sobre Las Comunidades Fúngicas</i>	109
Conclusiones	110

Capítulo 4: Simbiosis Ectomicorríca En Especies Leñosas Nativas; Su Relación Con El Ambiente Natural Y De Producción, Y El Manejo Forestal

Introducción	113
<i>Ectomicorrizas</i>	113
<i>Ectomicorrizas Y Manejo Forestal</i>	114
<i>Ectomicorrizas En Entornos Forestales Y De Producción</i>	116
<i>Ectomicorrizas En Ambientes Forestales</i>	118
Objetivos Específicos	119
Materiales Y Métodos	119
<i>Muestreos Y Ensayos</i>	120
<i>Crecimiento Y Supervivencia De Plantines</i>	123
<i>Cuantificación Y Caracterización De Los Ectomorfortipos</i>	123
<i>Análisis De La Simbiosis EcM</i>	124
<i>Características Fisicoquímicas Del Suelo</i>	125
<i>Análisis Estadístico</i>	126
Resultados	129
<i>Micorrización En Adultos De <u>N. antarctica</u> En El Ambiente Natural Y Efecto Del Manejo Forestal (Ítem 1)</i>	129
<i>EcM En Plantines De <u>Nothofagus</u> De Ambientes De Producción (Ítem 2)</i>	133
<i>Interacción Entre El Ambiente Productivo y El Ambiente Natural (Ítem 3)</i>	143
Supervivencia Y Crecimiento De Los Plantines	143
Micorrización De Lo Plantines	144
Efecto Del Manejo Forestal	147
Discusión	149
<i>Colonización EcM En Adultos De <u>N. antarctica</u></i>	149
<i>Colonización EcM En Plantines De Especies Forestales Nativas</i>	150
<i>Supervivencia Y Crecimiento De Los Plantines</i>	154
<i>Efecto Del Manejo Forestal En La Colonización EcM En Adultos De <u>N. antarctica</u> Y Plantines De <u>N. alpina</u> Y <u>N. obliqua</u></i>	155
Conclusiones	156

Capítulo 5: Discusión General

Discusión	159
<i>Comunidades Microbianas Del Suelo En Los Sistemas Del Matorral</i>	160
<i>Efectos Del Manejo Forestal</i>	161
<i>Implicancias Locales - Recomendaciones</i>	164
<i>Implicancias A Nivel Global</i>	165
Estudios Futuros	166
Bibliografía	173
Anexos	203
Artículo De Respaldo	247

Resumen

En los bosques existe una estrecha interacción entre la comunidad vegetal, el suelo, los organismos que lo habitan y los factores ambientales. Los manejos forestales producen cambios que modifican, de forma directa o indirecta, los componentes del bosque, sus interacciones y los servicios ecosistémicos. Los cambios producidos por el manejo forestal varían de acuerdo al tipo de ecosistema y práctica aplicada. Las comunidades microbianas del suelo (bacterias y hongos) son de suma importancia en los ecosistemas forestales, participan activamente en el ciclado de los nutrientes, la formación y la estructura del suelo, establecen relaciones importantes con otros organismos, y actúan como biorremediadores de ambientes contaminados. En particular, las relaciones microorganismo-planta, y en especial aquellas que pueden resultar beneficiosas para el desarrollo vegetal (como las micorrizas), resultan de importancia ecológica y económica. Diversos trabajos han estudiado los cambios de las comunidades microbianas con respecto a distintos usos del suelo, mostrando una amplia variabilidad de respuestas ante distintas situaciones de disturbios y ambientes, lo cual plantea interrogantes respecto de establecer predicciones y acciones ante distintos disturbios que modifiquen los ecosistemas, como es la aplicación de manejos forestales.

A partir de estos interrogantes, se planteó como objetivo de esta tesis describir las comunidades microbianas del suelo del matorral nativo de los bosques Andino Patagónico y evaluar el impacto del manejo forestal realizado en este ambiente. Desarrollando cuatro objetivos específicos (OE), cada uno de los cuales pretende caracterizar y describir un grupo microbiano particular (OE1: bacterianas, OE2: hongos totales, OE3 y OE4: simbiosis ectomicorrícica [EcM]) y abordado con diferentes criterios temporales y espaciales. El trabajo se realizó en matorrales del bosque Andino Patagónico en el Noroeste de la Patagonia Argentina dominados por *Nothofagus antarctica*. Se seleccionaron tres sitios de matorrales: dos sitios en las cercanías de la localidad El Foyel (Río Negro) que representan laderas bajas con diferente exposición; una ladera Sur (FS), y otra ladera Norte (FN); y un sitio en las cercanías de la localidad Los Repollos (LR, Río Negro), en un fondo de valle. Se diseñó e instaló un programa de manejo forestal experimental que combina dos tipos de prácticas (factores): a) una práctica extractiva, **raleo** de la cubierta vegetal (con cuatro intensidades: 0, 30, 50 y 70 %), y b) otra práctica de **implantación** de especies vegetales nativas de valor forestal (implantadas y no implantadas), resultando en ocho tratamientos (4 intensidades de raleos x 2 niveles de implantación= 8). Estos ocho tratamientos (parcelas) se aplicaron en cada uno de los tres sitios (bloques). En cada uno de estos sitios se estudiaron cuatro grupos de bacterias (por métodos cultivables), hongos totales (por secuenciación masiva), la actividad microbiana del suelo (medida como respiración potencial del suelo) y la simbiosis EcM de adultos de *N. antarctica* (establecidos naturalmente) y en plantines de diferentes especies de *Nothofagus*, provenientes de diversos viveros de la región, que fueron utilizados para la implantación. También se evaluaron distintos parámetros del suelo.

El matorral presentó abundancias similares entre algunos grupos microbianos del suelo: bacteria mesófilas y diazótrofes (10^6 UFC g suelo⁻¹); *Pseudomonas* y Enterobacterias (entre 10^4 y 10^5 UFC g suelo⁻¹), y una riqueza de hongos totales de 484 OTUs. Las comunidades microbianas (abundancias de los grupos bacterianos, la actividad microbiana y la comunidad fúngica total) variaron entre los sitios de matorral

y las propiedades físico-químicas del suelo: pH, conductividad eléctrica, carbono total, nitrógeno total, fósforo disponible y calcio del suelo. La comunidad fúngica presentó un gran número de hongos no identificados, y estuvo altamente representada por los phyla Basidiomycota y Ascomycota, siendo los géneros más abundantes *Hygrocybe*, *Mortierella*, *Clitopilus*, *Ilyonectria* y *Cryptococcus*; y los gremios saprófitos, los simbioses y/o fitopatógenos (según la aproximación espacial o intraanual). La simbiosis EcM también dependió de las condiciones ambientales: la colonización de *N. antarctica* en adultos difirió entre los sitios de matorral y con el fósforo; y en los plantines provenientes de los distintos viveros con distintos modos de producción.

El manejo forestal modificó, con diferentes patrones de respuestas, algunos parámetros de las comunidades microbianas del suelo, dependiendo del tipo de manejo y el tiempo transcurrido. Los raleos bajos (30 %) e intermedios (50 %) provocaron un aumento en las abundancias de bacterias mesófilas y diazótroficas de vida libre, así como también en la riqueza de hongos totales del suelo (OTUs) y la riqueza de ectomorfofitos en adultos de *N. antarctica* y plantines implantados en el matorral. Mientras que la intensificación del raleo provocó un aumento en las abundancias de *Pseudomonas* y Enterobacterias (a un año de realizado el manejo), también aumentó el pH, la conductividad eléctrica (en las parcelas no implantadas) y el fósforo disponible (en las parcelas implantadas) del suelo. En contraste con esto, se evidenció una disminución en la abundancia de Enterobacterias (a cuatro años de instalado el manejo forestal), la conductividad eléctrica (en las parcelas implantadas) y el fósforo disponible (en las parcelas no implantadas) al intensificarse el raleo. Sin embargo, la actividad microbiana del suelo no se vio afectada por el manejo forestal. La abundancia de los grupos bacterianos, en particular los específicos como *Pseudomonas* y Enterobacterias, y la riqueza de OTUs de hongos totales edáficos podrían comportarse como posibles bioindicadores de este tipo de manejo.

Resumiendo, los distintos grupos microbianos de suelos de los matorrales son afectados por los sitios, las características físico-químicas del suelo y la aplicación de manejo forestal, respondiendo de forma diferente al tipo de manejo. Además, la simbiosis EcM en plantines provenientes de viveros podría estar respondiendo a las metodologías productivas aplicadas en cada vivero. En base a lo estudiado, y sustentado por otros componentes analizados en el mismo manejo, la aplicación de raleos bajos e intermedios, resultarían una buena estrategia de manejo para la obtención de leña de los matorrales nativos de la región Andino Patagónica; estos resultados están sustentados por otros componentes analizados en el mismo manejo. Además, los raleos bajos brindarían condiciones favorables para la reforestación con especies nativas de importancia forestal. Estos datos representan información de base para sistemas forestales similares (en ecosistema y clima) en la misma región u otras.

Abstract

In forests there is close interaction between the plant community, the soil and the organisms that inhabit it, and environmental factors. Forest management generates changes that modify the forest components, their interactions, and the ecosystem services they provide. These modifications depend on the type of ecosystem and practice applied. Soil microbial communities (bacteria and fungi) are of utmost importance in forest ecosystems; they participate in nutrient cycling and soil formation and structure, establish important relationships with other organisms, and act as bioremediators of contaminated environments. In particular, microorganism-plant relationships, especially those that may be beneficial for plant development (such as mycorrhizal), perform important ecological and economic roles. Several studies have assessed the changes brought about in microbial communities by modification in land uses, and reported very varied responses to different disturbances and environments. This raises questions regarding predictions and action to be taken in the face of change, in terms of forest management plans and other actions that could disturb ecosystems.

The objective of this thesis is to describe the soil microbial communities of the native shrubland of Andean Patagonian forests and evaluate the impact of forest management in this environment. There are four specific objectives (SO), each aiming to characterize and describe a particular microbial group (SO1: bacterial, SO2: total fungi, SO3 and SO4: ectomycorrhizal symbiosis [EcM]), and approached with different temporal and spatial criteria. This work was carried out in shrubland in northwestern Andean Patagonia, Argentina, dominated by *Nothofagus antarctica*. Three shrubland sites were selected: two in the vicinity of the *El Foyel* locality (Río Negro), characterized by low slopes that differ in exposure – a south slope (FS) and a north slope (FN) of the same hill – and one site in the vicinity of the *Los Repollos* locality (LR, Río Negro) located at the bottom of a valley. An experimental forest management plan was designed that combines two practices (variables): a) an extractive practice, **thinning** of the vegetation cover (with four intensities: 0, 30, 50, and 70%), and b) **implantation** of different native plant species of forest value (implanted or not), resulting in eight treatments (4 thinning intensities x 2 implantation levels = 8). These eight treatments (plots) were applied in each of the three previously-mentioned sites (blocks). In each site four bacterial groups were studied (using culture-dependent methods), as well as total fungi (by massive sequencing technology, NGS) and the soil microbial activity (measured as potential soil respiration). EcM symbiosis was also evaluated in adults of *N. antarctica* (naturally established) and seedlings of different species of the same genera, which were produced in several nurseries in the region and used for the implantation management.

The shrubland was characterized by similar abundance of some groups of soil microorganisms: mesophilic and diazotroph bacteria (10^6 CFU g^{-1}), *Pseudomonas* and Enterobacteriaceae (between 10^4 and 10^5 CFU g^{-1}), and a total richness of 484 OTUs. The soil microbial communities (abundance of bacterial groups, the microbial activity, and the fungal community) varied between sites and with pH, electrical conductivity, total carbon, total nitrogen, available phosphorus, and calcium. The fungal community presented a large number of unidentified fungi, and was highly represented by the Basidiomycota and Ascomycota phyla, the most abundant genera being *Hygrocybe*, *Mortierella*, *Clitopilus*, *Ilyonectria*, and *Cryptococcus*, and the saprophytic guilds, followed by symbionts and/or phytopathogenic guilds (depending on whether a spatial or intra-annual evaluation was carried out). EcM symbiosis also depended on

environmental conditions: in *N. antarctica* differences in colonization were found according to the site, the soil phosphorus level, and seedlings from the different nurseries, which have different methods of production.

Forest management modified some parameters of the soil microbial communities, with different response patterns depending on the type of management applied and the time that had elapsed since management began. Low and intermediate thinning (30 and 50 %) caused an increase in the abundance of mesophilic and diazotrophic free-living bacteria, the total richness of soil fungi (OTUs), and the richness of ectomorphotypes in adults of *N. antarctica* and seedlings implanted in the shrubland. Intensification of the thinning caused an increase in the abundance of *Pseudomonas* and Enterobacteriaceae after one year of management, and an increase in pH, electrical conductivity (in the non-implanted plots), and available phosphorus (in the implanted plots). In contrast to this, as thinning intensified there was a decrease in the abundance of Enterobacteriaceae four years after forest management had been established, as well as in electrical conductivity (in the implanted plots), and available phosphorus (in the non-implanted plots). The soil microbial activity was not affected by forest management. The abundance of bacterial groups, particularly specific ones such as *Pseudomonas* and Enterobacteria, and the OTU richness of total fungi could act as possible bioindicators for this type of management.

From these results, it was seen that the different microbial groups found in shrubland soils are affected by the site, the physical-chemical characteristics of the soil, and the application of management practices, as they respond in different ways to the different management practices applied. In addition, EcM symbiosis in seedlings from nurseries may respond to the productive methodologies used in each nursery. According to these findings, and supported by other components analyzed in the same type of management, the application of low and intermediate thinning could be a good management strategy for obtaining firewood from the native shrubland of the NW Andean Patagonian region. In addition, this management would provide favorable conditions for reforestation with native species. These data provide baseline information for similar forests in comparable environments.

Capítulo 1:
Problemática Y Descripción General

Introducción General

Existe una estrecha interacción entre las plantas y los organismos que habitan el suelo; y de estos componentes bióticos con otros factores ambientales (Kardol y Wardle, 2010). La alteración de algunos de estos moduladores repercute en el ecosistema provocando modificaciones que pueden ser positivas, neutras o negativas; reversibles o irreversibles (Tedersoo *et al.*, 2014; Goldmann *et al.*, 2015; Purahong *et al.*, 2015). De esta forma, los sistemas forestales se ven modificados por las prácticas de manejo aplicados en ellos (a modo de disturbio antrópico) y producen cambios que influyen en los diversos componentes bióticos de forma directa o indirecta (Goldmann *et al.*, 2015; Purahong *et al.*, 2015). El manejo forestal puede tener diversos efectos sobre los distintos componentes del ecosistema. Estos efectos pueden variar de acuerdo a la intensidad de manejo que se aplica y responder a la hipótesis de los disturbios intermedios (HDI). La HDI expresa que en los ecosistemas maduros la presencia de disturbios intermedios permite mantener niveles de riqueza de especies y de biodiversidad mayores a los que habría en ausencia de dichas perturbaciones y en disturbios intensos (Connell, 1978). Esta hipótesis se ha revisado y criticado persistentemente, observando que los estudios empíricos rara vez encuentran la relación que predice esta teoría, y que las perturbaciones, y otras fluctuaciones ambientales, pueden afectar la diversidad debido a razones diferentes a las que comúnmente se reconocen (Fox, 2013). Además, remarca que los modelos ecológicos recientes son capaces de predecir diversas relaciones de la diversidad biológica ante las perturbaciones, incluidas las relaciones del tipo de HDI, y tienen el potencial de explicar una mayor gama de respuestas (Fox, 2013). Sin embargo, muchos otros autores siguen aportando evidencia a favor de la HDI (Buckling *et al.*, 2000; Huston, 2014; Kershaw y Mallik, 2013; Molino y Sabatier, 2001; Sheil y Burslem, 2013; Zhu *et al.*, 2010), en respuesta directa a lo dicho por Fox *et al.* (2013) afirman que la HDI es simplemente una explicación potencial cuando se observan patrones unimodales, remarcando que la HDI no es la única teoría válida que determina los patrones de diversidad y coexistencia de especies pero sigue siendo útil (Sheil y Burslem, 2013). En una revisión reciente se ha reportado que en los ecosistemas terrestres la conformidad con la HDI fue del 46% (22 de 48 estudios) (Kershaw y Mallik, 2013).

Importancia De Los Bosques Y Manejo Forestal

Los bosques representan ambientes de elevada riqueza ecológica y económica, y ofrecen una gran variedad de servicios ecosistémicos (SE) (Donoso *et al.*, 2014; FAO, 2007; Lencinas *et al.*, 2005). Entre los SE de los bosques podemos nombrar la producción de biomasa (Costanza *et al.*, 2007; Díaz *et al.*, 2006; Hector y Bagchi, 2007; Hooper *et al.*, 2002; Pfisterer y Schmid, 2002), el secuestro de carbono (Araujo y Austin, 2020; Buotte *et al.*, 2020; Enríquez-de-Salamanca, 2020) y la retención y purificación del agua (Hooper *et al.*, 2005; Luck *et al.*, 2009). Otros SE a tener en cuenta de los bosques se relacionan con la provisión de madera, que es un recurso altamente explotado, y de alimentos (Hooper *et al.*, 2005, 2002; Luck *et al.*, 2009), la obtención de medicamentos (Hooper *et al.*, 2005; Thomas *et al.*, 2008) y otras aplicaciones biotecnológicas (De Silva *et al.*, 2013; Østergaard y Olsen, 2011). Así mismo son importantes las actividades recreativas, como el ecoturismo, y actividades culturales como rituales y de inspiración para el arte (Hooper *et al.*, 2005; Nai y Meyer, 2016; Peintner *et al.*, 2013). Los SE proporcionados por los bosques, como los mencionados anteriormente, rara vez se consideran en los planes de manejo forestal (Mori *et al.*, 2017), haciendo que se encuentren amenazados por prácticas inadecuadas, que dan origen a procesos de alteración y degradación del ecosistema (Peri *et al.*, 2006; Picco y Escalona, 2008; Scherer-Lorenzen *et al.*, 2005). Un punto importante para preservar la sustentabilidad de los bosques y sus SE es el mantenimiento de los ciclos de nutrientes y del flujo de energía, que están afectados por el mantenimiento de las propiedades, la calidad y la salud edáfica, además de otros factores (Bosco Imbert *et al.*, 2004). A corto plazo, los cambios fisicoquímicos del suelo, como la compactación del sustrato y la erosión por escorrentías, representan una amenaza para el ecosistema, especialmente si la superficie afectada es relativamente extensa (Fox, 2000; Grigal, 2000).

Entre el año 2000 y 2010 la superficie de bosques nativos a nivel mundial ha disminuido alrededor de 245 mil ha año⁻¹ (FAO, 2010). Argentina no es una excepción a esta situación, la Dirección de Bosques estima que la superficie de los bosques nativos desde 1937 al 2002 se ha reducido a una tasa de 200 mil ha año⁻¹ (Montenegro *et al.*, 2004). En nuestro país, el primer paso tendiente a proteger los ecosistemas forestales fue la creación de Parques Nacionales a partir del año 1937. En 1995, Argentina junto

con otros once países establecieron por medio del Proceso de Montréal criterios e iniciativas para el establecimiento de gestiones forestales sostenibles de los bosques templados y boreales (<http://www.mpci.org>). Más recientemente, en el año 2007, se ha sancionado la “Ley de presupuestos mínimos de protección ambiental de los bosques nativos” (Ley 26.331), cuyo objetivo es “establecer los presupuestos mínimos de protección ambiental para el enriquecimiento, la restauración, conservación, aprovechamiento y manejo sostenible de los bosques nativos, y de los servicios ambientales que éstos brindan a la sociedad” (Capítulo 1, Disposiciones Generales, Artículo 1). Esta ley, y todas las medidas posteriores, resaltan la importancia de generar conocimiento no sólo en la protección de los ambientes nativos, sino que también plantean la necesidad de generar pautas de manejo y gestión de estos ambientes, de forma tal que su aprovechamiento no ponga en riesgo el mantenimiento de la biodiversidad y los SE.

Las prácticas tradicionales de manejo forestal, para la obtención y aprovechamiento de estos recursos, han resultado en la modificación de la composición original de los bosques a través de cambios en la composición de las especies arbóreas, la estructura de clases de edad, el aporte de biomasa, entre otros (Paillet *et al.*, 2010). Estos cambios influyen de forma directa o indirecta en diversos componentes del ecosistema, modificando la disponibilidad y la calidad de los recursos necesarios para el desarrollo de los organismos que lo habitan (Goldmann *et al.*, 2015; Purahong *et al.*, 2015). En estos últimos años, las propuestas de planes de manejo forestales sostenibles, cuyo principio es asegurar la producción de bienes y SE de manera óptima y permanente; constituye una estrategia para el manejo de los recursos naturales y considera a las actividades forestales en contextos ecológicos, económicos y sociales (Aguirre-Calderón, 2015). El desafío del manejo forestal sostenible es la administración responsable de los bosques y las tierras forestales; es decir, la regulación de su uso de tal manera que conserve su diversidad biológica, productividad, capacidad de regeneración, vitalidad y capacidad para cumplir sus funciones ecológicas, económicas y sociales, sin causar daños a otros ecosistemas (Grossberg, 2009; Higman, 2013; Malmshheimer *et al.*, 2008).

La implantación de especies arbóreas forestales, para la producción de madera, suele realizarse en sitios donde ya se ha aplicado esta práctica antes o en sitios nuevos

con características apropiadas; como por ejemplo el acceso al lugar, las características del suelo, las condiciones del sitio necesarias para la preparación previa, entre otras (Wadsworth, 2000). En los bosques nativos de la región sometidos a manejos forestales, la implantación posterior a la extracción suele no realizarse, dejando que el bosque se regenere de forma natural o dándole un nuevo uso al sitio (Martínez-Pastur *et al.*, 2010; Peri *et al.*, 2016; Reque *et al.*, 2007). Uno de los puntos clave en la implantación de especies forestales, y de la cual depende su éxito, es la selección de la especie a implantar. Es importante en este punto, reconocer los límites de adaptabilidad de las especies arbóreas seleccionadas junto a las restricciones de los sitios (Wadsworth, 2000). Es por esto que la producción y el cultivo de especies nativas con valor forestal podrían mitigar el impacto de esta actividad sobre el bosque nativo. Además de contribuir a generar prácticas forestales más sustentables y amigables con el ambiente, desarrollar metodología de cultivo de estas especies nativas para producir plántulas de buena calidad, importante en actividades de reforestación y restauración de manera exitosa, y, a la vez, convertirse en una fuente de ingreso para los productores (Montagnini *et al.*, 2006).

Bosques Andino Patagónicos

Los Bosques Andino Patagónicos ocupan una superficie de 3 millones de hectáreas y representan aproximadamente el 10 % de la superficie boscosa total de Argentina. Se estima que del total de su extensión sólo el 33 % de ellos se encuentran bajo algún régimen de protección como áreas protegidas nacionales, provinciales y municipales (APN/Miembros Argentinos de la Comisión de Parques Nacionales de UICN, 1997; Laclau, 1997). Las especies arbóreas que caracterizan estos bosques son principalmente las del género *Nothofagus* como: *N. antarctica* (G. Forst.) Oerst, *N. pumilio* (Poepp. et Endl) Krasser, *N. alpina* (Poepp. & Endl.) Oerst, *N. obliqua* (Mirb.) Heenan & Smissen y *N. dombeyi* (Mirb.) Oerst.; y gimnospermas nativas, como: *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch y *Austrocedrus chilensis* (D. Don) & Pic. Serm. & Bizzarri, entre otras. Estas últimas dos especies constituyen bosques de menor extensión o de transición que se desarrollan entre los bosques de *Nothofagus* y la estepa patagónica (Cabrera, 1971; SAyDS, 2007). Los bosques de *Nothofagus* han sido clasificados como bosques monoespecíficos, donde generalmente una única especie

arbóreas domina el estrato superior; y bosques mixtos, donde generalmente aparecen dos o más especies arbóreas altamente representadas en este estrato, un ejemplo de este último son los bosques mixtos bajos, ñirantales o matorrales (SAyDS, 2005).

Los matorrales, ñirantales o bosques mixtos, generalmente están dominados por *N. antarctica* y otras especies arbóreas y arbustivas. Estas especies no superan los 12 m de altura, muchas son de rápido crecimiento y algunas son especies rebrotantes. Los matorrales poseen una alta capacidad productiva ganadera (ovina y bovina) y brindan productos madereros de importancia económica (postes y leña), consolidándose como ambientes nativos productivos (Hansen *et al.*, 2008; Peri *et al.*, 2006, 2005). También, son ambientes comunes en sitios post incendios de origen antrópico, ligados a la colonización europea (Veblen *et al.*, 1992), y naturales, ligados a las temporadas de sequía y la acumulación de material vegetal combustible (González *et al.*, 2014, 2005). Estos procesos, naturales y antrópicos, han generado un paisaje de mosaicos, con parches de vegetación de distinta estructura y composición florística (Rusch *et al.*, 2017). Estos ambientes en particular (entre otros tipos de asociaciones boscosas) se encuentran expuestos a procesos de explotación y manejos no sustentables (Schlichter y Laclau, 1998). Se estima que más del 70 % del área que ocupan los matorrales nativos se encuentran bajo uso silvopastoril, y la mayor parte de estos no cuentan con planes de manejo sustentable (Peri *et al.*, 2006, 2005), relegando el análisis de los procesos de degradación por uso silvopastoril y la integración de este conocimiento en las prácticas de manejo (Rusch *et al.*, 2017) .

A nivel regional se ha trabajado sobre distintas prácticas de manejo forestal aplicados a los bosques nativos patagónicos con el objetivo de proponer pautas de manejo sustentables. Diversos grupos de trabajo han estudiado cómo estas prácticas afectan la regeneración del bosque, el establecimiento de plántulas por métodos naturales, la dependencia del efecto nodriza, el establecimiento de especies nativas con planes de domesticación, el rendimiento en la productividad de las especies nativas, entre otros aspectos (Antequera *et al.*, 1999; Martínez-Pastur *et al.*, 2010, 1999; Peri *et al.*, 2009, 2005; Reque *et al.*, 2007). Autores como Peri *et al.* (2009) y Reque *et al.* (2007) han trabajado en matorrales donde predomina *N. antarctica*, caracterizando y proponiendo pautas de manejo sustentables para esos ecosistemas que se basan en la importancia de mantener las características de los rodales para asegurar la provisión de

madera a largo plazo. En su trabajo Peri *et al.* (2009) proponen lineamientos generales para el uso silvopastoril de los ñirantales de Patagonia, estas propuestas tienen en cuenta la realización de inventarios forestales, la evaluación de los pastizales asociados, y el tratamiento silvícola ajustando la intensidad de raleo y la carga animal. Además, plantean herramientas para la conservación de la calidad ambiental, teniendo en cuenta la densidad de las redes camineras, el mantenimiento de la biodiversidad y la calidad de los cursos de agua. En tanto, el INTA EEA Bariloche está desarrollando proyectos de investigación en el marco del Programa Nacional Forestal (<http://inta.gob.ar/unidades/811000/forestales>), estos proyectos tienen como objetivo la domesticación de especies forestales nativas, para la producción de material de propagación mejorado, ajustando las técnicas de producción y de establecimiento en bosques nativos. Estas líneas se focalizan en el cultivo de especies nativas, como *N. nervosa*, *N. obliqua* y *N. pumilio*, atendiendo a la demanda en el mercado de madera de calidad y considerando sus tasas de crecimiento (Gallo, 2009).

Cambios De Usos Del Suelo Y Microorganismos Edáficos

La salud del suelo puede definirse como la capacidad continua del suelo para funcionar como un sistema vivo de importancia crítica, a fin de sostener la productividad biológica, promover la calidad del aire y agua, mantener las plantas, los animales y la salud humana (Doran y Safley, 1997). El mantenimiento de la salud del suelo es esencial para la integridad de los ecosistemas terrestres. Esto permite que los ecosistemas permanezcan estables y aumenten la resiliencia ante disturbios naturales y antrópicos, tales como la sequía, la contaminación, el incremento de la salinidad y la desertificación, la actividad forestal y el pastoreo (Nielsen y Winding, 2002). En este sentido, la protección del suelo es de alta prioridad y se requiere del conocimiento de los procesos geoquímicos y biológicos de los ecosistemas como factor crítico para asegurar la mantención de la funcionalidad del mismo (Nielsen y Winding, 2002). A su vez, el suelo es un ambiente heterogéneo, complejo y dinámico, donde se diferencian micrositios que brindan una gran diversidad de nichos posibles de ser habitados por distintos organismos, encontrándose entre ellos macro y micro invertebrados, virus, bacterias, levaduras y hongos filamentosos (Moreira y Siqueira, 2006; Waswo, 2010). Entre estos organismos, las comunidades microbianas del suelo (bacterias y hongos) contribuyen en

gran medida a la formación y fertilidad del mismo (Moreira y Siqueira, 2006), son responsables en un alto porcentaje de la transformación de la materia orgánica, interviniendo en los ciclos geoquímicos del suelo (Giller, 1996; Wuczowski *et al.*, 2003), y condicionan el desarrollo de las comunidades vegetales (Kardol y Wardle, 2010). A su vez, las comunidades vegetales regulan la comunidad microbiana del suelo modificando el entorno rizosférico a través de una amplia variedad de exudados radicales (Haichar *et al.*, 2014; Jin *et al.*, 2019; Worsley *et al.*, 2020; Xiong *et al.*, 2020). Además, estos exudados radicales median procesos de comunicación planta-microorganismo e intervienen en las interacciones, tanto positivas como negativas, entre estos organismos (Haichar *et al.*, 2014).

En general, en el suelo existe una gran diversidad de bacterias que se ve reflejada en la amplia variedad de roles ecológicos que pueden cumplir. Los suelos contienen rangos entre 10^9 y 10^{10} microorganismos por gramo de peso seco, encontrando una gran riqueza de especies (Fierer y Jackson, 2006; Gans *et al.*, 2005; Hackl *et al.*, 2004; Sun *et al.*, 2020). Las comunidades bacterianas del suelo son un componente esencial de la biota de los ambientes naturales y son en gran parte responsables del funcionamiento de los ecosistemas (Hackl *et al.*, 2004). Destacándose su participación en el ciclado de nutrientes, por procesos de descomposición y mineralización de la materia orgánica, el mantenimiento y la conformación de la estructura del suelo a través de la producción de polisacáridos extracelulares que actúan como agente cementante entre las partículas (Hackl *et al.*, 2004). Otro aspecto importante de mencionar es su alto potencial biotecnológico, destacando la capacidad de actuar como biorremediadores de ambientes contaminados, con metales pesados e hidrocarburos (Khan *et al.*, 2013; Meena *et al.*, 2019).

Además, las bacterias del suelo establecen relaciones con otros organismos, estas relaciones pueden ser directas e indirectas, y pueden resultar benéficas, neutras o negativas para algunos de los organismos involucrados (Nielsen y Winding, 2002). Entre estas relaciones, destacamos la relación planta-bacteria que resultan benéficas para las plantas, ya que se ve favorecido el crecimiento vegetal. Estas bacterias son conocidas por sus siglas en inglés como PGPB (*plant growth promoting bacteria*, bacterias promotoras del crecimiento vegetal) (Bashan y Holguin, 1998) y PGPR (*plant growth promoting rhizobacteria*, rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal)

(Richardson *et al.*, 2009). Los mecanismos de promoción del crecimiento vegetal son variados y suelen relacionarse con poner a disposición nutrientes limitantes o poco disponibles, producir fitohormonas que promueven el crecimiento vegetal, actuar como biocontrol de fitopatógenos, entre otros (Bashan y De-Bashan, 2005; Compant *et al.*, 2005a; Kloepper *et al.*, 1999). Dentro del grupo de las PGPB y PGPR los géneros *Azospirillum*, *Bacillus*, *Pseudomonas* y bacterias rizobiales son los más estudiados y han sido considerados como los de mayor importancia debido a su capacidad de mejorar significativamente el crecimiento y desarrollo vegetal, así como el rendimiento de numerosas especies cultivables en todo el mundo (Baldani *et al.*, 1987; Bashan *et al.*, 2014; Checcucci *et al.*, 2019; Nehra y Choudhary, 2015; Okon, 1985).

En tanto que, las comunidades fúngicas del suelo son el grupo de microorganismo con mayor biomasa (Dighton *et al.*, 2005; Van Der Heijden *et al.*, 1998), y al igual que las bacterias, desempeñan un papel clave en los ecosistemas; son esenciales en los ciclos geoquímicos, el mantenimiento de SE, y tienen un impacto importante en la diversidad y productividad de las plantas (Mestre *et al.*, 2016; Van Der Heijden *et al.*, 2008). Se ha observado que las comunidades fúngicas están afectadas, en riqueza y abundancias de especies, por la diversidad de plantas hospedadoras (Bonito *et al.*, 2014; Tedersoo *et al.*, 2013), por patrones estacionales (Berg *et al.*, 1998; Dumbrell *et al.*, 2011; Mandyam y Jumpponen, 2005; Zinger *et al.*, 2009), condiciones climáticas y factores geográficos (Miyamoto *et al.*, 2015; Talbot *et al.*, 2013; Truong *et al.*, 2019), además de las condiciones edáficas (Davey *et al.*, 2012; Dumbrell *et al.*, 2011; Erlandson *et al.*, 2016; Kausrud *et al.*, 2011; Peay *et al.*, 2015; Zinger *et al.*, 2009), y los cambios en el uso de la tierra (Baskaran *et al.*, 2017; Corrales *et al.*, 2017).

Un grupo de hongos de suma importancia para el aporte de nutrientes, la producción vegetal y los procesos biotecnológicos son los hongos formadores de micorrizas. Las micorrizas son asociaciones simbióticas mutualistas que se caracteriza por la relación entre las hifas del hongo y algún órgano vegetal que se encuentre en contacto con el suelo o sustrato donde se desarrolle (generalmente las raíces) (Brundrett, 2004; Peterson *et al.*, 2004). Esta asociación se basa en la transferencia bidireccional de nutrientes y agua entre ambos organismos; el hongo aporta nutrientes y agua del suelo hacia la planta, mientras que la planta hospedadora otorga carbohidratos al hongo, teniendo como consecuencia el incremento de la aptitud de uno

o ambos organismos (Read, 1999). En la planta, la colonización micorrícica en la raíz está restringida a la corteza (no penetra en el cilindro vascular) y se puede dividir en siete tipos diferentes según sus estructuras (Moreira y Siqueira, 2006; Peterson *et al.*, 2004; Smith y Read, 2008); de estos siete grupos, las ectomicorrizas (EcM) y las micorrizas arbusculares (MA) son las que se encuentran más ampliamente distribuidas (Brundrett, 2004). Como se detalla más profundamente en el Capítulo 4, la asociación EcM es un componente importante en todos los ecosistemas, está presente en la mayoría de las plantas leñosas perennes de importancia ecológica y económica (Taylor y Alexander, 2005) y cumplen funciones y servicios ecosistémicos importantes (Lee Taylor y Sinsabaugh, 2015; Smith y Read, 2008). En particular, en los Bosques Andino Patagónico los individuos pertenecientes al género *Nothofagus* se caracterizan por presentar colonización de tipo EcM (Diehl *et al.*, 2008, 2003; Fernández *et al.*, 2015, 2013; Flores *et al.*, 1997; Horton *et al.*, 2017; Nouhra *et al.*, 2013; Tedersoo *et al.*, 2013; Truong *et al.*, 2017b).

Los microorganismos del suelo, bacterias y hongos, responden rápidamente a diferentes disturbios naturales y antrópicos, como el manejo forestal (Donegan *et al.*, 2001; Marshall, 2000; Siira-Pietikäinen *et al.*, 2001), o al estrés ambiental, y se adaptan a las condiciones del medio ambiente. Estos grupos microbianos han sido propuestos como bioindicadores de los cambios en la calidad y salud del suelo (Garbisu *et al.*, 2011; Nielsen y Winding, 2002), entendiendo por bioindicador a *un parámetro (en este caso microbiano) que representa las propiedades o los impactos del entorno* (Nielsen y Winding 2002). Los parámetros que se han propuesto como bioindicadores son: la biomasa, la diversidad de procariotas y/o eucariotas, la diversidad de grupos funcionales relacionados con ciclos de carbono, nitrógeno y fósforo, y la diversidad de microorganismos que interactúan con las plantas (Nielsen y Winding, 2002). Diversos trabajos han estudiado, con diferentes metodologías y enfoques, los cambios en estas comunidades microbianas con respecto a distintos usos del suelo, mostrando una amplia variabilidad de respuestas (Tabla 1.1). En general, las prácticas de manejo forestal, principalmente el raleo, tienen efecto negativo en las comunidades microbianas, ya que modifican la estructura y cobertura de la comunidad vegetal y las propiedades fisicoquímicas de los suelos, estos disturbios modifican la disponibilidad y calidad de recursos para el desarrollo de los microorganismos (Baldrian, 2017a; Barnett

et al., 2020; Bastida *et al.*, 2019; Goldmann *et al.*, 2015; Hewitt *et al.*, 2018; Jones *et al.*, 2003; Lauber *et al.*, 2008; Luoma *et al.*, 2004; Siira-Pietikäinen *et al.*, 2001; Smith *et al.*, 2008; Tajik *et al.*, 2020; Upchurch *et al.*, 2008; Wu *et al.*, 2020). Entre las propiedades fisicoquímicas de los suelos que regulan las comunidades microbianas del suelo se puede nombrar: la disponibilidad de nutrientes y materia orgánica, el contenido de agua, el pH, el Ca, y la estructura del suelo (Barnett *et al.*, 2020; Bastida *et al.*, 2019; Carvalhais *et al.*, 2013; de Souza Rocha *et al.*, 2020; Goldmann *et al.*, 2015; Hewitt *et al.*, 2018; Jones *et al.*, 2019; Sterkenburg *et al.*, 2019; Tajik *et al.*, 2020; Tedersoo *et al.*, 2014; Tosi *et al.*, 2020; Xu y Chen, 2006). Sin embargo, se ha observado una amplia variabilidad de respuestas de estos parámetros ante distintas situaciones de disturbios y de ambientes; esto plantea interrogantes respecto de establecer predicciones y acciones ante los cambios que puedan efectuarse por aplicaciones de planes de manejos forestales, y otras acciones que perturben los ecosistemas, y las relaciones entre sus distintos componentes.

A pesar de que se ha avanzado en herramientas que permiten obtener información más detallada y confiable sobre la biodiversidad, todavía hay brechas considerables en la biodiversidad del suelo con respecto a datos geográficos (Tedersoo *et al.*, 2014; Bueno *et al.*, 2017; Cameron *et al.*, 2018). Si bien América del Sur es considerada uno de los puntos críticos de biodiversidad, se ha realizado poca investigación sobre los organismos edáficos (Pagano y Lugo, 2019). A pesar de que existen diversos trabajos en el tema (algunos mencionados en la Tabla 1.1), en los bosques de la región Andina son pocos los estudios que abordan el aspecto de cómo las prácticas de manejo forestal afectan a las comunidades microbianas del suelo y estos se enfocan principalmente en el estudio de los hongos micorrícicos (Godoy y Marín, 2019; Hewitt *et al.*, 2018; Truong *et al.*, 2019). Se observa por ello un vacío de conocimiento y la oportunidad de generar importantes aproximaciones en este tema.

Tabla 1.1. Trabajos científicos que estudian el efecto, impacto y/o influencia, de prácticas de manejos forestales en las comunidades microbianas del suelo en bosques del mundo. En gris aquellos trabajos que fueron realizados en la región (Argentina y Chile).

Autores	Año	Título	Bacterias	Hongos
Marshall	2000	Impacts of forest harvesting on biological processes in northern forest soils.	x	x
Donegan <i>et al.</i>	2001	Soil and litter organisms in Pacific northwest forests under different management practices.	x	x
Siira-Pietikäinen <i>et al.</i>	2001	Short-term responses of soil decomposer communities to forest management: clear felling versus alternative forest harvesting methods.	x	x
Abril	2003	¿Son los microorganismos edáficos buenos indicadores de impacto productivo en los ecosistemas?	x	
Jones, <i>et al.</i>	2003	Ectomycorrhizal fungal communities in young forest stands regenerating after clearcut logging.		x
Read y Perez-Moreno	2003	Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems - a journey towards relevance?		x
Dickie y Reich	2005	Ectomycorrhizal fungal communities at forest edges.		x
Xu y Chen	2006	Fingerprinting global climate change and forest management within rhizosphere carbon and nutrient cycling processes.	x	x
Lauber <i>et al.</i>	2008	The influence of soil properties on the structure of bacterial and fungal communities across land-use types.	x	x
Smith, <i>et al.</i>	2008	Effects of wildfire and harvest disturbances on forest soil bacterial communities.	x	
Upchurch <i>et al.</i>	2008	Differences in the composition and diversity of bacterial communities from agricultural and forest soils.	x	
Dickie, <i>et al.</i>	2009	Ectomycorrhizal fungal communities and soil chemistry in harvested and unharvested temperate <i>Nothofagus</i> rainforests.		x
Trappe <i>et al.</i>	2009	Diversity, ecology, and conservation of truffle fungi in forests of the Pacific Northwest.		x
Uibopuu <i>et al.</i>	2009	Differential effect of arbuscular mycorrhizal fungal communities from ecosystems along management gradient on the growth of forest understorey plant species.		x

Continuación Tabla 1.1.

Autores	Año	Título	Bacterias	Hongos
Blagodatskaya <i>et al.</i>	2010	Microclimate and forest management alter fungal-to-bacterial ratio and N ₂ O-emission during rewetting in the forest floor and mineral soil of mountainous beech forests.	x	x
Courty <i>et al.</i>	2010	The role of ectomycorrhizal communities in forest ecosystem processes: New perspectives and emerging concepts.		x
Oliveira <i>et al.</i>	2010	Management of nursery practices for efficient ectomycorrhizal fungi application in the production of <i>Quercus ilex</i> .		x
Paillet <i>et al.</i>	2010	Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: Meta-analysis of species richness in Europe.		x
Nacke <i>et al.</i>	2011	Pyrosequencing-based assessment of bacterial community structure along different management types in German forest and grassland soils.	x	
Baldrian <i>et al.</i>	2012	Active and total microbial communities in forest soil are largely different and highly stratified during decomposition.	x	x
Baldrian	2012	Exploring the activity of microorganisms in the forest soil using metatranscriptomics.		x
Paula <i>et al.</i>	2014	Land use change alters functional gene diversity, composition and abundance in Amazon forest soil microbial communities.	x	x
DeAngelis <i>et al.</i>	2015	Long-term forest soil warming alters microbial communities in temperate forest soils.	x	
Fernández <i>et al.</i>	2015	Ectomycorrhizal fungal communities in <i>Nothofagus nervosa</i> (Raulí): A comparison between domesticated and naturally established specimens in a native forest of Patagonia, Argentina.		x
Goldmann <i>et al.</i>	2015	Forest management type influences diversity and community composition of soil fungi across temperate forest ecosystems.		x
Purahong <i>et al.</i>	2015	Effects of forest management practices in temperate beech forests on bacterial and fungal communities involved in leaf litter degradation.	x	x

Continuación Tabla 1.1.

Autores	Año	Título	Bacterias	Hongos
Gentile	2016	Ocurrencia de microorganismos endófitos radicales y sus características promotoras del crecimiento vegetal en plantines viverizados de <i>Nothofagus obliqua</i> , <i>Populus nigra</i> y <i>Populus trichocarpa</i> .	x	
Varenius <i>et al.</i>	2016	Long-term effects of tree harvesting on ectomycorrhizal fungal communities in boreal Scots pine forests.		x
Hartmann <i>et al.</i>	2017	A decade of irrigation transforms the soil microbiome of a semi-arid pine forest.	x	x
Mestre <i>et al.</i>	2017	Natives helping foreigners? The effect of inoculation of poplar with patagonian beneficial microorganisms.	x	x
Parladé, <i>et al.</i>	2017	Effects of forest management and climatic variables on the mycelium dynamics and sporocarp production of the ectomycorrhizal fungus <i>Boletus edulis</i> .		x
Varenius, <i>et al.</i>	2017	Retention of seed trees fails to lifeboat ectomycorrhizal fungal diversity in harvested Scots pine forests.		x
Zhang <i>et al.</i>	2017	The effects of different human disturbance regimes on root fungal diversity of <i>Rhododendron ovatum</i> in subtropical forests of China.		x
Hewitt <i>et al.</i>	2018	Variable retention harvesting influences belowground plant-fungal interactions of <i>Nothofagus pumilio</i> seedlings in forests of southern Patagonia.		x
Hopkins <i>et al.</i>	2018	Forest die-off following global-change-type drought alters rhizosphere fungal communities.		x
Marín <i>et al.</i>	2018	Diversity and growth-effects of ectomycorrhizal fungi of a <i>Nothofagus pumilio</i> forest in the Andes of Southern Chile.		x
Richter <i>et al.</i>	2018	Regional environmental conditions shape microbial community structure stronger than local forest management intensity.	x	x
Philpott <i>et al.</i>	2018	Limited effects of variable-retention harvesting on fungal communities decomposing fine roots in coastal temperate rainforests.		x

Continuación Tabla 1.1.

Autores	Año	Título	Bacterias	Hongos
Castaño <i>et al.</i>	2018	Lack of thinning effects over inter-annual changes in soil fungal community and diversity in a Mediterranean pine forest.		x
Bastida <i>et al.</i>	2019	When drought meets forest management: Effects on the soil microbial community of a Holm oak forest ecosystem.	x	x
Bella	2019	Caracterización fisiológica y molecular de microorganismos endófitos radicales de especies forestales relevantes, cultivadas en un vivero forestal de Patagonia.	x	
Elíades <i>et al.</i>	2019	Soil mycobiota under managed and unmanaged forests of <i>Nothofagus pumilio</i> in Tierra del Fuego, Argentina		x
Godoy y Marín	2019	Mycorrhizal Studies in Temperate Rainforests of Southern Chile.		x
Sterkenburg <i>et al.</i>	2019	The significance of retention trees for survival of ectomycorrhizal fungi in clear-cut Scots pine forests.		x
Fernández <i>et al.</i>	2020	Are the rhizosphere fungal communities of <i>Nothofagus alpina</i> established in two different environments influenced by plant genetic diversity?		x
Tajik, <i>et al.</i>	2020	Soil microbial communities affected by vegetation, topography and soil properties in a forest ecosystem.	x	x
Wu <i>et al.</i>	2020	Bacterial community changes associated with land use type in the forest montane region of northeast China.	x	

Objetivos

Objetivo General

Describir las comunidades microbianas del suelo del matorral nativo de los bosques Andino Patagónico y establecer relaciones entre ellas, el ambiente y el manejo forestal.

Objetivos Específicos

Objetivo específico 1: Caracterizar las comunidades de bacterias del suelo del matorral de la región Andino Patagónica y evaluar la relación de estas con el ambiente y el manejo forestal experimental.

Objetivo específico 2: Describir la comunidad fúngica del suelo del matorral de la región Andino Patagónica, y evaluar la relación de estas con el ambiente y el manejo forestal experimental.

Objetivo específico 3: Describir y estudiar la simbiosis ectomicorrícica en especies leñosas nativas de la región Andino Patagónica de importancia forestal; y evaluar la relación de estos con el ambiente y el manejo forestal experimental.

Objetivo específico 4: Describir y estudiar la simbiosis ectomicorrícica en plantines de *Nothofagus* en distintos ambientes y formas de producción y con distintas procedencias de semillas, con énfasis en la importancia del proceso de producción y puesta en valor dentro del plan de manejo forestal.

Hipótesis General Y Predicciones

Hipótesis general: Las comunidades microbianas del suelo del matorral poseen atributos propios, relacionados a las condiciones del ambiente. Estas comunidades se ven afectadas de forma directa e indirecta por el manejo forestal y los cambios producidos por este manejo en las condiciones ambientales.

Predicción 1: Los cambios en las comunidades microbianas del suelo estarán relacionados con las características ambientales, en particular las referidas a las propiedades fisicoquímicas del suelo.

Predicción 2: Las comunidades microbianas del suelo responderán al manejo forestal según lo predicho por la hipótesis del disturbio intermedio (HDI).

Predicción 3: En los adultos de *N. antarctica*, naturalmente establecidos en el matorral, el comportamiento micorrícico será similar entre sí en los distintos ambientes analizados, y comparables a lo encontrado en bosques de la región. Así mismo no se modificará por el manejo forestal.

Predicción 4: El comportamiento micorrícico en los plantines de *Nothofagus* será diferente y propio de cada vivero; con particularidades entre las distintas especies y las procedencias de semillas dentro del mismo vivero.

Predicción 5: El comportamiento micorrícico en los plantines de *Nothofagus* implantados en el matorral será diferente en las distintas parcelas, viéndose favorecido en aquellas con raleos intermedios.

Descripción General Del Área De Matorral Y Sitio De Estudio

El trabajo se realizó en áreas de bosque conocidas como bosque mixto, matorral mixto, arbustal o ñirantal mixto (Carron *et al.*, 2020; Goldenberg *et al.*, 2018; Gyenge *et al.*, 2009; Loguercio *et al.*, 2018; Nacif *et al.*, 2020; Peri *et al.*, 2009; Reque *et al.*, 2007; Rusch *et al.*, 2008). Fitogeográficamente, están ubicadas en el dominio subantártico, región Andino Patagónica, provincia Subantártica y distrito de Bosque Caducifolio (Cabrera, 1971). Estos ambientes se desarrollan en una franja de topografía accidentada a ambos lados de la Cordillera de Los Andes, entre los 37° y 55° S (Reque *et al.*, 2007). En particular, en la provincia de Río Negro (Argentina), los matorrales mixtos ocupan más de 16000 hectáreas fuera del área protegida por el Parque Nacional Nahuel Huapi (CIEFAP - MAyDS, 2016). Estos bosques están dominados por la especie arbórea *N. antarctica* (G. Forst.) Oerst, y/o codominados por esta especie y otras como: *Lomatia hirsuta* (Lam.) Diels ex J.F. Macbr., *Schinus patagonicus* (Phil.) I.M. Johnst. ex Cabrera, y *Diostea juncea* (Gillies & Hook.) Miers. (Coulin *et al.*, 2019; Goldenberg *et al.*, 2020a). Las áreas de estudio se ubican en el Noroeste de la provincia de Río Negro, presentan alturas dominantes entre 2.5 y 6.1 m (Coulin *et al.*, 2019). Los pobladores y técnicos de la región suelen reconocerlos simplemente como ñirantales o matorrales, para facilitar la lectura de este texto a los ambientes en estudio del bosque mixto los llamaremos “matorrales”.

Se seleccionaron dos sitios de matorrales en las cercanías de la localidad El Foyel y un sitio en las cercanías de la localidad Los Repollos (Tabla 1.2), que se encuentran a

una altitud entre 790 y 840 msnm. Los dos sitios cercanos a El Foyel presentan topografía de laderas bajas, y se ubican en: una ladera Sur (Foyel Sur o FS), que representa un matorral alto (altura dominante de 6.1 m); y una ladera Norte (Foyel Norte o FN) de la misma colina, que representa un matorral medio (altura dominante de 3.4 m). El tercer sitio, cercano a Los Repollos (LR), se ubicó en un fondo de valle y representa un matorral bajo (altura dominante 2.5 m). Los tres sitios se caracterizan principalmente por estar dominados por *Nothofagus antarctica*; que es la única especie arbórea presente en el sitio de LR. Mientras que los sitios de El Foyel (FS y FN) son matorrales mixtos codominados con *Schinus patagonicus*, *Lomatia hirsuta*, *Embothrium coccineum*, *Discaria chacaye*, *Diostea juncea* y *Maytenus sp.* (Tabla 1.2) (Chillo *et al.*, 2020; Goldenberg *et al.*, 2020a).

Tabla 1.2. Características de los tres sitios de matorral estudiados en la región Andino patagónica. * Citados en orden de dominancia (Goldenberg *et al.*, 2020a); ** Goldenberg *et al.* (2020b).

Sitio	Ubicación	Composición de especies*	Temperatura media (°C) **			Precipitación media anual **
			anual	verano	invierno	
FS	41°38'47"S 71°29'55"O	<i>Nothofagus antarctica</i>	7	12.7	2.5	1100 mm
		<i>Schinus patagonicus</i>				
		<i>Embothrium coccineum</i>				
		<i>Diostea juncea</i>				
		<i>Lomatia hirsuta</i>				
FN	41°38'56.5"S 71°30'18.8"O	<i>Nothofagus antarctica</i>	8	13.5	2.7	1100 mm
		<i>Schinus patagonicus</i>				
		<i>Lomatia hirsuta</i>				
		<i>Diostea juncea</i>				
		<i>Embothrium coccineum</i>				
LR	41°46'32"S 71°28'18"O	<i>Nothofagus antarctica</i>	9.4	15.9	2.3	900 mm

Diseño Experimental Del Manejo Forestal

Se diseñó y desarrolló un programa de manejo forestal experimental en ambientes nativos, en el marco del proyecto: "Manejo sustentable de bosque nativo y de bosque invadido con pinos exóticos en Río Negro. Proyecto SILVA N° 20" que fue otorgado por la Unidad para el Cambio Rural del Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca de La Nación Argentina, a cargo del Dr. Lucas A. Garibaldi de la UNRN, y otros

investigadores de distintas instituciones. El plan de manejo forestal fue diseñado teniendo en cuenta una propuesta de investigación interdisciplinaria, que aborda las problemáticas del manejo y el aprovechamiento de recursos madereros de los matorrales nativos de forma amplia, teniendo en cuenta otros aspectos como la diversidad de organismos presentes en los sitios, las interacciones entre ellos, los SE involucrados, y las repercusiones sociales y económicas.

El ensayo de manejo forestal experimental se realizó en cada uno de los tres sitios (=bloques) donde se instalaron ocho parcelas, de 1417.5 m² cada una, ubicadas consecutivamente, totalizando un área experimental de 11340 m² por sitio. El plan de manejo forestal aplicado combina dos prácticas (variables): una práctica extractiva, en la que se removió parte de la cubierta vegetal, raleo, y otra práctica de reforestación, con la implantación de especies vegetales nativas de valor forestal (Figura 1.1 y Tabla 1.3). El manejo forestal fue instalado en el año 2013 en el matorral de Foyel Sur y en el año 2014 en el matorral Foyel Norte y de Los Repollos.

Raleo: por sitio se realizaron tres intensidades de remoción de la cobertura vegetal; intensidad baja correspondiente al 30 % del área basal removida (ARB), intensidad intermedia correspondiente al 50 % ARB e intensidad alta correspondiente al 70 % ARB; a su vez, se contó con parcelas controles no raleadas, 0 % ARB, totalizando cuatro intensidades de raleo por sitio. Cada nivel de raleo se realizó en dos parcelas de las ocho de cada sitio de matorral. El raleo en cada parcela se llevó a cabo en seis transectas equidistantes entre ellas, el porcentaje de área basal removida se logró cortando la vegetación de tal forma que variará el ancho las transectas, siendo de 1.5 m de ancho cada transecta para la intensidad de 30 %, de 2.5 m de ancho cada transecta para la intensidad de 50 % y de 3.5 m de ancho en cada transecta para la intensidad del 70 %. Dentro de las transectas, la vegetación se cortó a nivel del suelo (excepto los individuos de *A. chilensis* que no fueron sometidos a corte). En todas las parcelas, se extrajo la leña grande, mientras que el material vegetal más pequeño se dejó esparcido sobre la superficie de trabajo, como cubierta para el suelo.

Implantación: por sitio se implantaron seis especies arbóreas nativas: *A. chilensis*, *N. nervosa*, *N. obliqua*, *N. pumilio*, *N. antarctica*, y *N. dombeyi*, muchas de las cuales tienen un alto valor forestal. Los plantines utilizados provinieron de diferentes viveros de la región y tenían entre cuatro y seis años de edad al momento de la

implantación. Estos plantines fueron llevados al campo y plantados en el centro de cada transecta de raleo (una transecta por especie) separadas cada 1.5 m, dando una densidad de siembra de aproximadamente 1269 plantas ha⁻¹.

Tabla 1.3. Diseño del ensayo experimental del manejo forestal establecido para cada parcela en los tres sitios de matorral de la región Andino patagónica. **Raleo**= intensidad de raleo expresada como porcentaje de área basal removida; **NI**= parcelas no implantadas; **I**= parcelas implantadas.

N° de parcela	1	2	3	4	5	6	7	8
Raleo (%)	30	70	0	50	70	30	0	50
Implantación	NI	I	NI	I	NI	I	I	NI



Figura 1.1. Fotos de los sitios de matorral y las parcelas experimentales con manejo forestal. **a)** parcela de FS (raleo 70 % implantada); **b)** parcela de FS (raleo 30 % implantada); **c)** FN; **d)** parcelas LR (raleo 50 % no implantada).

En los mismos sitios de matorral, con el mismo manejo forestal, se han realizado otros trabajos estudiando el efecto del manejo y las respuestas de distintos componentes: la composición taxonómica vegetal (Chillo *et al.*, 2020), el crecimiento de los rebrotes (en las especies rebrotantes), la cobertura y riqueza vegetal (Goldenberg *et al.*, 2020b), y la producción de biomasa (Goldenberg *et al.*, 2020a); también se evaluaron variables biológicas referidas a servicios ecosistémicos (SE) como: la protección y

formación del suelo (la cobertura de hojarasca y la cobertura aérea del suelo), la protección contra incendio (acumulación de material combustible y la humedad del combustible vivo) (Goldenberg *et al.*, 2020a), la polinización (densidad y riqueza de flores y de polinizadores, y la visita de polinizadores) (Coulin *et al.*, 2019), y la fertilidad del suelo asociado a árboles nativos con potencial productivo (Berrios *et al.*, 2014). Además, en plantines implantados de *N. obliqua* se evaluó la supervivencia, el crecimiento y el daño foliar producido por artrópodos folívoros (Nacif *et al.*, 2020).

En el momento que se realizó el manejo un análisis de la vegetación de los sitios de El Foyel, en general, mostró que estos sitios presentan vegetación característica de estos ambientes, con árboles bajos y jóvenes, arbustos de altura media, y un sotobosque con hierbas perennes. Además, el suelo estuvo cubierto en más del 75 % por materia orgánica muerta (hojarasca, detritos y ramas), mientras que el porcentaje de suelo desnudo estuvo entre el 0 y 9.5 % (Tabla 1.4) (Goldenberg, com personal, resumido en Carron *et al.*, 2020).

Tabla 1.4. Descripción de las parcelas de El Foyel en el momento de establecido el manejo forestal experimental. Porcentaje de cobertura de: suelo desnudo, material leñoso caído y plantas agrupadas por sus tipos de micorrizas. **AM**= plantas colonizadas por hongos micorrícicos arbusculares; **EcM**= *N. antarctica*; **ErM**= plantas colonizadas por micorrizas ericoides; **NC**= no hospedadora, plantas que no presentan colonización micorrícica; **ND**= colonización no determinada en la región.

Cobertura (%) / N° parcela	1 (30 NI)	2 (70 I)	3 (0 NI)	4 (50 I)	5 (70 NI)	6 (30 I)	7 (0 I)	8 (50 NI)
Suelo desnudo	9.5	0.0	0.0	2.0	0.0	3.3	0.5	2.0
Materia orgánica	88.8	76.3	98.8	100.0	98.0	97.5	100.0	98.8
AM	98.8	30.5	19.5	14.0	25.0	18.8	17.5	51.0
EcM	1.3	0.0	0.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
ErM	0.0	0.0	0.0	0.5	3.0	0.0	0.0	0.0
NC	0.0	6.0	1.5	7.3	2.8	6.0	6.3	2.8
ND	0.0	0.0	1.0	0.0	3.5	3.0	0.0	0.0

Como se mencionó anteriormente estos sitios se encuentran dominados por *N. antarctica*. Esta especie arbórea presenta en la región colonización ectomicorrícica (Diehl *et al.*, 2008). Además, se registró una alta cobertura de plantas colonizadas por hongos micorrícicos arbusculares, como: *Acaena sp.*, *Azara microphylla*, *Berberis*

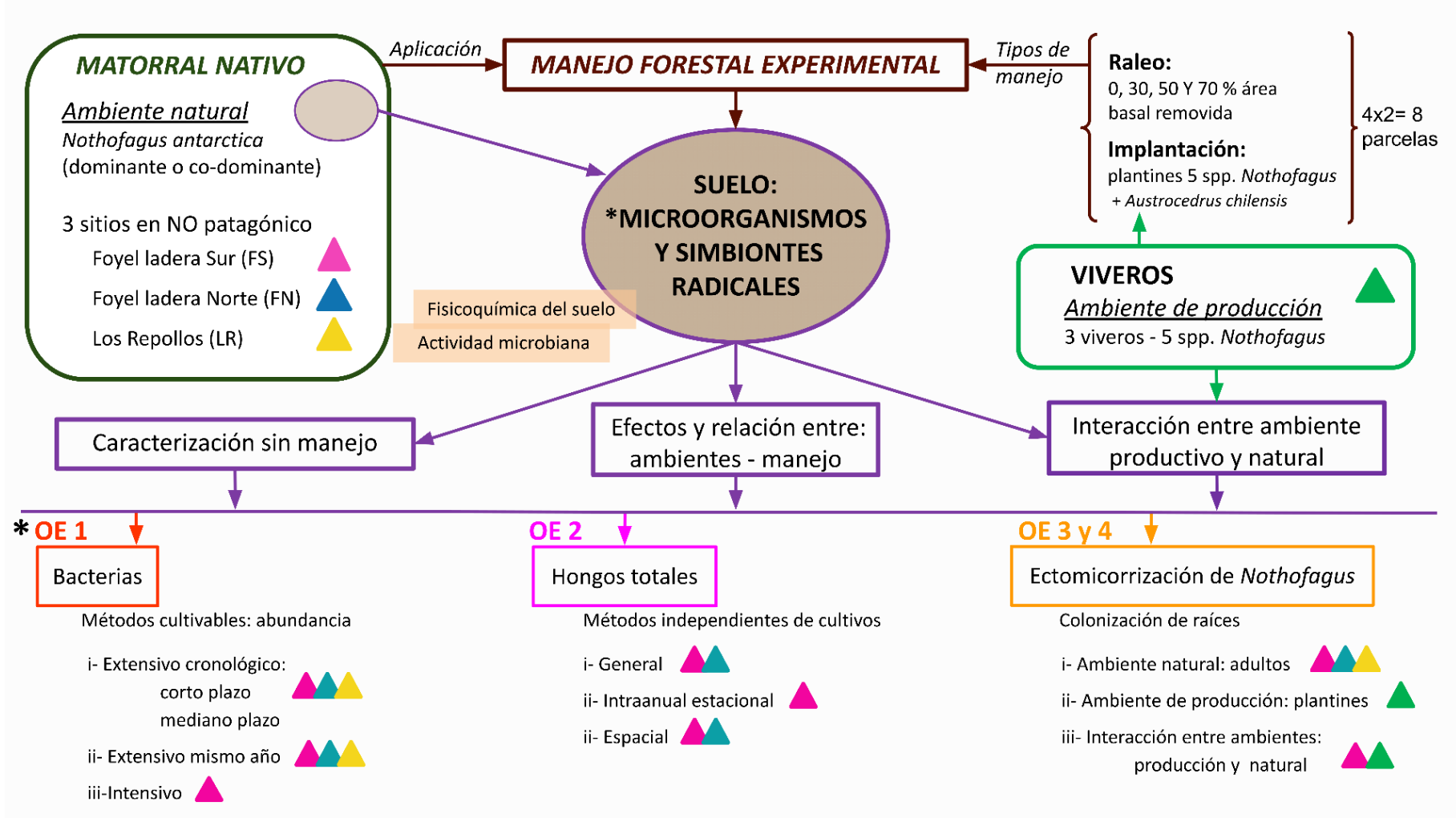
buxifolia, *Chusquea culeou*, *Cynanchum descolei*, *Galium hypocarpium*, *Geranium magellanicum*, *Lomatia hirsuta*, *Maytenus boaria*, *Maytenus chubutensis*, *Mutisia spinosa*, *Blechnum sp.*, y *Schinus patagonicus* (Tabla 1.4) (Carron *et al.*, 2020). También se registró la presencia de: *Gaultheria mucronata* una especie colonizada por micorrizas ericoides (ErM); *Lomatia hirsuta* y *Embothrium coccineum*, ambas especies no presentan colonización micorrícica; y *Diostea juncea* cuya micorrización no se ha determinado en la región (Tabla 1.4) (Carron *et al.*, 2020). En líneas generales, al igual que otros bosques de la región, el sotobosque está dominado en riqueza y abundancia por especies hospedadoras de micorrizas arbusculares (Fontenla *et al.*, 1998).

Diseño De Tesis

Dada la complejidad en el estudio de la comunidad microbianas y el escaso conocimiento previo de la microbiota (y la influencia del manejo) en el matorral y en la región, en esta tesis, se utilizaron distintas escalas, abordajes y aproximaciones metodológicas para cada uno de los grupos microbianos estudiados, y según se muestra en el *Esquema De Trabajo*. Conociendo los temas de vacancia, su amplitud y sus necesidades; las distintas aproximaciones teórico-metodológicas fueron elegidas priorizando la temática y el área de conocimiento en la región, la disponibilidad de recursos (instrumentales y económicos disponibles).

Para estudiar las comunidades bacterianas del suelo (*Objetivo específico 1, Capítulo 2*) y la colonización ectomicorrícica de *N. antarctica*, especie nativa dominante y de importancia forestal (*Objetivo específico 3, Capítulo 4*), se trabajó en los tres sitios descriptos. En tanto que, para estudiar las comunidades fúngicas del suelo (*Objetivo específico 2, Capítulo 3*) se tomaron las muestras en los dos sitios de El Foyel (Foyel Sur y Foyel Norte) debido a la cercanía, las características propias de cada una de ellos y la disponibilidad de recursos en función del tiempo. Por último, para estudiar las comunidades ectomicorrícica de los plantines provenientes de vivero (*Objetivo específico 4, Capítulo 4*) los ensayos se instalaron únicamente en el matorral alto (FS), debido a la disponibilidad de plantines en los viveros y el mejor desempeño en la supervivencia de los plantines instalados en este sitio.

Esquema De Trabajo



Capítulo 2:
Comunidad Bacteriana Del Suelo Del Matorral, Su Relación Con El
Ambiente Y El Manejo Forestal

Introducción

Comunidades Bacterianas Del Suelo, Funciones Y Servicios Ecosistémicos

Como se mencionó en el Capítulo 1, los suelos contienen rangos entre 10^9 y 10^{10} células bacterianas por gramo de peso seco, esto representa una diversidad estimada en más de un millón de especies de bacterias (Gans *et al.*, 2005). Las bacterias son organismos saprófitos, simbiotes y/o patógenos, y desempeñan papeles esenciales en los ecosistemas que habitan (Nielsen y Winding, 2002).

Las bacterias edáficas participan activamente en los ciclos de nutrientes, en la formación y el mantenimiento del suelo; contando con una amplia gama de reacciones metabólicas capaces de transformar la materia y la energía del sistema por medio de procesos de síntesis, descomposición y mineralización del suelo (Aislabie *et al.*, 2013; Barrios, 2007; Eilers *et al.*, 2010; Hackl *et al.*, 2004). Son capaces de degradar diversas moléculas orgánicas sencillas como ácidos orgánicos, aminoácidos y azúcares, y compuestos orgánicos más recalcitrantes como celulosa, hemicelulosa, lignina y quitina. Las bacterias son los únicos organismos capaces de fijar nitrógeno gaseoso (N_2) a formas biológicamente activas (amonio), pudiendo ser organismos de vida libre o asociados con plantas (Aislabie *et al.*, 2013; Eilers *et al.*, 2010; Hackl *et al.*, 2004). También son capaces de producir polisacáridos y otros agentes estabilizadores; que se asocian con la materia orgánica e inorgánica del suelo, favoreciendo la retención de agua y la fertilidad del suelo (Barrios, 2007). La versatilidad metabólica de estos microorganismos hace que sean capaces de degradar moléculas complejas (como hidrocarburos, pesticidas, insecticidas y otros compuestos químicos tóxicos) y de secuestrar metales pesados, constituyendo mecanismos de biorremediación en ambientes contaminados (Aislabie *et al.*, 1999, 2013).

Otros aspectos importantes es la capacidad de algunas de ellas de establecer relaciones con las plantas, afectando el desarrollo y la productividad de estas últimas (Bashan y Holguin, 1998; Richardson *et al.*, 2009). Las bacterias presentes en la rizósfera y las bacterias endófitas y simbióticas que habitan el interior de las plantas, juegan un papel clave en la adquisición y asimilación de nutrientes por las plantas, son capaces de secretar moléculas extracelulares como: enzimas, hormonas, metabolitos secundarios, antibióticos y varias moléculas de señalización (Jimtha *et al.*, 2017, 2020; Tosi *et al.*,

2020; Zhang *et al.*, 2006). También le otorgan a las plantas mecanismos de tolerancia al estrés ambiental y químico, adquiriendo un papel importante en la adaptación de las plantas para procesos de fitorremediación y desarrollo en condiciones desfavorables (Tosi *et al.*, 2020). Estas relaciones bacterias-plantas juegan un papel vital en la estimulación y modulación de la respuesta al estrés de las plantas, y contribuyen a un mejor crecimiento de las plantas (Jimtha *et al.*, 2017, 2020). Por esta razón, las bacterias representan una herramienta potencial para la producción agrícola y forestal, representando una mejora en las condiciones de los cultivos (Naamala y Smith, 2020).

La amplia diversidad metabólica de la comunidad bacteriana, y las interacciones que establecen con otros organismos, hace que tengan un rol fundamental de diversos servicios ecosistémicos (SE) relacionados con la diversidad, abundancia y productividad de la comunidad vegetal, la salud del suelo, la calidad del agua, el biocontrol de patógenos, entre otros (Aislabie *et al.*, 2013; Barrios, 2007; Blouin *et al.*, 2013; Pulleman *et al.*, 2012; Swift *et al.*, 2004). Entre los SE que participa esta comunidad se destacan la producción agropecuaria y forestal, y otros sistemas productivos (Antoun y Prevost, 2006; Compant *et al.*, 2005b; Dubey *et al.*, 2020a; Kenawy *et al.*, 2019; Naamala y Smith, 2020), para tratar corrientes de desechos y remediar suelos contaminados con compuestos orgánicos, inorgánicos y metales tóxicos (Aislabie *et al.*, 1999, 2013; Tosi *et al.*, 2020), en aplicaciones biotecnológicas para la obtención de compuestos antibacterianos, antimicóticos y antivirales (Aislabie *et al.*, 2013; Antoun y Prevost, 2006; Compant *et al.*, 2005a; Dubey *et al.*, 2020b; Kenawy *et al.*, 2019). Todos estos SE son aspectos importantes para estudiar y conservar la biodiversidad bacteriana de los suelos.

Grupos Conspicuos De Bacterias Del Suelo

La actividad metabólica de los organismos puede cuantificarse como la producción de CO₂ y/o el consumo de O₂. En el suelo esta determinación es una medida de la respiración total del suelo, es decir la oxidación biológica de la materia orgánica a CO₂ propia de todos los organismos aeróbicos y facultativos del suelo (Alef, 1995). La actividad metabólica de los microorganismos del suelo ocupa una posición clave en el ciclo carbono de todos los ecosistemas terrestres y proporciona una medida de cuánto

del carbono fotosintéticamente fijado se devuelve a la atmósfera (Alef, 1995). En los suelos ácidos o ligeramente ácidos, como los suelos de la región Andino Patagónica (Colmet Daage *et al.*, 1988), la comunidad de bacterias (principalmente heterótrofas Gram positivas, aeróbicas y anaeróbicas) se ven disminuidas, predominando la comunidad fúngica de levaduras y mohos (Schlegel y Jannasch, 2006). Estos microorganismos son los responsables en gran parte de la respiración total del suelo, sobre todo cuando se determina en condiciones de laboratorio (Zheng *et al.*, 2009). La medición de la respiración del suelo es una de las técnicas más antiguas, pero aún utilizada (Gonzalez-Polo *et al.*, 2019; Peri *et al.*, 2015; Raich y Tufekcioglu, 2000; Toledo *et al.*, 2021), para la cuantificación de la actividad microbiana del suelo (Alef, 1995). La respiración del suelo se correlaciona positivamente con el contenido de materia orgánica del suelo y, a menudo con la biomasa microbiana y la actividad microbiana (Alef, 1995) y está incluida en la mayoría de los programas de monitoreo de suelos (Nielsen y Winding, 2002). Sin embargo, se debe tener en cuenta que estas mediciones están influenciadas por las condiciones ambientales, como la temperatura, la humedad del suelo, la disponibilidad de nutrientes y la estructura del suelo (Alef, 1995); presentando una alta sensibilidad a los cambios ambientales, que pueden ser estandarizados y controlados en el laboratorio (Pankhurst *et al.*, 1995).

La fijación biológica del nitrógeno es otro proceso metabólico de importancia y es exclusiva de los organismos procariontes. La fijación de N_2 es una reacción catalizada por un complejo enzimático conocido como nitrogenasa, es un proceso energéticamente costoso y requiere de una serie de estructuras (nódulos, vesículas, etc) o mecanismos de secuestro o exclusión del O_2 , que le confiere al complejo enzimático el ambiente anaeróbico necesario para su actividad. El amonio, producido por este proceso, puede ser utilizado en las distintas vías del ciclo de nitrógeno. El amonio puede ser asimilado en formas orgánicas, por ejemplo en aminoácidos y proteínas; o puede ser oxidado a otras formas inorgánicas (nitrato por ejemplo) disponibles para las plantas y otros seres vivos. Este proceso es fundamental en la disponibilidad de este nutriente, que suele ser limitante en muchos suelos. La fijación del nitrógeno es una ventaja adaptativa para los microorganismos capaces de realizar esta reacción (Aislabie *et al.*, 2013).

Las bacterias capaces de fijar nitrógeno se conocen como diazótrofes y pueden presentar modos de vida simbiote o como microorganismos edáficos de vida libre o endófitos (Cocking, 2003). Las bacterias diazótrofes simbióticas, como *Frankia* y rizobiales (en sentido amplio) como *Rhizobium* y *Mesorhizobium*, puede proporcionar hasta el 90 % de los requerimientos de nitrógeno de las plantas a través de la fijación dentro de los nódulos (Franche *et al.*, 2009). Entre las bacterias diazótrofes de vida libre se han identificado bacterias de varios de los géneros edáficos y endófitos comunes, como *Acetobacter*, *Azoarcus*, *Azospirillum*, *Azotobacter*, *Burkholderia*, *Clostridium*, *Enterobacter*, *Herbaspirillum*, *Gluconobacter* y *Pseudomonas* (Baldani *et al.*, 1997; Mirza *et al.*, 2006; Richardson *et al.*, 2009; Vessey, 2003). Estas bacterias tienen el potencial de fijar el N₂ a amonio, contribuyendo al aporte de formas de nitrógeno disponible en el suelo y por ende en las plantas circundantes. En el caso de bacterias diazótrofes endófitas, la contribución a las plantas huésped y su efecto promotor del crecimiento vegetal sigue siendo discutido (Richardson *et al.*, 2009). Este potencial ha sido reportado para algunas cepas de diazótrofes endófitas (*Azoarcus sp.* y *Gluconobacter diazotrophicus*) asociadas a algunas plantas como *Leptochloa fusca* y *Saccharum officinarum* (Hurek *et al.*, 2002; Sevilla *et al.*, 2001). Además, experimentos realizados en macetas y en condiciones de campo, han proporcionado evidencia de la capacidad de estas bacterias para suministrar importantes aportes de nitrógeno disponible a algunos pastos y cereales (Oliveira *et al.*, 2002; Richardson *et al.*, 2009). Las tasas de fijación de N₂ por las relaciones simbióticas son a menudo dos o tres órdenes de magnitud más altas que las de las de vida libre (Aislabie *et al.*, 2013), estas últimas son muy numerosas y diversas en el suelo, con metabolismos variados (aeróbicas, micro aerobias y anaerobias, heterótrofes y autótrofas) (Martinez-Romero, 2006).

Las bacterias mesófilas tienen un rango de crecimiento óptimo entre los 20 y 42 °C. Así mismo, muchas de estas bacterias tienen la capacidad de tolerar cambios de temperatura (estacionales o diarios) que pueden ser muy marcados en algunos ambientes (Schlegel y Jannasch, 2006). Estas bacterias son muy numerosas en ambientes templados y pertenecen a grupos con funciones ecológicas importantes en el suelo (Schlegel y Jannasch, 2006). Dentro del grupo de las bacterias mesófilas, y promotoras del crecimiento vegetal, los géneros pertenecientes a *Enterobacteriaceae* y

otros géneros como *Azospirillum*, *Pseudomonas* y *Bacillus* son abundantes en el suelo y han sido ampliamente estudiados. Estos géneros y familias bacterianas han sido considerados como los de mayor importancia debido a su capacidad de mejorar significativamente el crecimiento y desarrollo vegetal de especies de alto valor productivo en todo el mundo (Baldani *et al.*, 1987; Okon, 1985; Saharan y Nehra, 2011).

La familia *Enterobacteriaceae* (Gammaproteobacterias- Proteobacteria) es un grupo amplio, con 50 géneros y 227 especies descritas hasta el momento según el sistema integrado de información taxonómica (*Integrated Taxonomic Information System*, <https://www.itis.gov/>). Los miembros de la familia *Enterobacteriaceae* son reconocidos por su papel crítico como microbiota normal en humanos y otros animales, no obstante también son causantes de una gran variedad de enfermedades infecciosas oportunistas entéricas, no entéricas y en plantas (Brisse *et al.*, 2006; Germani y Sansonetti, 2006; Janda, 2006). Diversos géneros de esta familia (como por ejemplo *Enterobacter*, *Klebsiella*, *Morganella*, *Serratia*, *Escherichia*) cumplen otras funciones ecológicas importantes, entre las que destacan: favorecer el crecimiento vegetal, fijar N₂, participar en diversos ciclos geoquímicos. Así mismo pueden tolerar y remediar ambientes contaminados (Ahemad y Khan, 2010; Ahmad *et al.*, 2015; Brisse *et al.*, 2006; de Souza *et al.*, 2012; Grimont y Grimont, 2006a). Por las capacidades antes mencionadas estos grupos bacterianos son utilizados en procesos industriales y biotecnológicos (Grimont y Grimont, 2006b, 2006a; Janda, 2006; Welch, 2006).

La familia *Pseudomonadaceae* (Gammaproteobacterias- Proteobacteria) comprende unos 10 géneros y 164 especies descritas (*Integrated Taxonomic Information System*, <https://www.itis.gov/>). Dentro de esta familia, el género *Pseudomonas* es el más diverso, comprende unas 141 especies y 10 subespecies (*Integrated Taxonomic Information System*, <https://www.itis.gov/>). Las *Pseudomonas* presentan una amplia versatilidad metabólica y plasticidad genética, esto hace que por un lado se encuentran ampliamente distribuidos en diversos ambientes, muchos de los cuales son desfavorables para el crecimiento de otras bacterias, y por otro lado sean capaces de metabolizar una gran cantidad de sustratos orgánicos e inorgánicos (Moore *et al.*, 2006). En el suelo (rizósfera y *bulk soil*) son un grupo ubicuo y son actores claves en el ciclo del carbono y del nitrógeno. Algunas producen metabolitos que estimulan el

crecimiento de las plantas y/o también actúan como biocontroladores de fitopatógenos y antagonistas fúngicos (Agaras *et al.*, 2012, 2015; Donegan *et al.*, 2001; L. Fernández *et al.*, 2012; Moore *et al.*, 2006). Las *Pseudomonas* edáficas son cosmopolitas, sin embargo, estudios realizados a escala global con distintos métodos de tipificación molecular han mostrado diferentes resultados. Un análisis de restricción de rDNA 16S (ARDRA) evidenció patrones genéticos muy similares a nivel mundial, sin embargo, los análisis de polimorfismo de longitud de fragmentos de restricción intergénica de rDNA 16s-23s (ITS-RFLP) y análisis de huellas genómicas extragénica repetitiva (BOX-PCR) muestran patrones genéticos exclusivos en distintas regiones y sitios, evidenciando endemidad. Estos resultados sugieren que si bien a nivel específico las *Pseudomonas* son cosmopolitas, también tienen endemidades, lo que sugiere que estas bacterias heterotróficas del suelo tienen características propias determinadas por ciertos ambientes (Cho y Tiedje, 2000; Moore *et al.*, 2006). Estos aspectos pueden resultar importantes en Patagonia donde la información sobre este grupo microbiano es limitada.

Bacterias, Ambiente Y Manejo Forestal

Las propiedades del suelo son determinantes en la constitución de la comunidad bacteriana del mismo, tanto para las de vida libre, como endófitos y simbioses de plantas (de Souza Rocha *et al.*, 2020; Tosi *et al.*, 2020); estos efectos se han evidenciado en la modificación del perfil transcripcional del microbioma (Carvalhais *et al.*, 2013; de Souza Rocha *et al.*, 2020; Jones *et al.*, 2019), en la reducción de la biomasa microbiana y las tasas de respiración (Campbell *et al.*, 2010; Ramirez *et al.*, 2012, 2010), además de tener una influencia directa sobre grupos microbianos funcionales específicos (de Souza Rocha *et al.*, 2020; Treseder, 2004). Las propiedades del suelo que regulan el microbioma del suelo son principalmente: la disponibilidad de nutrientes y materia orgánica, el contenido de agua, el pH, y la estructura del suelo (Barnett *et al.*, 2020; Carvalhais *et al.*, 2013; de Souza Rocha *et al.*, 2020; Jones *et al.*, 2019; Tosi *et al.*, 2020). Una limitación importante en el estudio de las propiedades del suelo es que normalmente están interconectadas y vinculados a otros factores a gran escala (como el clima, la altitud y latitud, la vegetación presente, entre otros), y por ende, no siempre

es posible aislar o identificar los efectos de una propiedad particular (Benson y Dawson, 2007; Siles *et al.*, 2016) y podría ser la razón detrás de algunos resultados contradictorios (Tosi *et al.*, 2020).

La interacciones bióticas, entre las bacterias del suelo y otros organismos, también son determinantes de cómo se constituye la comunidad bacteriana, como las interacciones plantas-bacterias y microorganismo-bacterias (Altaf *et al.*, 2017; Carvalhais *et al.*, 2013; Gaiero *et al.*, 2013; Jin *et al.*, 2019; Jones *et al.*, 2019; Worsley *et al.*, 2020; Xiong *et al.*, 2020). Las plantas pueden influir en la presencia de microorganismos en la rizosfera modificando el entorno rizosférico con exudados radicales; la exudación radical de nutrientes, enzimas, antibióticos y otras moléculas (Haichar *et al.*, 2014; Jin *et al.*, 2019; Worsley *et al.*, 2020; Xiong *et al.*, 2020). Mientras que, las interacciones bacterias - microorganismos del suelo incluyen procesos de competencia, de antibiosis (Gaiero *et al.*, 2013), y *quórum sensing* (Altaf *et al.*, 2017). Estas interacciones coordinan procesos como la comunicación planta-microbio, antibiosis, virulencia y producción de sideróforos (Altaf *et al.*, 2017).

El efecto de las prácticas de manejo forestal, principalmente el raleo, sobre los microorganismos ha sido estudiado en diversos trabajos (Tabla 1.1), y generalmente está estrechamente relacionado a cambios en las características químicas del suelo, y en la estructura y cobertura vegetal (Baldrian, 2017a; Donegan *et al.*, 2001; Siira-Pietikäinen *et al.*, 2001; Smith *et al.*, 2008; Tajik *et al.*, 2020; Upchurch *et al.*, 2008; Wu *et al.*, 2020). Los cambios del uso de la tierra, como es el manejo forestal, provocan cambios en las propiedades químicas de los suelos y afectan la composición de las comunidades microbianas en los sistemas forestales (Siira-Pietikäinen *et al.*, 2001; Smith *et al.*, 2008; Tajik *et al.*, 2020; Wu *et al.*, 2020), debido a que estos cambios químicos influyen en el suministro de nutrientes y hábitats adecuados para los microorganismos (Tajik *et al.*, 2020; Wu *et al.*, 2020). Se ha encontrado que características como el pH, C total, N total y P disponible del suelo tienen correlaciones positivas con la abundancia y diversidad de las comunidades bacterianas (Siira-Pietikäinen *et al.*, 2001; Smith *et al.*, 2008; Wu *et al.*, 2020). Estas características también pueden explicar los cambios en la estructura taxonómica de estas comunidades, a favor o en detrimento de ciertos grupos taxonómicos (Wu *et al.*, 2020). La aplicación del manejo forestal, y las acciones a

posteriori que puedan aplicarse en el sitio manejado, modifican la biomasa y abundancias de la comunidad vegetal, estos cambios pueden favorecer la actividad metabólica, la biomasa y la composición de la comunidad bacteriana (Baldrian, 2017a; Chauvat *et al.*, 2003; Donegan *et al.*, 2001). En su trabajo Donegan *et al.* (2001) han demostrado una correlación positiva entre la abundancia de bacterias mesófilas aerobias y facultativas, el contenido de humedad de suelo y el porcentaje de cobertura vegetal de bosques raleados. Los autores han observado que, en parcelas raleadas y que han sido sembradas con pastos y leguminosas, con una cobertura vegetal de casi 100 %, favoreció a las poblaciones bacterianas. Interpretando que la comunidad vegetal establecida proporcionó mayores niveles de humedad, protección contra temperaturas extremas, y que los exudados de esta combinación de especies podrían ser utilizados por los microorganismos como fuente de nutrientes. Sin embargo, en algunos grupos taxonómicos, como las *Pseudomonas*, no se observa este efecto positivo en la diversidad (Donegan *et al.*, 2001).

Objetivo Específico

Objetivo específico 1: Caracterizar las comunidades de bacterias del suelo del matorral de la región Andino Patagónica y evaluar la relación de estas con el ambiente y el manejo forestal experimental.

Materiales Y Métodos

Para cumplir con el objetivo planteado se determinó la abundancia de bacterias (utilizando métodos de recuento por cultivo en placa) y la actividad microbiana (estimada a partir de la respiración potencial del suelo). Se consideraron los tres sitios de matorral: Foyel Sur (FS), Foyel Norte (FN) y Los Repollos (LR). Los datos de la comunidad bacteriana se evaluaron en los siguientes niveles de análisis:

1. Caracterización de la comunidad bacteriana del matorral, sin manejo (ítem 1): para este análisis se utilizaron cada una de las parcelas controles del ensayo de manejo forestal de los tres sitio de matorral (FS, FN, y LR, sin raleo y sin implantación, n=3, ver: Capítulo 2, *Muestreo Y Procesamiento De La Muestra*). Estas parcelas, al no

aplicarse las prácticas de manejo forestal, se consideraron representativas de la condición histórica natural de los matorrales.

2. Evaluación del efecto del manejo forestal y del ambiente en la comunidad bacteriana del matorral nativo (ítem 2): para este análisis se utilizaron todas las parcelas de los tres sitios del matorral, con y sin implantación y los distintos raleos (FS, FN y LR, n= 8 parcelas x 3 sitios = 24, ver: Capítulo 2, *Muestreo Y Procesamiento De La Muestra*).

La caracterización y evaluación de la comunidad bacteriana (ítem 1 y 2) se realizaron con dos tipos de muestreos: **muestreos extensivos**, con dos aproximaciones temporales: i. cronológico y ii- año calendario; y **muestreos intensivos** en FS (Tabla 2.1). En la aproximación temporal **i- cronológica** los muestreos extensivos se realizaron en los tres sitios de matorral a un año de instalado el manejo forestal (corto plazo) y a cuatro años de instalado el manejo (mediano plazo); en la aproximación **ii- año calendario** (2018) los muestreos se realizaron en los tres sitios en el mismo año calendario. Estos diseños tienen en cuenta que el ensayo de manejo forestal se instaló con un desfase de un año en los distintos sitios (Capítulo 1): en el 2013 el manejo se realizó en FS, y en 2014 en los otros dos sitios (FN y LR). Por ello, en **la aproximación cronológica** (i) se fijó el tiempo transcurrido desde el manejo y el factor ambiental es variable dependiente del clima; mientras que, en **la aproximación año calendario** (ii) se fijó el año de muestreo, 2018. Resumiendo los muestreos se realizaron de la siguiente manera:

i- Extensivo cronológico: para estos análisis se consideró a los tres sitios: FS, FN y LR. Los muestreos extensivos se realizaron con una muestra conjunta (formada por 25 submuestras) por parcela y por sitio. Las muestras se colectaron en dos momentos posteriores a la instalación del manejo: **a un año de instalado el manejo (corto plazo)**, los muestreos se realizaron en FS en Mayo del 2014 y en FN y LR en Mayo del 2015; y **a cuatro años de instalado el manejo (mediano plazo)**, los muestreos se realizaron en FS en Mayo del 2017 y en FN y LR Mayo del 2018 (Tabla 2.1).

ii- Extensivo en un año calendario: se realizó una evaluación de la comunidad bacteriana en el mismo momento calendario, en Mayo del 2018, en los tres sitios de matorral, para tener en cuenta los cambios climáticos anuales. Por ello FS lleva cinco años de instalado, y los sitios FN y LR llevan cuatro años de instalado (Tabla 2.1).

iii- **Intensivo:** se realizó un muestreo intensivo considerando la variabilidad de cada parcela, para ello se aumentó las repeticiones por parcela en uno de los sitios (FS) y en un año (2017). Para ello se conformaron tres muestras conjuntas por parcela, cada una formada por 25 submuestras individuales que se realizaron con el mismo diseño esquematizado en la Figura 2.1, con la diferencia de que en cada punto de muestreo se tomaron tres fracciones de suelo, separadas por 10 cm (n= 3 muestras por parcelas x 8 parcelas x 1 sitio = 24 muestras; ver: Capítulo 2, *Muestreo Y Procesamiento De La Muestra*; Tabla 2.1).

Tabla 2.1. Resumen de los muestreos y las aproximaciones temporales para la caracterización y evaluación de la comunidad bacteriana del suelo en el matorral en la región Andino Patagónica.

Muestreo	Aproximación temporal		Sitios	Muestras de suelo		
				Submuestras por parcela	Muestras por parcela	Total muestras
Extensivo	Cronológico (i)	Corto plazo (un año de manejo)	FS, FN y LR	25	1 muestra conjunta/ parcela/ sitio	24
		Mediano plazo (cuatro años de manejo)	FS, FN y LR	25	1 muestra conjunta/ parcela/ sitio	24
	Año calendario (ii)	2018	FS, FN y LR	25	1 muestra conjunta/ parcela/ sitio	24
Intensiva	(iii)	2017	FS	25 x 3 repeticiones	3 muestras conjunta/ parcela	24

Muestreo Y Procesamiento De La Muestra

Como se mencionó en el Capítulo 1 los estudios de las comunidades de microorganismos se realizaron dentro de un ensayo de manejo forestal experimental realizado con anterioridad en matorrales de la región Andino Patagónica Argentina. El plan de manejo forestal aplicado combina dos prácticas (factores): a) una práctica extractiva, en la que se removió parte de la cubierta vegetal, raleo (0, 30, 50 y 70 %); y

b) otra práctica de reforestación, con la implantación de especies vegetales nativas de valor forestal (implantadas y no implantadas). La combinación de estas variables resulta en ocho parcelas experimentales, que se han establecido en los tres sitios de matorral (= bloques); detalles en el Capítulo 1 (Tabla 1.3).

Para describir y evaluar las comunidades bacterianas (abundancia de bacterias y actividad microbiana) de los matorrales se colectaron muestras de suelo en las ocho parcelas de los tres sitios de matorral (Capítulo 1): FS, FN y LR.

En cada parcela se demarcó una subparcela central, dejando un perímetro de 4.5 metros a cada lado de la parcela (espacio sin muestrear para evitar el efecto borde). Dentro de la subparcela central se trazaron cinco transectas perpendiculares a las franjas de raleo y separadas entre sí cada siete metros. Sobre cada una de las transectas se tomaron cinco submuestras de suelo superficial (los primeros 10 cm del perfil sin hojarasca) separadas cada cuatro metros entre sí, y no alineadas respecto de las transectas superiores o inferiores, según se muestra en la Figura 2.1. En total se recolectaron 25 submuestras por parcela, con las que se realizó una muestra conjunta por parcela/sitio/año. Las muestras de suelo se conservaron a 4 °C y se procesaron antes de las 24 hs. Todas las muestras se homogeneizaron y tamizaron en una malla de dos mm de diámetro en condiciones asépticas. Posteriormente se dividió cada muestra de suelo en las siguientes fracciones: la primer parte se procesó inmediatamente dentro de las 24 horas y se utilizó para calcular el peso seco del suelo, y para realizar el recuento de los grupos bacterianos; la segunda parte se fraccionó para determinar las características fisicoquímicas y la actividad microbiana del suelo; y la tercer fracción se colectó en recipiente estéril, y se conservó en freezer -80 ° C para el estudio de los hongos de suelo en Capítulo 3 (*Materiales y Métodos*).

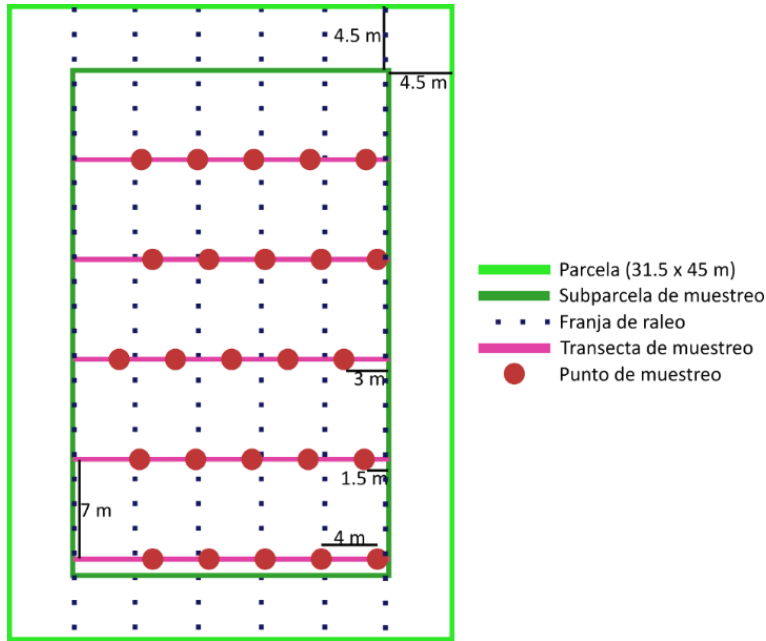


Figura 2.1. Esquema de parcela y diseño de muestreo de las muestras de suelo en el matorral nativo de la región Andino Patagónica.

Abundancia De Bacterias

Para describir la comunidad bacteriana del suelo (ítem 1) y evaluar los efectos del ambiente y del manejo forestal del matorral nativo (ítem 2) se realizaron cultivos en placas a partir de diluciones seriadas en distintos medios de cultivos. Los diferentes medios de cultivos se seleccionaron considerando su especificidad para el crecimiento y desarrollo de grupos bacterianos conspicuos y con potencial en promover el crecimiento vegetal: bacterias mesófilas aerobias o aerobias facultativas totales, bacterias diazótrofes de vida libre, bacterias presuntivas del género *Pseudomonas* y de la familia *Enterobacteriaceae*; a las que llamaremos en todo el escrito (para claridad del texto) como mesófilas, diazótrofes, *Pseudomonas* y Enterobacterias.

Para cultivar estos grupos microbianos se utilizaron los siguientes medios de cultivo: (1) Agar Tripteína soja (TSA) 0.1 % para bacterias mesófilas de requerimientos nutricionales generalistas; (2) Agar NFB para bacterias diazótrofes; (3) Agar cetrimida (AC) específico para *Pseudomonas* y (4) Agar MacConkey (MC) específico para Enterobacterias (Tabla 2.2). Todos los cultivos se realizaron en el rango de temperatura mesófila (25 y 30 °C) y en aerobiosis.

A partir de cada muestra conjunta del suelo por parcela en cada sitio y año, se realizaron diluciones decimales seriadas en solución fisiológica (NaCl 0.9 %), a partir de 1:5 P/V. Esta dilución inicial (por muestra) se agitó a 250 rpm durante 30 minutos, se

dejó decantar 30 segundos. De cada muestra se sembraron tres diluciones, previamente establecidas según el grupo de bacterias a realizar el recuento (Tabla 2.2). De cada dilución se sembró por agotamiento en superficie 100 μ L de suspensión de suelo en el medio de cultivo sólido seleccionado y específico para cada grupo, con tres réplicas de método por dilución ($n=3$). Las placas se incubaron en aerobiosis a 25 °C hasta 72 hs. Los recuentos de las unidades formadoras de colonias (UFC) se realizaron a las 48 hs de incubación, y se repitieron a las 72 hs para chequear el crecimiento de nuevas colonias (Madingan *et al.*, 2004). Los recuentos se hicieron en aquellas placas que presentaron un recuento de bacterias con un rango entre 30 y 300 UFC por placa (Madingan *et al.*, 2004). El cálculo de UFC se expresó por gramo de peso seco de suelo (UFC g suelo⁻¹).

En el estudio extensivo cronológico, el recuento de bacterias a corto y mediano plazo totalizó 432 placas de siembra por medio de cultivo (8 parcelas x 1 repetición de suelo x 3 diluciones de suelo x 3 réplicas metodológicas x 3 sitios x 2 años). En la aproximación extensiva en un año calendario (2018) se totalizaron 216 placas de siembra por medio de cultivo (8 parcelas x 3 diluciones de suelo x 3 réplicas metodológicas x 3 sitios x 1 año). El estudio intensivo en FS el recuento de bacterias se totalizaron 216 placas de siembra por medio de cultivo (8 parcelas x 3 repeticiones de suelo x 3 diluciones de suelo x 3 réplicas metodológicas x 1 sitio).

En los dos casos (intensivo y extensivo) y en cada uno de todos los medios de cultivo, se contaron aproximadamente 72 de estas placas, correspondiente a la dilución que presentaron el rango de recuento de bacterias (entre 30 y 300 UFC por placa de cultivo; Figura 2.1).

Tabla 2.2. Formulación y condiciones del cultivo de los grupos bacterianos del suelo del matorral en la región Andino Patagónica.

Grupo bacteriano	Medio de cultivo	Composición (cada 1000 mL)	pH final	Diluciones de siembra		
Bacterias mesófilas	TSA	Tripteína 15 g; Peptona de soja 5 g; ClNa 5 g; Agar-agar 15 g.	7.3 ± 0.2	10 ⁻²	10 ⁻³	10 ⁻⁴
Bacterias diazótrofes	NFB	<p>Ácido D- málico 5 g; K₂PO₄H 0.5 g; MgSO₄ · 7H₂O 0.2 g; ClNa 0.1 g; Ca₂Cl · 2H₂O 0.02 g; Solución de micronutrientes (2.1) 2 ml; Azul de bromotimol (2.2) 2 ml; FeCl₃ · 6H₂O 0.015 g; OHK 4.5 g; Extracto de levadura 0.02 g; Agar-agar 15 g.</p> <p>2.1 Solución de micronutrientes: H₃BO₃ 0.143 g; MnSO₄ · H₂O 0.1175 g; ZnSO₄ · 7H₂O 0.012 g; CuSO₄ · 5H₂O 0.004 g; Na₂MoO₄ · 2H₂O 0.1 g; Agua destilada 100 ml.</p> <p>2.2 Solución de Azul de bromotimol: Azul de bromotimol 0.5 g; OHK 0.2 N 100 ml.</p>	6.8	10 ⁻²	10 ⁻³	10 ⁻⁴
Enterobacterias	MC	Peptona de gelatina 17 g; Peptona de caseína 1.5 g; Peptona de carne 1.5 g; NaCl 5 g; Lactosa 10 g; Mezcla de sal biliar 1.5 g; Rojo neutro 0.03 g; Cristal violeta 0.001 g; Agar-agar 13.5 g.	6.9 - 7.3	1/5	1/10	1/20
<i>Pseudomonas</i>	AC	Glicerina 10 ml; Peptona de gelatina 20 g; MgCl ₂ 1.4 g; Ka ₂ SO ₄ 10 g; Cetrimida 0.3 g; Agar-agar 13.6 g.	7.2 ± 0.2	10 ⁻¹	10 ⁻²	10 ⁻³

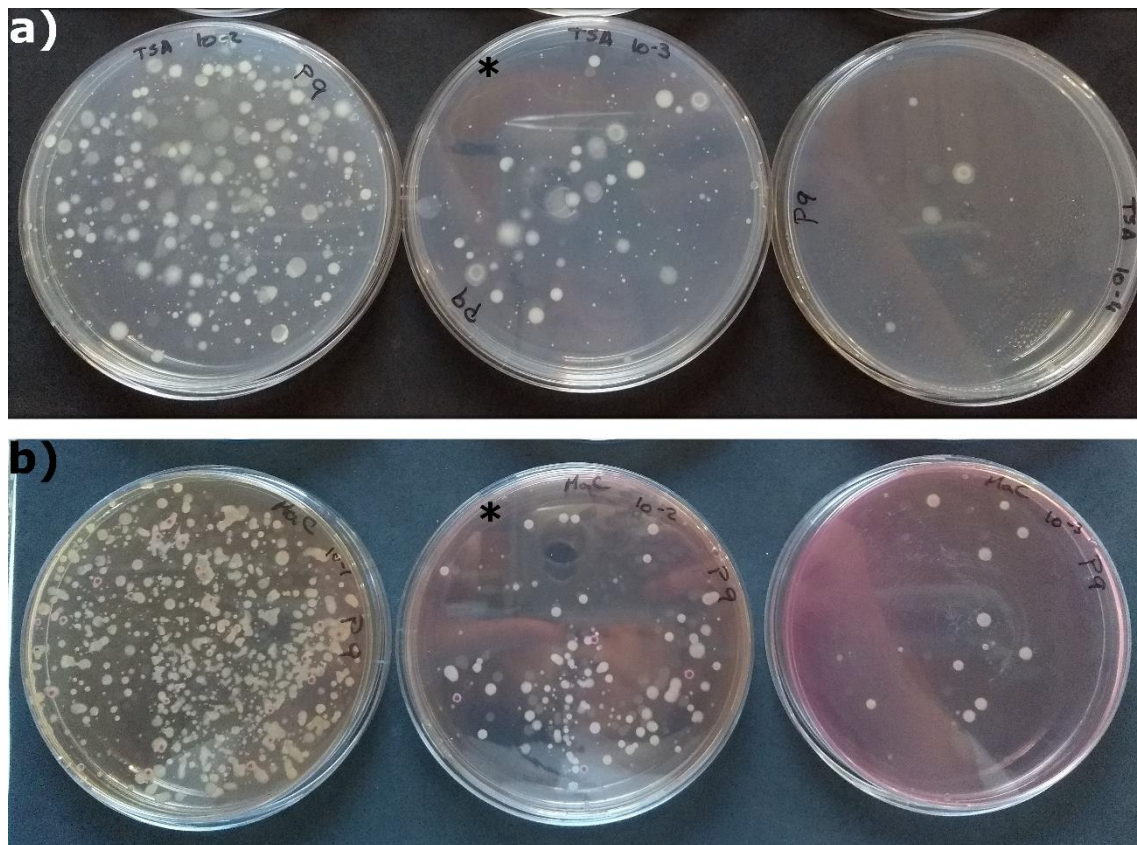


Figura 2.1. Placas de cultivo. Fotografías de recuentos de bacterias mesófilas en placas de cultivo de la parcela 9 de FS con Agar TSA (a) y con Agar MacConkey (b) en tres diluciones sucesivas. De izquierda a derecha en a) diluciones 10^{-2} , 10^{-3} y 10^{-4} ; en b) 10^{-1} , 10^{-2} y 10^{-3} . * Ejemplo de par de placas que presentan en el rango teórico de recuento de bacterias (entre 30 y 300 UFC / placa).

Actividad Microbiana

Para describir y evaluar el efecto del manejo forestal sobre la actividad microbiana del suelo se realizaron ensayos para medir la respiración (liberación de CO_2). Esta evaluación se realizó en los dos niveles de análisis (ítem 1 y 2) en el muestreo extensivo cronológico de mediano plazo (i), extensivo año cronológico (ii) en los tres sitios, e intensivo en FS (iii). En cada muestra conjunta por parcela se midió la capacidad de campo (ver: Capítulo 2, *Características Físicoquímicas Del Suelo*) y se calculó la liberación de CO_2 en laboratorio. En el muestreo intensivo en FS (iii) en cada parcela se realizaron cinco réplicas metodológicas, mientras que en los muestreos extensivos en cada parcela se realizaron dos réplicas metodológicas (duplicado).

La liberación de CO_2 se calculó con muestras de suelo secas a temperatura ambiente siguiendo la metodología de Anderson (1982) y modificada por Tognetti *et al.* (2007) para muestras de la región. Se realizó una preincubación de la muestra de suelo,

para ello fue humedecida al 70 % de capacidad de campo y se incubó a 25 °C durante 24 hs. Transcurrido este tiempo se colocó en un frasco: 10 g de suelo, un recipiente con agua (humidificador) y un recipiente con 10 ml de NaOH 1 N (trampa de CO₂). Los frascos se sellaron herméticamente y se incubaron a 25 °C durante 48 hs. Transcurrido este tiempo se sacó de cada frasco, en forma individual, el recipiente con NaOH se le agregó 10 ml de BaCl₂ 0.8 M y dos gotas de fenolftaleína 1 % (indicador de pH). Esta solución se tituló con HCl 0.5 N hasta el viraje del indicador de pH con la desaparición del color rosa. Cada muestra se hizo por duplicado y en cada procedimiento se realizaron tres blancos. Los cálculos matemáticos utilizados en este método se detallan en el Anexo I.

Características Fisicoquímicas Del Suelo

Para caracterizar fisicoquímicamente los suelos de los matorrales se midieron: humedad gravimétrica (HG), capacidad de campo, pH, conductividad eléctrica (CE), porcentaje de carbono total (C) y de nitrógeno total (N), fósforo disponible (P) y porcentaje de calcio (Ca). Estas mediciones se realizaron en todas las muestras de las ocho parcelas de los tres sitios de matorral (ítem 1 y 2), en los muestreos extensivos (i y ii) e intensivo en FS (iii), en los muestreos extensivos se utilizó una muestra de suelo por parcela, y totalizaron 24 muestras en cada año (8 parcelas x 1 muestra x 3 sitios); mientras que en el muestreo intensivo se realizó una muestra conjunta con las tres réplicas por parcelas del sitio FS (8 parcelas x 1 muestra x 1 sitio) totalizando ocho muestras.

La HG se midió como la relación entre la fracción húmeda del suelo (= suelo húmedo – suelo seco) y la fracción sólida (suelo seco). De cada muestra de suelo tasada (dos mm) se pesó una fracción de suelo húmedo (con la humedad del sitio). Se llevó a estufa a 105 °C hasta peso constante (48 horas aproximadamente) y se pesó el suelo seco. Estos datos también se utilizaron para expresar el recuento de bacterias como UFC por gramo de suelo seco. Estas mediciones se realizaron en todas las muestras de las ocho parcelas de los tres sitios de matorral (ítem 1 y 2), en los muestreos extensivos (i y ii) e intensivo en FS (iii), en todos los casos se realizaron tres réplicas metodológicas de cada una de las muestras.

La capacidad de campo (CC) se realizó siguiendo la metodología clásica, con algunas modificaciones: se colocó una cantidad conocida de suelo seco a temperatura ambiente en un filtro de papel, previamente pesado, y soportado en un embudo. La muestra se humedeció lentamente, hasta que quedó saturada en agua, se selló con film y se dejó drenar toda la noche. Al otro día, se desmontó el filtro con el suelo saturado en agua y se pesó el suelo humedecido hasta saturación. Se llevó a estufa a 105 °C hasta peso constante (72 hs aproximadamente) y se pesó el suelo seco. Se utilizaron tres filtros como blancos (es decir, se humedecieron sin suelo, se pesaron, y luego se llevaron a estufa junto a la muestras de suelo) para determinar la cantidad de agua retenida por el filtro. Los cálculos utilizados se detallan en el Anexo I. Estos resultados se utilizaron para humedecer la fracción de suelo para determinar la actividad microbiana.

Las mediciones de pH y CE se realizaron con muestras de suelo secas a temperatura ambiente. El pH se midió en solución de 2:5 P/V en agua desionizada con un medidor de pH y a temperatura ambiente. La CE ($\mu\text{Simen cm}^{-1}$) se midió en solución 1:5 P/V en agua desionizada con medidor de CE y a temperatura ambiente.

Las siguientes determinaciones se realizaron con muestras de suelo seco tamizadas a 0.5 mm en el Laboratorio de Suelos del CRUB. Los porcentajes de C y N total se determinaron por combustión a 900 °C utilizando el Analizador Flash EA 1112 (Nelson y Sommers, 1996). El P disponible ($\mu\text{g g}^{-1}$) se determinó por extracción con una solución de NaHCO_3 0.5 N y se cuantificó por colorimetría con ácido ascórbico, según Kuo (1996). El porcentaje de Ca se determinó mediante extracción con acetato de amonio 1 N, seguido de absorción atómica utilizando Perkin-Elmer AAnalyst 100 (Suarez, 1996).

Análisis Estadísticos

Para **caracterizar la comunidad bacteriana de los matorrales, sin manejo (ítem 1)** se tuvieron en cuenta sólo las parcelas controles, sin raleo y sin implantación, en los tres sitios (n=3) en los muestreos extensivos cronológicos (ítem 1.i) a corto y mediano plazo de instalado el manejo forestal y extensivo en el mismo año calendario (ítem 1.ii). Se analizaron en todos los casos las características fisicoquímicas del suelo y los recuentos microbianos de cada uno de los grupos bacterianos; en el caso de mediano plazo también se analizó la actividad microbiana. Se compararon estadísticamente los

datos de las características del suelo y de los recuentos de cada grupo bacteriano entre las aproximaciones a corto plazo vs mediano plazo y mediano plazo vs mismo año calendario, y la actividad microbiana en la comparación mediano plazo vs mismo año calendario. Para ello se consideraron los tres sitios de matorral como réplicas del mismo tiempo y se realizaron pruebas t de student, y Mann-Whitney en los casos que no se cumplieron los supuestos: C/N en la comparación corto vs mediano plazo; y HG, C, N y la actividad microbiana en la comparación mediano plazo vs mismo año cronológico.

El **efecto del manejo forestal en la comunidad bacteriana (ítem 2)** se evaluó en todas las aproximaciones (extensiva i y ii en los tres sitios, e intensiva en FS), respecto de la comunidad bacteriana (abundancia de los grupos y actividad microbiana), estimando modelos lineales generales de efectos fijos. En todos los modelos los efectos fijos incluyeron las variables de manejo forestal: raleo como variable cuantitativa continua (0, 30, 50, 70 % área basal removida), que a su vez fue modelada con una función polinomial de segundo orden (raleo²), y el factor implantación como una variable categórica con dos niveles (parcelas implantada -I- y no implantada -NI-); y las interacciones bidireccionales entre estas tres variables. Los tres sitios de matorral (FS, FN y LR) se incluyeron como bloques en todos los modelos, salvo el estudio intensivo que se utilizó un único sitio (FS). En todos los modelos se asumió la distribución normal y se evaluó su cumplimiento, en aquellos modelos donde no se cumplió el supuesto de normalidad se realizaron transformaciones de las variables, en tanto que, cuando no se cumplió el supuesto de homocedasticidad se modelaron las varianzas. Para seleccionar el modelo que mejor describió el comportamiento de los datos se utilizó el criterio de información de Akaike corregido (AICc). Los valores de AICc y los parámetros de los modelos se estimaron con máxima verosimilitud (Zuur *et al.*, 2009).

El **efecto del ambiente en la comunidad bacteriana (ítem 2)** se evaluó utilizando los recuentos de los distintos grupos bacterianos en las aproximaciones extensivas (i y ii) con el análisis multivariado: escalamiento multidimensional no métrico (NMDS), parámetro de disimilitud de Bray-Curtis y 999 permutaciones libres. En todos los casos se ajustaron las variables ambientales: química del suelo, los tres sitios de matorral, y el manejo forestal (raleo e implantación) utilizando la función *envfit*. En los gráficos se

representan gráficamente las variables que tuvieron un efecto significativo en el análisis *envifit*.

Las **características fisicoquímicas del suelo** (HG, pH, CE, C, N, C/N, P y Ca) se evaluó en todas las aproximaciones extensivas (i y ii), estimando modelos lineales generales de efectos fijos. En todos los modelos los efectos fijos incluyeron las variables de manejo forestal: raleo como variable cuantitativa continua (0, 30, 50, 70 % área basal removida), que a su vez fue modelada con una función polinomial de segundo orden (raleo²), y el factor implantación como una variable categórica con dos niveles (parcelas implantada -I- y no implantada -NI-); y las interacciones bidireccionales entre estas tres variables. Los tres sitios de matorral (FS, FN y LR) se incluyeron como bloques en todos los modelos, salvo el estudio intensivo que se utilizó un único sitio (FS). En todos los modelos se evaluaron los supuestos distribución normal y homocedasticidad, con gráficos de residuales y predichos, gráficos Q-Q y pruebas de Shapiro-Wilk, las variables que no cumplieron con la normalidad se transformaron con \log_{10} : el P al corto plazo y en el mismo año cronológico y la CE en el mismo año cronológico). Para evaluar las diferencias entre los sitios de matorral (FS, FN y LR) en las características del suelo se realizaron análisis de la varianza (ANOVA) y test de Tukey y LSD (para la HG al mediano plazo y el porcentaje de C en la aproximación extensiva) como prueba *a posteriori*.

Todos los análisis estadísticos se realizaron en R 3.3.1 (R Core Team, 2019) con los paquetes *vegan* 2.5-6 (Oksanen *et al.*, 2019), *nlme* 3.1-140 (Pinheiro *et al.*, 2019) y *MuMIn* 1.43.6 (Bartón, 2019).

Resultados

Caracterización De La Comunidad Bacteriana Del Matorral, Sin Manejo (ítem 1)

Las características del suelo en los tres sitios del matorral en el muestreo calendario (ítem 1.i) fueron similares entre las aproximaciones temporales analizadas (corto plazo vs mediano plazo y mediano plazo vs mismo año calendario), con excepción del valor de pH entre el corto y mediano plazo de instalado el manejo forestal, se evidencia un aumento de esta variable en el mediano plazo (Tabla 2.3).

Todos los grupos microbianos analizados (bacterias mesófilas, diazótrofes, *Pseudomonas* y Enterobacterias) en las parcelas sin manejo de los matorrales pudieron

ser determinados y cuantificados. Los recuentos de los distintos grupos se detallan en la Tabla suplementaria 2.1, y la actividad microbiana en la Tabla suplementaria 2.2.

Tabla 2.3. Promedio de las características fisicoquímicas del suelo de matorral, sin manejo forestal, en la región Andino Patagónica en los muestreos extensivos y comparación entre las dos aproximaciones temporales. * Comparación de las diferencias entre los sitios en las aproximaciones a corto y mediano plazo; ** comparación de las diferencias entre los sitios en las aproximaciones a mediano plazo y mismo año calendario. **CE**= conductividad eléctrica; **HG**= humedad gravimétrica; **C**= carbono total; **N**= nitrógeno total; **C/N**= relación carbono / nitrógeno; **P**= fósforo disponible; **Ca**= calcio; **n.d.**= no determinado; **CP**= corto plazo; **MP**= mediano plazo; **AC**= año calendario. Se presentan las medias y los desvíos estándar.

	CP (n=2)	MP (n=3)	AC (n=3)	<i>p</i>	
				CP – MP *	MP – AC **
pH	5.3 ± 0.1	5.9 ± 0.2	5.9 ± 0.2	0.021	0.69
CE (µSimen cm ⁻¹)	50.3 ± 16.4	52.6 ± 18.6	43.7 ± 3.5	0.894	0.46
HG (%)	44.7 ± 28.3	51.8 ± 12.6	51.2 ± 12.0	0.713	1.00
C (%)	6.52 ± 1.4	7.42 ± 1.4	7.33 ± 1.5	0.527	1.00
N (%)	0.39 ± 0.1	0.44 ± 0.1	0.45 ± 0.1	0.583	0.7
C/N	16.95 ± 2.1	16.36 ± 0.7	16.26 ± 0.7	1.000	0.88
P (µg g ⁻¹)	2.61 ± 0.8	4.14 ± 0.6	4.23 ± 0.7	0.079	0.87
Ca (%)	0.20 ± 0.0	n.d.	n.d.		

Los recuentos promedios (de los tres sitios sin manejo) de los grupos en el muestreo cronológico (ítem 1.i) al corto plazo de instalado el manejo forestal estuvieron en el orden de 10⁶ UFC g suelo⁻¹ para bacterias mesófilas y diazótrofes de vida libre, y de 10⁴ UFC g suelo⁻¹ para *Pseudomonas* y Enterobacterias (Tabla 2.4). Al mediano plazo de instalado el manejo forestal los recuentos promedios estuvieron en el orden de 10⁶ UFC g suelo⁻¹ para bacterias mesófilas y diazótrofes, y de 10⁵ UFC g suelo⁻¹ para *Pseudomonas* y Enterobacterias (Tabla 2.4). La comparación entre estas aproximaciones (corto vs mediano plazo) evidenció que no hay diferencias en las abundancias de los cuatro grupos de bacterias en el suelo del matorral de la región Andino Patagónica (Tabla 2.4). En cuanto a la actividad microbiana, al mediano plazo de instalado el manejo forestal, se registró un promedio de 683 mg CO₂ kg⁻¹ de suelo.

Los recuentos promedios (de los tres sitios sin manejo) de los grupos en el mismo año calendario (ítem 1.ii) estuvieron en el orden de 10⁶ UFC g suelo⁻¹ para bacterias mesófilas y diazótrofes, 10⁴ UFC g suelo⁻¹ para *Pseudomonas* y 10⁵ UFC g suelo⁻¹ para

Enterobacterias (Tabla 2.4); y la actividad microbiana tuvo un promedio de 684 mg CO₂ kg⁻¹ de suelo. La comparación entre las aproximaciones temporales mediano plazo vs mismo año calendario evidenció que no hay diferencias en las abundancias de los cuatro grupos de bacterias (Tabla 2.4) ni en la actividad microbiana ($p= 0.9$).

Tabla 2.4. Promedio de abundancia de grupos de bacterias del suelo de matorral sin manejo forestal en la región Andino Patagónica en los muestreos extensivos y comparación entre las dos aproximaciones temporales. * Comparación de las diferencias entre los sitios en las aproximaciones a corto y mediano plazo; ** comparación de las diferencias entre los sitios en las aproximaciones a mediano plazo y mismo año calendario. **CP=** corto plazo; **MP=** mediano plazo; **AC=** año calendario.

Grupos de bacterias	CP	MP	AC	P	
				CP – MP*	MP – AC **
Mesófilas (UFC)	4.87 x10 ⁶	5.15 x10 ⁶	5.15 x10 ⁶	0.92	0.99
Diazótrofas (UFC)	3.98 x10 ⁶	3.79 x10 ⁶	3.42 x10 ⁶	0.92	0.8
Pseudomonas (UFC)	3.32 x10 ⁴	1.59 x10 ⁵	7.45 x10 ⁴	0.18	0.43
Enterobacterias (UFC)	9.17 x10 ⁴	6.03 x10 ⁵	2.06 x10 ⁵	0.3	0.3

Efecto Del Manejo Forestal Y Del Ambiente En La Comunidad Bacteriana (Ítem 2)

Aproximación Cronológica (2.i) A Corto Plazo

Los análisis de modelos generales de efectos mixtos utilizados para evaluar el efecto del manejo forestal a corto plazo (a un año de instalado) en las abundancias de los grupos de bacterias arrojaron que: los modelo con mejor ajuste presentaron efecto de los bloques (= sitios), de las variables de manejo forestal (raleo, raleo² e implantación) y de sus interacciones (menor AICc, modelo N° 1 en Tabla suplementaria 2.3). En todos los modelos se encontró que las abundancias de los distintos grupos fue mayor en el sitio de LR, seguido por FN y más bajos en FS (LR> FN >FS). Los valores de Enterobacterias corresponden sólo a FN y LR, donde se observa la misma tendencia (LR> FN). Para los grupos de bacterias diazótrofes y *Pseudomonas* se modelaron las varianzas con funciones constantes para los sitios. Para diazótrofes los parámetros estimados en cada sitio fue: 1 en FS, 1.53 en FN y 8.47 en LR, mostrando que LR presenta mayor varianza con respecto a los sitios de Foyel (FS> FN> LR); para *Pseudomonas* los parámetros estimados en cada sitio fue: 1 en FS, 2.91 en LR y 4.43 en FN, develando que FN presenta una mayor varianza en los recuentos de este grupo (LR> FS> FN).

Respecto del manejo forestal se encontraron diferentes efectos en los distintos grupos bacterianos, explicados a continuación para cada caso (Tabla suplementaria 2.3). El análisis de las bacterias mesófilas evidenció efecto de todas las variables de manejo (raleo, raleo² e implantación) y las interacciones entre ellas. En las parcelas implantadas la abundancia de bacterias mesófilas tienen un comportamiento oscilante, disminuyendo en los raleos de intensidades bajas y altas y aumenta en los raleos intermedios. Mientras que, en las parcelas no implantadas la abundancia de bacterias mesófilas tienen un comportamiento inverso, aumentando en los raleos con intensidades bajas y altas (Figura 2.2). En el caso de las bacterias diazótrofes las variables de manejo forestal, el modelo estadístico evidenció efecto en cada una de las dos variables (raleo, raleo² e implantación) y las interacciones dobles de los raleos (raleo y raleo²) con la implantación. En las parcelas implantadas la abundancia de recuento disminuye al aumentar la intensidad de raleo, teniendo un máximo en los raleos de intensidades bajas. Mientras que, en las parcelas no implantadas no se evidencian cambios con la aplicación e intensificación del raleo (Figura 2.2). En análisis de modelos para las *Pseudomonas* respecto a las variables manejo las que tuvieron efecto sobre la abundancia fueron la intensidad de raleo, la implantación y la interacción bidireccional de estas. Se evidenció que la abundancia de *Pseudomonas* aumenta al aumentar el raleo. Entre las parcelas implantadas y no implantadas hay mayor diferencia en las abundancias con raleos bajos y no raleadas, esta diferencia se achica en los raleos altos (Figura 2.2). En el análisis de modelos de Enterobacterias se evidenció efecto del raleo, la implantación, y la interacción entre ellas dos. Se observó que en las parcelas implantadas no hay efecto de la intensificación del raleo sobre la abundancia de Enterobacterias. Pero sí se observó cambios de las abundancias en las parcelas no implantadas, aumentando con la intensificación del raleo (Figura 2.2).

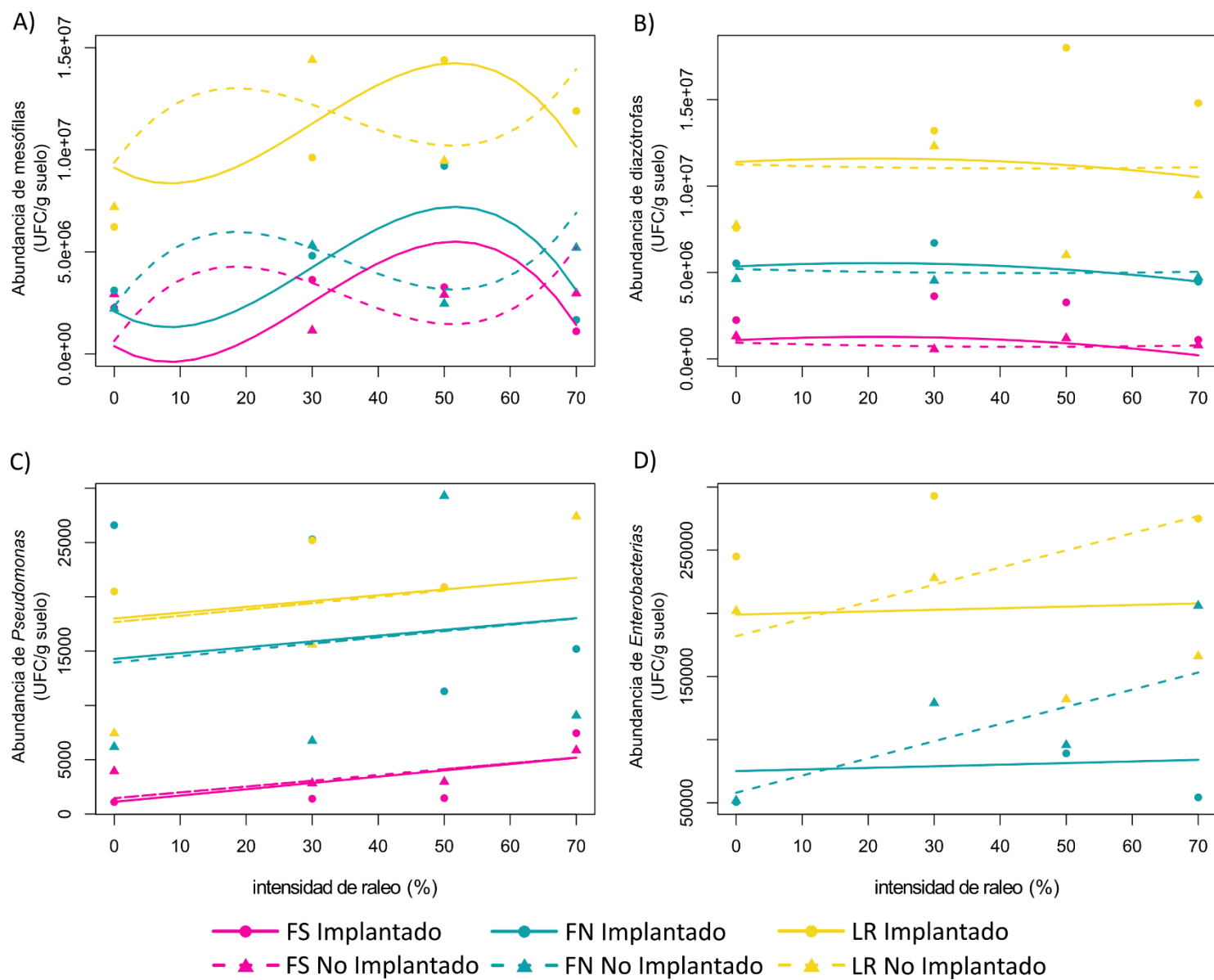


Figura 2.2. Abundancia de bacterias y modelos de mejor ajuste a corto plazo de instalado el manejo forestal en matorrales de la región Andino Patagónica. A) bacterias mesófilas; B) bacterias diazótrofias; C) *Pseudomonas*; y D) *Enterobacterias*. **Fucsia**= Foyel Sur; **celeste**= Foyel Norte; **amarillo**= Los Repollos; **líneas**= predicciones del modelo con mejor ajuste; **línea continua** y **círculos**= parcelas implantadas; **línea discontinua** y **triángulos**= parcelas no implantadas.

Cuando se analizan los resultados de ambiente, sitios y bacterias, del análisis multivariado de la comunidad bacteriana (recuentos) del suelo al corto plazo de instalado el manejo forestal se evidencia correlación de las abundancias de grupos de bacterias con los sitios ($p= 0.002$) y todas las propiedades del suelo medidas con excepción de la HG y la relación C/N: pH ($p= 0.027$), CE ($p= 0.017$), C ($p= 0.013$), N ($p= 0.009$), Ca ($p= 0.001$) y P ($p= 0.007$; Tabla suplementaria 2.4). Entre los sitios, LR se encuentra entre FS y FN, esta diferencia entre los sitios se ve asociada a un gradiente de las variables de química de suelo mencionadas, aumentado desde FN hacia FS. Las bacterias mesófilas se encuentran asociadas a FS, mientras que las diazótrofas lo hacen con FN (Figura 2.3).

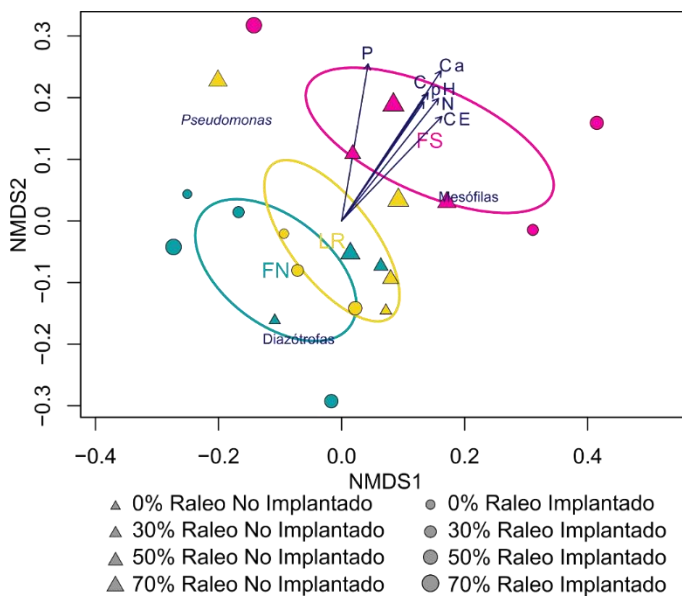


Figura 2.3. Análisis multivariado de la comunidad microbiana del suelo a corto plazo de instalado el manejo forestal en matorrales de la región Andino Patagónica. **Fucsia**= Foyel Sur; **celeste**= Foyel Norte; **amarillo**= Los Repollos; **círculo**= parcelas implantadas; **triángulo**= parcelas no implantadas. El aumento de tamaño de los iconos indican mayores intensidades de raleo. Se representan las variables ambientales que fueron significativas en el análisis: **CE**= conductividad eléctrica; **C**=

porcentaje de carbono total; **N**= porcentaje de nitrógeno total; **P**= fósforo disponible; **Ca**= porcentaje de calcio.

Aproximación Extensiva Cronológica (2.i) A Mediano Plazo

Los análisis de modelos para evaluar el efecto del manejo forestal a mediano plazo en las abundancias de los grupos de bacterias arrojaron que: los modelos con mejor ajuste presentaron efecto de los bloques (= sitios), de las variables de manejo forestal (raleo, raleo² e implantación) y de sus interacciones (menor AICc, modelo N° 1 en Tabla suplementaria 2.5). En todos los modelos se encontró que las abundancias de los grupos bacterianos fue mayor en el sitio FS, en bacterias mesófilas LR presentó abundancias intermedias y FN más bajas (FS > LR > FN), mientras que para las diazótrofas,

Pseudomonas y Enterobacterias FN presentó abundancias intermedias y LR más bajas (FS > FN > LR). En cuanto al manejo forestal se encontró que para las abundancias de bacterias mesófilas, diazótrofes y *Pseudomonas* se evidenció efecto de las tres variables (raleo, raleo² e implantación) y las interacciones entre ellas, mientras que para las abundancias de Enterobacterias se evidenció efecto del raleo, la implantación y la interacción entre estas dos variables (Tabla suplementaria 2.5). Se modelaron las varianzas para la abundancia de *Pseudomonas* y Enterobacterias con funciones constantes para los sitios. Para *Pseudomonas* los parámetros estimados en cada sitio fueron: 1 en FN, 0.11 en FS y 1.15 en LR, develando que LR presenta una mayor varianza en los recuentos de este grupo (FN > FS > LR); para el grupo de Enterobacterias los parámetros estimados en cada sitio fue: 1 en FN, 0.34 en LR y 1.40 en FS, evidenciando que FS presenta mayor varianza con respecto a los sitios de Foyel (LR > FN > FS).

Respecto del manejo forestal los resultados arrojaron diferentes efectos en los distintos grupos bacterianos, explicados a continuación para cada caso (Tabla suplementaria 2.5). En las bacterias mesófilas se evidenció efecto de las tres variables de manejo forestal (raleo, raleo² e implantación) y las interacciones entre ellas. En las parcelas implantadas la abundancia de bacterias mesófilas tiene un comportamiento oscilante, similar al análisis a corto plazo, disminuyendo en los raleos de intensidades bajas y altas, y aumentando en los raleos intermedios. Mientras que las parcelas no implantadas el raleo bajo tiene un efecto negativo sobre la abundancia de bacterias totales, aumentando las abundancias desde el raleo intermedio a intensidades mayores (Figura 2.4). Para las bacterias diazótrofes se evidenció el efecto de las tres variables de manejo forestal (raleo, raleo² e implantación) y la interacción triple entre ellas. En las parcelas implantadas la abundancia de diazótrofes presenta un máximo en los raleos intermedios. Mientras que las parcelas no implantadas la abundancia tiene un comportamiento oscilante al aumentar el raleo, siendo menor en con los raleos bajos y aumentando con la intensificación del raleo (Figura 2.4). En el grupo de *Pseudomonas* el manejo forestal (raleo, raleo² e implantación) evidenció efecto de estas variables y la interacción triple entre ellas. En las parcelas implantadas la abundancia de este grupo bacteriano presentó valores mínimos en las situaciones sin raleo o con raleos de baja intensidad, y aumentó exponencialmente al intensificar el raleo (raleo alto). Mientras

que las parcelas no implantadas la abundancia tiene un comportamiento oscilante con respecto al raleo, se presentan los mayores recuentos con los raleos de intensidades bajas e intensas y los menores recuentos en los controles y raleos intermedios (Figura 2.4). La abundancia de Enterobacterias evidenció efecto de las variables raleo e implantación y la interacción entre ellas. En general, se observó una disminución en la abundancia de este grupo de bacterias al aumentar la intensidad del raleo. Las parcelas no implantadas tienen abundancias más altas que las parcelas implantadas, sin embargo, esta diferencia disminuye al aumentar la intensidad de raleo (Figura 2.4).

El análisis multivariado en la aproximación a mediano plazo de instalado el manejo forestal se evidenció correlación de la comunidad bacteriana con los sitios ($p=0.005$) y la CE de los suelos ($p=0.002$; Tabla suplementaria 2.4). El sitio FS se diferencia de los sitios FN y LR, que se solapan. Esta diferencia está asociada por un gradiente de CE que aumenta hacia FS. Los grupos de Enterobacterias y diazótrofes se encuentran asociados a FS, mientras que las mesófilas lo hacen con FN (Figura 2.5). El pH, la HG, el C, N y el P del suelo no tuvieron correlación con la comunidad bacteriana ni los sitios.

En cuanto a la actividad microbiana el modelo que mejor ajustó (menor AICc, modelo N° 1 en Tabla suplementaria 2.5) para evaluar el efecto del manejo forestal y los sitios de matorral en la aproximación extensiva a mediano plazo, evidenció diferencias entre los sitios de matorral, pero no con el manejo forestal (raleo, raleo² e implantación). El sitio que presentó mayor actividad microbiana fue FN, con respiración promedio de CO₂ de 665 mg kg⁻¹ de suelo, seguido por el sitio FS y después LR, con respiraciones promedios de CO₂ de 533 y 481 mg kg⁻¹ de suelo respectivamente (FN > FS > LR).

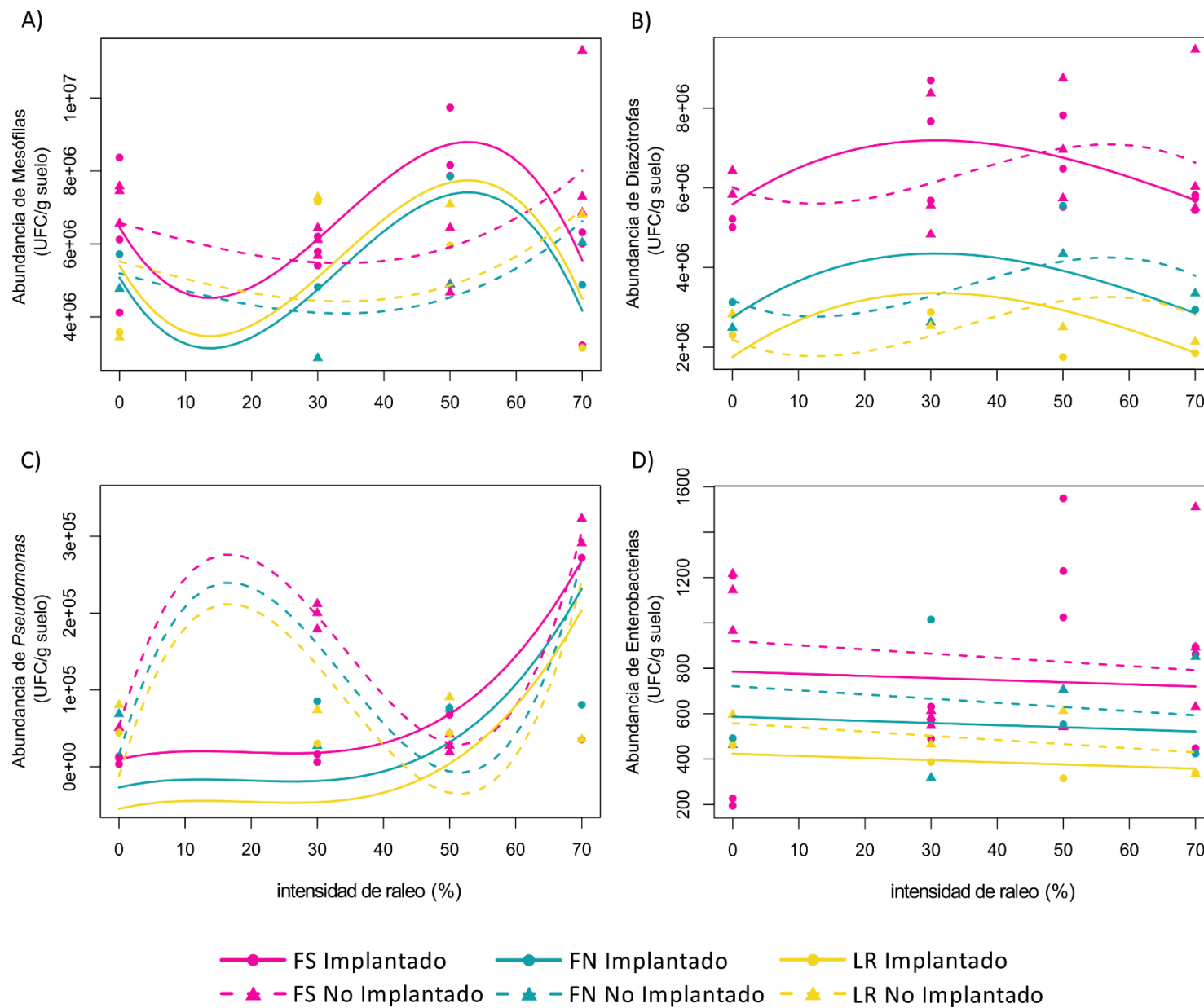


Figura 2.4. Abundancia de comunidades bacterianas y modelos de mejor ajuste a mediano plazo de instalado el manejo forestal. A) bacterias mesófilas; B) bacterias diazótrofes; C) *Pseudomonas*; D) *Enterobacterias*. **Fucsia**= Foyel Sur; **celeste**= Foyel Norte; **amarillo**= Los Repollos; **líneas**= predicciones del modelo con mejor ajuste; **línea continua** y **círculos**= parcelas implantadas; **línea discontinua** y **triángulos**= parcelas no implantadas.

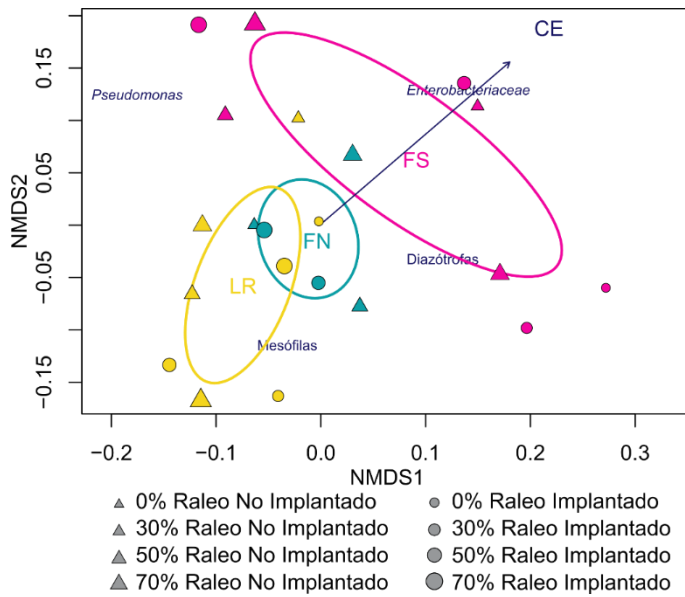


Figura 2.5. Análisis multivariado de la comunidad microbiana del suelo a mediano plazo de instalado el manejo forestal en matorrales de la región Andino Patagónica. **Fucsia**= Foyel Sur; **celeste**= Foyel Norte; **amarillo**= Los Repollos; **círculo**= parcelas implantadas; **triángulo**= parcelas no implantadas. El aumento de tamaño de los iconos indican mayores intensidades de raleo. Se representan las variables ambientales que fueron significativas en el análisis; **CE**= conductividad eléctrica.

Aproximación Extensiva En Año Calendario (2.ii)

Los análisis de modelos para evaluar el efecto del manejo forestal en las abundancias de los grupos de bacterias (en el mismo año cronológico) arrojaron que los modelos que mejor ajustaron presentaron efecto de los bloques (= sitios), de las variables de manejo forestal (raleo, raleo² e implantación) y de sus interacciones (menor AICc, modelo N° 1 en Tabla suplementaria 2.6).

Para las bacterias mesófilas se observó que los mayores recuentos fueron en LR y FS, seguido FN (LR= FS> FN). Con respecto al efecto del manejo forestal se evidenció el efecto de estas tres variables (raleo, raleo² e implantación) y la interacción entre ellas. En las parcelas no raleadas y con la mayor intensidad de raleo las que no fueron implantadas presentan mayores valores de recuentos que las implantadas. Tanto para las parcelas implantadas como para las no implantadas, la mayor abundancia de bacterias se presenta en los raleos intermedios, sin embargo, en las primeras, parcelas implantadas, la disminución en la abundancia al aumentar la intensidad del raleo es más abrupta que en las parcelas no implantadas (Figura 2.6). El análisis de modelos para las bacterias diazótrofes de vida libre evidenció que el sitio de matorral que presentó mayor abundancia fue FS, seguido por FN y con menos LR (FS= FN> LR). Con respecto a las variables de manejo forestal hay efecto de las tres variables y la interacción entre ellas. En las parcelas implantadas la abundancia de bacterias diazótrofes tienen un comportamiento sigmoideo, disminuye en los raleos bajos y altos, las abundancias más

altas se dan en los raleos intermedios. Mientras que, las parcelas no implantadas la abundancia disminuye con los raleos bajos y altos, pero no se observa el aumento anterior en los raleos de intensidades intermedias (Figura 2.6). En cuanto a las *Pseudomonas* el análisis de modelo, en los tres sitios en el mismo año, se evidenció que el sitio con mayor abundancia fue en FN, seguido por FS y LR (FN> FS> LR). Con respecto a las variables de manejo forestal hay un efecto de la interacción entre el raleo y la implantación. En las parcelas implantadas la abundancia de *Pseudomonas* aumenta conforme se intensifica el raleo, mientras que, las parcelas no implantadas la abundancia disminuye al aumentar el raleo. Para el grupo de la familia *Enterobacterias* en el análisis de modelo se evidenció que el sitio FN fue el que presentó mayor abundancia, seguido por FS y LR (FN> FS> LR). Con respecto a las variables de manejo forestal sólo se encontró efecto de la implantación. En general las parcelas no implantadas presentan valores de abundancias mayores que su contraparte implantada. En el análisis multivariado no se evidenciaron correlaciones en abundancia entre la comunidad bacteriana, los sitios y las características químicas del suelo (Figura 2.7 y Tabla suplementaria 2.4).

En cuanto a la actividad microbiana se evidenció diferencias entre los sitios de matorral, pero no con respecto al manejo forestal (raleo, raleo² e implantación; modelo N° 1 en Tabla suplementaria 2.6 E). Se observó que el sitio de matorral que presentó mayor actividad microbiana fue FN, con 665 mg de CO₂ kg⁻¹ de suelo, seguido del sitio LR, y por FS, con respiraciones promedio de CO₂ de 481 y 439 mg kg⁻¹ de suelo respectivamente (FN> LR> FS).

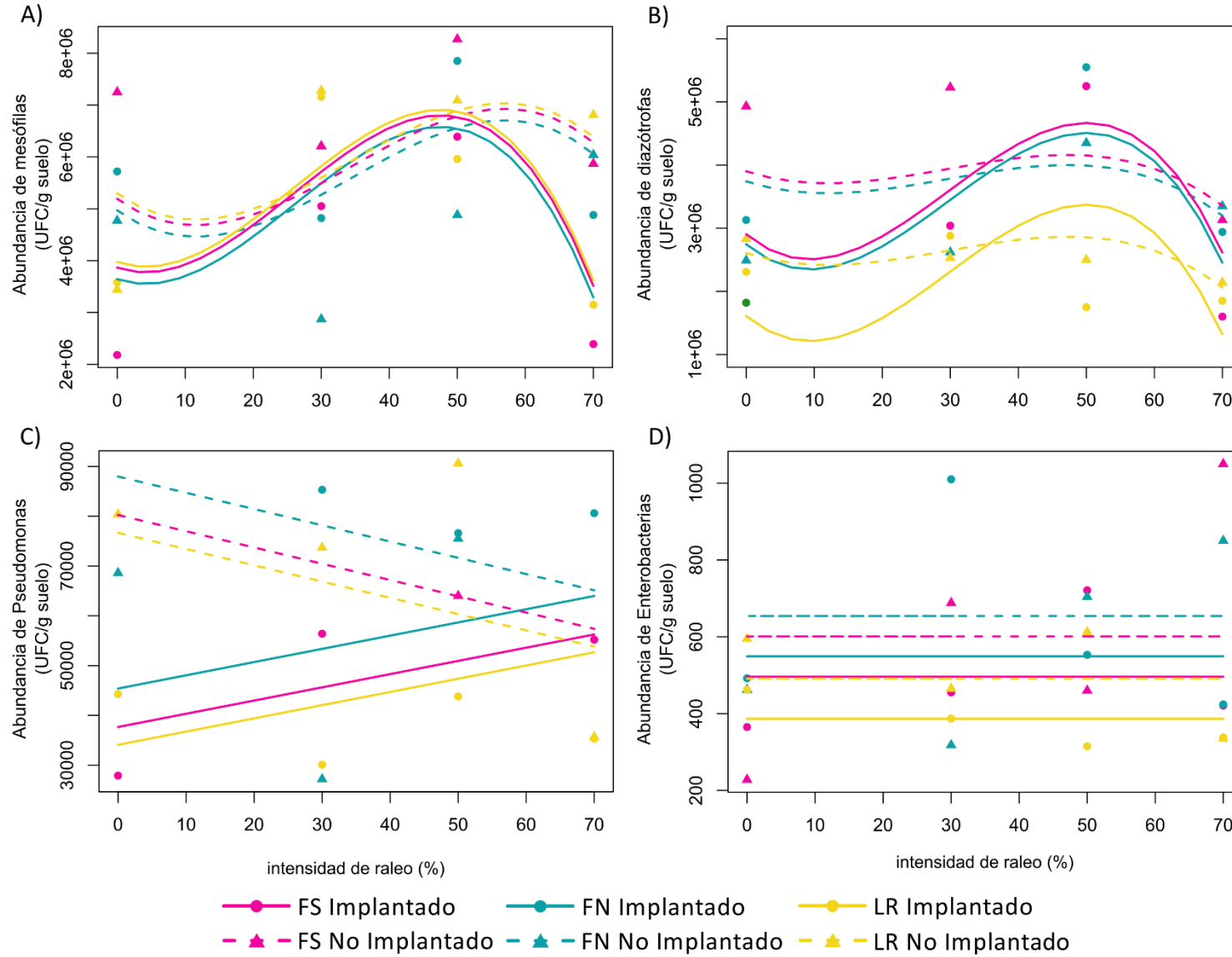


Figura 2.6. Abundancia de comunidades bacterianas y modelos de mejor ajuste en la aproximación extensiva en un año calendario en el matorral de la región Andino Patagónica. A) bacterias mesófilas; B) bacterias diazótroficas; C) *Pseudomonas*; D) *Enterobacterias*. **Fucsia**= Foyel Sur; **celeste**= Foyel Norte; **amarillo**= Los Repollos; **líneas**= predicciones del modelo con mejor ajuste; **línea continua** y **círculos**= parcelas implantadas; **línea discontinua** y **triángulos**= parcelas no implantadas.

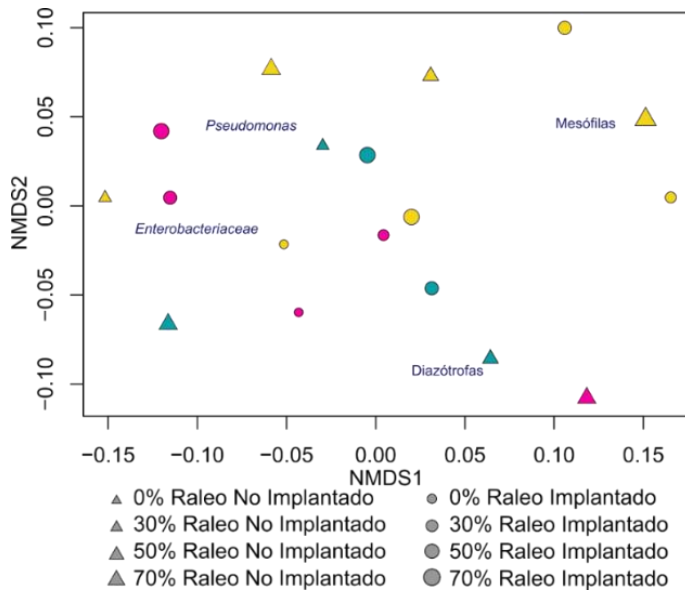


Figura 2.7. Análisis multivariado de la comunidad microbiana del suelo en la aproximación extensiva en un año calendario en matorrales de la región Andino Patagónica. **Fucsia**= Foyel Sur; **celeste**= Foyel Norte; **amarillo**= Los Repollos; **círculo**= parcelas implantadas; **triángulo**= parcelas no implantadas. El aumento de tamaño de los iconos indican mayores intensidades de raleo.

Aproximación Intensiva En FS (ítem 2.iii)

El análisis de modelos de la aproximación intensiva, realizado en FS con tres réplicas por parcela, en los cuatro grupos de bacterias analizados, se encontró que para las bacterias mesófilas, diazótrofes y Enterobacterias el modelo que mejor ajustó no presentó efecto de las variables de manejo forestal ni sus interacciones (modelo N° 1 en Tabla suplementaria 2.7). Las bacterias mesófilas presentaron en promedio $6.60 \pm 1.73 \times 10^6$ UFC g suelo⁻¹; las bacterias diazótrofes presentaron en promedio $6.45 \pm 1.34 \times 10^6$ UFC g suelo⁻¹; y las Enterobacterias $7.71 \pm 6.62 \times 10^5$ UFC g suelo⁻¹. Para las *Pseudomonas* el modelo que mejor se ajustó encontró efecto de las variables de manejo forestal (raleo, raleo² e implantación) y las interacciones entre ellas (modelo N° 1 en Tabla suplementaria 2.7). En las parcelas implantadas se evidenció un aumento exponencial en la abundancia de *Pseudomonas* al aumentar la intensidad del raleo, mientras que, en las parcelas no implantadas la abundancia tiene un comportamiento oscilante, con abundancias mayores en los raleos intermedios y altos, y menores en las parcelas no raleadas y con raleo intermedio (Figura 2.8).

En cuanto a la actividad microbiana el modelo que mejor ajustó para evaluar el efecto del manejo forestal en la aproximación intensiva, no evidenció efecto de las variables de manejo forestal (raleo, raleo² e implantación; modelo N° 1 en Tabla suplementaria 2.7); la actividad microbiana promedio fue de 533 ± 157 mg de CO₂ kg⁻¹ de suelo.

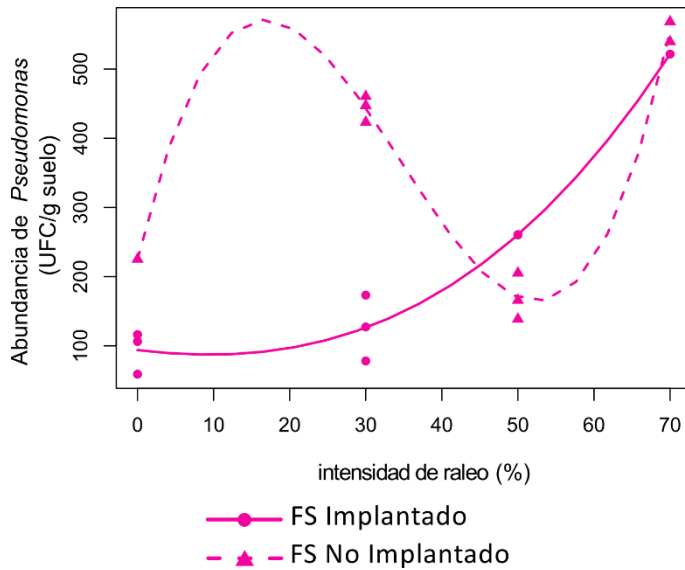


Figura 2.8. Abundancia de *Pseudomonas* (raíz cuadrada de UFC g suelo⁻¹) y modelo de mejor ajuste en la aproximación intensiva del matorral de la región Andino Patagónica. Líneas= predicciones del modelo con mejor ajuste; línea continua y círculos= parcelas implantadas; línea discontinua y triángulos= parcelas no implantadas.

Características Fisicoquímicas Del Suelo

En la aproximación extensiva (ítem 2.i) a corto plazo de instalado el manejo forestal el pH ($p < 0.001$), la CE ($p < 0.001$), el porcentaje de C total ($p = 0.002$) el P disponible ($p < 0.001$) y el Ca ($p < 0.001$) fueron mayores en FS en comparación con FN y LR, que fueron similares (FS > FN=LR); el porcentaje de N total ($p = 0.001$) fue similar entre FS y LR y más altos que FN (FS=LR > FN); la relación C/N ($p < 0.001$) fue más alta en FN, media en FS y más baja LR (FN > FS > LR); y la HG ($p < 0.001$) fue más alta en LR en comparación con FS y FN, que fueron similares (LR > FS=FN; Tabla 2.5).

En la aproximación extensiva (2.i) a mediano plazo de instalado el manejo forestal se observa que la HG ($p = 0.04$), el porcentaje de N total ($p < 0.001$) y el P disponible ($p = 0.01$) en los sitios de FS y LR tuvieron valores similares y mayores a FN (FS=LR > FN); el pH ($p = 0.005$) y la relación C/N ($p < 0.001$) presentaron valores más altos en FN, y en FS y LR fueron similares (FN > FS=LR); la CE ($p < 0.001$) fue más alta en FS en comparación con FN y LR, que fueron similares (FS > FN=LR); y el porcentaje de C total ($p = 0.01$) presentó valores más altos en FS, mientras que FN presentó valores más bajos y LR intermedios (FS ≥ LR ≥ FN; Tabla 2.6).

Tabla 2.5. Características fisicoquímicas del suelo de los matorrales de la región Andino Patagónica en la **aproximación extensiva a corto plazo** de instalado el manejo forestal. **CE**= conductividad eléctrica; **HG**= humedad gravimétrica; **C**= carbono total; **N**= nitrógeno total; **C/N**= relación carbono / nitrógeno; **P**= fósforo disponible; **Ca**= calcio. **FS**= Foyel Sur; **FN**= Foyel Norte; **LR**= Los Repollos. Se presentan las medias y los desvíos estándar. Letras distintas indican diferencias significativas.

	FS (n = 8)	FN (n = 8)	LR (n = 8)	Promedio (n = 24)
pH	5.94 ± 0.33 a	5.30 ± 0.15 b	5.23 ± 0.21 b	5.45 ± 0.38
CE (µSimen cm ⁻¹)	138 ± 35 a	56 ± 26 b	71 ± 50 b	84 ± 51
HG (%)	32.71 ± 5.46 b	24.27 ± 5.33 b	49.96 ± 7.77 a	35.91 ± 12.9
C (%)	8.19 ± 0.92 a	5.66 ± 1.04 b	6.33 ± 1.42 b	6.59 ± 1.52
N (%)	0.49 ± 0.07 a	0.31 ± 0.06 b	0.42 ± 0.09 a	0.40 ± 0.1
C/N	16.68 ± 1.37 b	18.18 ± 0.58 a	15.25 ± 0.37 c	16.71 ± 1.5
P (µg g ⁻¹)	7.86 ± 4.33 a	1.51 ± 1.18 b	1.99 ± 0.81 b	3.41 ± 3.60
Ca (%)	0.32 ± 0.04 a	0.2 ± 0.04 b	0.19 ± 0.03 b	0.23 ± 0.07

Tabla 2.6. Características fisicoquímicas del suelo de los matorrales de la región Andino Patagónica en la **aproximación extensiva a mediano plazo** de instalado el manejo forestal. **CE**= conductividad eléctrica; **HG**= humedad gravimétrica; **C**= carbono total; **N**= nitrógeno total; **C/N**= relación carbono / nitrógeno; **P**= fósforo disponible. **FS**= Foyel Sur; **FN**= Foyel Norte; **LR**= Los Repollos. Se presentan las medias y los desvíos estándar. Letras distintas indican diferencias significativas.

	FS (n = 8)	FN (n = 8)	LR (n = 8)	Promedio (n = 24)
pH	5.78 ± 0.16 b	6.06 ± 0.1 a	5.81 ± 0.19 b	5.88 ± 0.2
CE (µSimen cm ⁻¹)	73.25 ± 14.99 a	42.88 ± 17.66 b	37.63 ± 10.76 b	51.25 ± 21.35
HG (%)	49.99 ± 3.02 a	40.86 ± 7.78 b	49.31 ± 8.82 a	46.72 ± 7.93
C (%)	7.47 ± 0.91 a	5.59 ± 1.07 b	7 ± 1.54 ab	6.68 ± 1.41
N (%)	0.47 ± 0.06 a	0.32 ± 0.06 b	0.46 ± 0.09 a	0.42 ± 0.1
C/N	15.78 ± 0.93 b	17.34 ± 0.35 a	15.29 ± 0.55 b	16.14 ± 1.09
P (µg g ⁻¹)	5.01 ± 1.62 a	2.2 ± 1.03 b	4.94 ± 2.49 a	4.05 ± 2.19

El pH ($p = 0.03$), el C ($p = 0.04$) y N total ($p = 0.003$), la relación C/N ($p < 0.001$), y el P disponible ($p < 0.001$) presentaron las mismas diferencias entre los tres sitios en las aproximaciones a mediano plazo y la extensiva (ítem 2.ii). En los casos de la CE ($p = 0.15$) y la HG ($p = 0.07$) no hubo diferencias significativas entre los sitios (FS=FN=LR; Tabla 2.7). Resumiendo, en todas las características del suelo se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre los sitios de matorrales, salvo en la CE y HG en el mismo año calendario. Las diferencias entre los sitios en las distintas características del

suelo se mantuvieron en la CE y el porcentaje de N total entre las aproximaciones temporales a corto y mediano plazo, y en el pH, porcentaje de C y N y disponibilidad de P entre las aproximaciones a mediano plazo y mismo año calendario. En el resto de las variables las diferencias entre los sitios no se mantuvieron en las distintas aproximaciones (Tabla 2.8).

Tabla 2.7. Características fisicoquímicas del suelo de los matorrales de la región Andino Patagónica en la **aproximación extensiva en el mismo año calendario**. CE= conductividad eléctrica; HG= humedad gravimétrica; C= carbono total; N= nitrógeno total; C/N= relación carbono / nitrógeno; P= fósforo disponible. FS= Foyel Sur; FN= Foyel Norte; LR= Los Repollos. Se presentan las medias y los desvíos estándar. Letras distintas indican diferencias significativas.

	FS (n = 8)	FN (n = 8)	LR (n = 8)	Promedio (n = 24)
pH	5.85 ± 0.2 ab	6.06 ± 0.1 a	5.81 ± 0.19 b	5.91 ± 0.2
CE (µSimen cm ⁻¹)	55.93 ± 23.08 a	42.88 ± 17.66 a	37.63 ± 10.76 a	45.48 ± 18.82
HG (%)	48.31 ± 3.7 a	40.86 ± 7.78 a	49.31 ± 8.82 a	46.16 ± 7.82
C (%)	6.85 ± 0.94 a	5.59 ± 1.07 b	7 ± 1.54 a	6.48 ± 1.32
N (%)	0.44 ± 0.08 a	0.32 ± 0.06 b	0.46 ± 0.09 a	0.41 ± 0.1
C/N	15.55 ± 0.82 b	17.34 ± 0.35 a	15.29 ± 0.55 b	16.06 ± 1.1
P (µg g ⁻¹)	4.5 ± 0.51 a	2.2 ± 1.03 b	4.94 ± 2.49 a	3.88 ± 1.95

Tabla 2.8. Resumen de características fisicoquímicas del suelo de los matorrales de la región Andino Patagónica. * Comparación de las diferencias entre los sitios en las aproximaciones a corto y mediano plazo; ** comparación de las diferencias entre los sitios en las aproximaciones a mediano plazo y mismo año cronológico; CE= conductividad eléctrica; HG= humedad gravimétrica; C= carbono total; N= nitrógeno total; C/N= relación carbono / nitrógeno; P= fósforo disponible; Ca= calcio; n.d.= no determinado; CP= corto plazo; MP= mediano plazo.

	Efecto del manejo forestal	Aproximación extensiva				
		Cronológico (ítem i)			Año calendario (AC - ítem ii)	CP - AC **
		CP	MP	CP-MP *		
pH	Si	FS>FN=LR	FN>FS=LR	≠	FN>FS=LR	=
CE (µSimen cm ⁻¹)	Si	FS>FN=LR	FS>FN=LR	=	FS=FN=LR	≠
HG (%)	No	LR>FS=FN	FS=LR>FN	≠	FS=FN=LR	≠
C (%)	No	FS>FN=LR	FS>LR>FN	≠	FS>LR>FN	≠
N (%)	No	FS=LR>FN	FS=LR>FN	=	FS=LR>FN	=
C/N	No	FN>FS>LR	FN>FS=LR	≠	FN>FS=LR	=
P (µg g ⁻¹)	No	FS>FN=LR	FS=LR>FN	≠	FS=LR>FN	=
Ca (%)	No	FS>FN=LR	n.d.		n.d.	

Las únicas características fisicoquímicas del suelo que se vieron afectadas por el manejo forestal (raleo, raleo² e implantación) fueron el pH y la CE en la aproximación extensiva (ítem 2.i). El pH se vio afectado por la intensidad del raleo ($p = 0.02$), presentando un aumento de 0.22 al aumentar el raleo, este aumento fue el mismo en los tres sitios de matorral. La CE presentó efecto de la interacción entre el raleo y la implantación ($p = 0.001$), en las parcelas no implantadas la CE aumentó un 33.6 $\mu\text{Simen.cm}^{-1}$ con el incremento de la intensidad del raleo, en tanto que, las parcelas implantadas la CE disminuyeron 103 $\mu\text{Simen cm}^{-1}$ con el aumento del raleo (Figura 2.9).

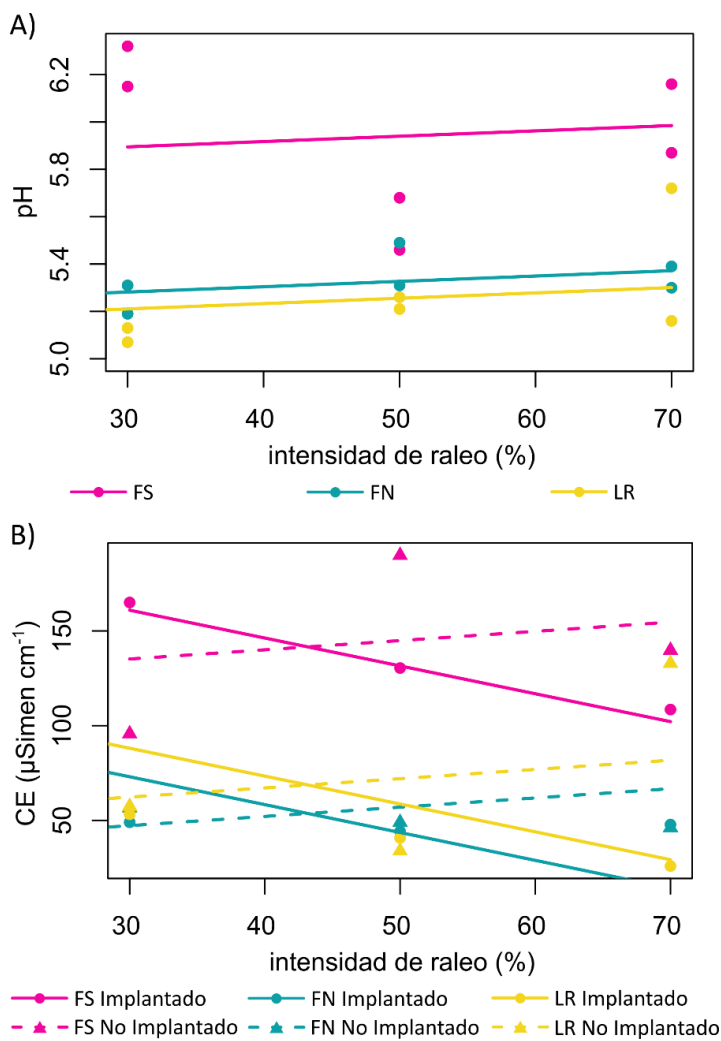


Figura 2.9. Características químicas del suelo del matorral en la región Andino Patagónica en relación al manejo forestal. A) pH; B) conductividad eléctrica. **Fucsia=** Foyel Sur; **celeste=** Foyel Norte; **amarillo=** Los Repollos. En B) **líneas continuas y círculos=** las parcelas implantadas; **líneas discontinuas y triángulos=** las parcelas no implantadas.

Discusión

Descripción Del Suelo Del Matorral

Para los suelos del matorral nativo de la región Andino Patagónica, sin manejo forestal, se obtuvo que los suelos son ligeramente ácido (pH 5.3 – 5.9), con valores de C total entre 6.52 y 7.33 %, N total entre 0.39 y 0.44 % y P disponible entre 2.61 y 4.14 $\mu\text{g g}^{-1}$. Estos valores estuvieron comprendidos dentro de los obtenidos en diferentes bosques nativos de regiones similares en el noroeste de la Patagonia (Alauzis *et al.*, 2004; Chaia *et al.*, 2006; Diehl *et al.*, 2003; Satti *et al.*, 2007) y son consistentes con el tipo de suelo Ándico de esta región debido a la presencia de tefra volcánica, el alto contenido de materia orgánica y la presencia de arcillas amorfas o paracristalinas en la región (Broquen *et al.*, 2005; Colmet Daage *et al.*, 1988). No se evidenciaron cambios en la mayoría de las variables en las distintas aproximaciones temporales, salvo en el pH a corto y mediano plazo, aumentando en el transcurso del tiempo. Estos cambios en el pH, como se discutirá más adelante, podrían estar asociados a modificaciones en el equilibrio hídrico del suelo, en la porosidad y la densidad aparente del suelo (Klein *et al.*, 2008).

Cuando comparamos los tres sitios de matorrales (Tabla 2.8), considerando las ocho parcelas en cada sitio, en la aproximación extensiva cronológica (corto y mediano plazo) se encontraron diferencias en todas las propiedades fisicoquímicas del suelo entre sitios. Las diferencias de CE y porcentaje de N entre los sitios fueron similares en las aproximaciones a corto y mediano plazo mientras que en el resto de las características químicas del suelo las comparaciones entre los sitios fueron distintas entre las aproximaciones a corto y mediano plazo. El pH, el porcentaje de C y N, la relación C/N y el contenido de P disponible presentaron diferencias entre los sitios en la aproximación extensiva en el mismo año; mientras que la CE y la HG fueron similares en los tres sitios de matorral. La comparación entre los sitios se mantuvo entre las aproximaciones a corto y mediano plazo en el pH, porcentaje de N, relación C/N y contenido de P; mientras que en el resto de las características químicas del suelo las diferencias entre los sitios fueron distintas entre las aproximaciones a mediano plazo y mismo año calendario. Estas diferencias podrían estar moduladas principalmente por las condiciones ambientales y la comunidad vegetal de los sitios; está ampliamente

citado que tanto las condiciones ambientales, como la comunidad vegetal de un ecosistema y el régimen de precipitaciones, afecta las propiedades fisicoquímicas del suelo (Bertiller *et al.*, 2005; Broquen *et al.*, 2005; Carrera *et al.*, 2005, 2000; Dube *et al.*, 2009; Klein *et al.*, 2008; Mazzarino *et al.*, 1998; Satti *et al.*, 2003; Satti, 2007; Xu *et al.*, 2013). En particular, en los sistemas forestales, incluidos los matorrales de la región patagónica, la descomposición de la hojarasca es un aspecto clave y la principal vía de entrada de materia orgánica y nutrientes en el suelo, siendo la producción, calidad y velocidad de la descomposición de los residuos orgánicos aportados por el dosel del bosque factores importantes en este proceso (Bertiller *et al.*, 2005; Carrera *et al.*, 2005, 2000; Fuentes Molina *et al.*, 2018). Las modificaciones en las condiciones de la comunidad vegetal podrían estar afectando las diferencias en las propiedades químicas del suelo.

Como se mencionó antes las únicas variables que se vieron afectadas por el manejo forestal fueron el pH y la CE en el otoño y al año de instalado el manejo (aproximación extensiva a corto plazo). La CE está influenciada por la concentración y la composición de las sales, el contenido de agua y de arcillas del suelo. Este valor está asociado a la salinidad del suelo. La CE en los Ándicos presentaros, generalmente, baja o mediana variabilidad (Bishop y Minasny, 2005; Cortés *et al.*, 2013; Sungthongwises y Taweekij, 2016). El efecto del manejo forestal en el pH se explica por el factor raleo; mientras la CE se explica por la interacción entre el raleo y la implantación: en las parcelas no implantadas la CE aumentó con el incremento de la intensidad del raleo; en tanto que, las parcelas implantadas disminuyó con el aumento del raleo. Varios estudios han demostrado que las características químicas y físicas del suelo se modifican con los cambios en el uso del suelo (Bastida *et al.*, 2019; Dube *et al.*, 2009; Klein *et al.*, 2008; Lauber *et al.*, 2008; McDowell y Stewart, 2006; Redel *et al.*, 2015). Las prácticas de manejo forestal implementadas en los tres sitios de matorral, aquí analizados, podrían estar generando modificaciones de este tipo en el suelo, a corto plazo, y podrían ser una explicación del cambio en el pH en el suelo. Mientras que los cambios en la CE puede estar explicado en forma directa e indirecta por los cambios en composición y cobertura de la vegetación, modificaciones en la calidad y cantidad de materia orgánica aportada al suelo y la topografía (Bishop y Minasny, 2005; Cortés *et al.*, 2013; Sungthongwises y

Taweekij, 2016; Tajik *et al.*, 2020). Se ha observado que la acumulación de hojarasca (y otros restos vegetales) en el suelo provocaría como primera instancia el aumento de la materia orgánica (MO), este aumento en la MO sería uno de los responsables del aumento de la CE (Sungthongwises y Taweekij, 2016). Teniendo en cuenta que en las parcelas raleadas gran parte de los restos vegetales fueron dejados en el campo, para cubrir el suelo desnudo, este mecanismo de aumento en la MO podría estar explicando el aumento de la CE al intensificarse el raleo en las parcelas no implantadas. En tanto que, diversos mecanismos relacionados al disturbio que se genera al realizar prácticas de implantación podrían explicar las diferencias entre las parcelas implantadas y las no implantadas, por ejemplo la remoción y compactación del suelo, la mezcla del sustrato del vivero con el suelo del sitio, entre otros. Los efectos del manejo forestal en el pH y la CE en el suelo de los matorrales, en los tiempos analizados, parecerían no ser permanentes en el sistema, al no encontrarse efectos a mediano plazo y en el mismo año calendario.

Caracterización De Las Comunidades Bacterianas Del Matorral

Como se cita en la Tabla 1.1 son varios los trabajos que han estudiado a las poblaciones microbianas en distintos sistemas forestales y con distintos tipos de manejo. Sin embargo, la cantidad de trabajos que utilizan la cuantificación de microorganismos por técnicas de cultivos es menor (Abril, 2003; Donegan *et al.*, 2001). Las aproximaciones dependientes de cultivo representan una fracción baja de la comunidad bacteriana total del suelo, menor del 20 %, comparada con las aproximaciones con técnicas moleculares independientes de cultivo (Overmann, 2006). Además, las aproximaciones cuando se realizan cultivos dependen, también, de las condiciones de cultivo (temperatura, medio de cultivo, disponibilidad de O₂) utilizadas (Overmann, 2006). Sin embargo, las técnicas de cultivos son un método tradicional que representa a la fracción viable de las comunidades bacterianas, y siguen siendo útiles, relativamente accesible técnicamente y menos onerosa. Por ejemplo, es muy útil cuando se trabaja con grupos bacterianos, como *Pseudomonas*, para los que se disponen de medios de cultivo selectivos específicos y se trabaja con muestras de suelo (Agaras *et al.*, 2014; Clark y Hirsch, 2008; Dell'Amico *et al.*, 2005; Landa *et al.*, 2002), debido a la

simplicidad y reproducibilidad de los recuentos de UFC. Todos estos aspectos posicionan a las técnicas dependientes de cultivo como una herramienta adecuada para monitorear los cambios cuantitativos en estas comunidades, cumpliendo con el requisito de métodos simples y confiables para la identificación de indicadores biológicos adecuados (Agaras *et al.*, 2014; Nielsen y Winding, 2002). Además nos permiten contar con agentes biológicos *in vivo* para hacer ensayos experimentales con distintos objetivos, como la obtención de bioinoculantes, y conformar colecciones regionales.

Al caracterizar las comunidades bacterianas del matorral sin manejo, considerando los datos de las parcelas controles de los tres sitios, se encontró que las abundancias de bacterias mesófilas y diazótrofes estuvieron en los órdenes $\times 10^6$ UFC g suelo⁻¹, y las *Pseudomonas* y Enterobacterias tuvieron abundancias entre $\times 10^4$ y $\times 10^5$ UFC g suelo⁻¹; no habiendo diferencias en las abundancias entre las aproximaciones temporales. Estos valores podrían constituir datos basales de las características del matorral nativo en su condición natural histórica del Noroeste de Patagonia.

En la región Patagónica los estudios de las comunidades bacterianas se han realizado principalmente en la zona árida de la región y están relacionados a sistemas de producción ovina (Marcos *et al.*, 2016; Olivera *et al.*, 2016; Toledo *et al.*, 2021). En general, el pastoreo tiene efectos negativos en las comunidades bacterianas, evaluadas por distintos parámetros, como: la biomasa microbiana, la respiración basal del suelo (Toledo *et al.*, 2021) y diversidad bacteriana total (analizada con genes 16s) (Olivera *et al.*, 2016), la actividad nitrificante y la abundancia de bacterias oxidantes de amoníaco (evaluadas con la abundancia de genes *amoA*) (Marcos *et al.*, 2016). Sin embargo, estos efectos negativos de la producción ovina pueden estar más o menos intensificados, teniendo en cuenta una diversidad de factores bióticos y abióticos; como la intensidad del pastoreo aplicado, las características del área ecológica, las condiciones climáticas, la comunidad vegetal, las características de la hojarasca y del suelo, las condiciones de micrositios (áreas de parches cubiertos de plantas y las áreas entre copas) (Marcos *et al.*, 2016; Olivera *et al.*, 2016; Toledo *et al.*, 2021). Además, se ha encontrado que en la estepa patagónica las comunidades microbianas se han considerado como indicadoras en la respuesta del suelo en procesos de restauración de sitios afectados por incendio forestal (Kowaljaw y Mazzarino, 2007), y en procesos de bioremediación de suelos

contaminados con hidrocarburos (Acuña *et al.*, 2010; Madueño *et al.*, 2011; Pucci *et al.*, 2000).

También se cuenta con datos de las comunidades microbianas en ambientes de matorrales y bosques nativos en la región Andino Patagónica, tanto en Argentina como en Chile (Acuña *et al.*, 2016; Berenstecher *et al.*, 2017; Sarti y Efrona, 2019), y en plantaciones forestales de especies exóticas como *Fraxinus excelsior*, *Pinus radiata* y *Quercus robur* (Defrieri *et al.*, 2011; Efron *et al.*, 2012; Sarti y Efrona, 2019). Un estudio del gen ribosómico 16s, para estudiar la comunidad bacteriana de la rizósfera en tres sitios de matorral de la Patagonia Chilena, con diferentes comunidades vegetales (*Festuca sp.* y *Equisetum sp.*) y diferentes altitudes, encontró que las comunidades bacterianas son muy similares entre estos sitios a pesar de las diferencias ambientales (Acuña *et al.*, 2016). También se ha encontrado que las comunidades microbianas del suelo se vieron afectadas negativamente por la caída de tefra volcánica del complejo Puyehue en el 2011, evidenciando una disminución en la biomasa microbiana y la actividad de alguna enzimas, como fenol oxidasa y glicina aminopeptidasa, en bosque semiárido de *N. antarctica* con sotobosque dominado por *Mulinum spinosum* y *Pappostipa spp.* en el Valle de Meliquina, provincia de Neuquén (Berenstecher *et al.*, 2017).

En un trabajo de la comunidad bacteriana del suelo con metodologías basadas en cultivo, en bosques templados nativos de la provincia de Chubut, se obtuvieron recuentos de bacterias totales entre 15 y 10 log₁₀ UFC en suelos debajo de individuos de *A. chilensis* y *L. hirsuta* y 7.2 log₁₀ UFC en suelo adyacente a estas especies (Sarti y Efrona, 2019). Si comparamos con los recuentos de bacterias mesófilas encontrados en este trabajo, cuyo equivalente en escala log₁₀ serían de 6.55 y 6.71 UFC g suelo⁻¹, los resultados del matorral en estudio son menores a los citados anteriormente en los bosque de *A. chilensis* y *L. hirsuta*. Otros estudios, realizados en suelos de pastizales naturales (donde no se practicó cultivo durante los últimos 30 años) de las provincias de Buenos Aires, Córdoba y Entre Ríos, han analizado las comunidades de bacterias del suelo con técnicas de cultivo, y han encontrado valores de abundancia de bacterias mesófilas entre 6.15 y 7.31 log₁₀ UFC g suelo⁻¹ (Agaras *et al.*, 2012, 2014) y entre 4.21 y 7.3 log₁₀ UFC g suelo⁻¹ para *Pseudomonas* cultivadas en medio selectivo S1 de Gould

(Agaras *et al.*, 2012, 2014; Marrero *et al.*, 2015). Estos recuentos son comparables a lo informado para suelos agrícolas en el hemisferio Norte (Estados Unidos, Suiza y Holanda) (Funnell-Harris *et al.*, 2010; Garbeva *et al.*, 2004; Meyer *et al.*, 2010). Si comparamos los resultados de estos trabajos con los obtenidos en este estudio los recuentos de bacterias mesófilas fueron similares (6.55 y 6.71 \log_{10} UFC g suelo⁻¹), mientras que las *Pseudomonas* en este trabajo (entre 3.73 y 4.94 \log_{10} UFC g suelo⁻¹) presentaron recuentos menores a los trabajos antes citados.

Para los grupos de bacterias diazótrofes y Enterobacterias no se encontraron trabajos previos que nos permitan hacer comparaciones. En este estudio encontramos que las bacterias diazótrofes presentaron una alta abundancia de recuentos, con órdenes de recuentos $\times 10^6$ UFC g suelo⁻¹, similar a las bacterias mesófilas, evidenciando que son un grupo abundante en los suelos de los matorrales. Las Enterobacterias fueron el grupo de menor abundancia en el suelo, presentaron recuentos entre $\times 10^4$ y $\times 10^5$ UFC g suelo⁻¹, y destaca que algunas Enterobacterias, como *Klebsiella*, forman parte del grupo de diazótrofes. Estos grupos bacterianos (diazótrofes y Enterobacterias) presentan importancia ecológica y funcional, siendo partícipes claves en el ciclo del nitrógeno, en su interacción con las plantas favoreciendo el crecimiento vegetal, y son capaces de tolerar y remediar ambientes contaminados, como metales pesados en los suelos (Ahemad y Khan, 2010; Ahmad *et al.*, 2015; Brisse *et al.*, 2006; de Souza *et al.*, 2012; Grimont y Grimont, 2006a). Los resultados obtenidos en esta tesis constituyen datos basales de estos grupos bacterianos en los suelos del matorral nativo de la región Andino Patagónica.

La respiración potencial del suelo (determinada en laboratorio, con 24 hs de incubación), como medida de la actividad microbiana del matorral, sin manejo, se registró un promedio de 683 mg CO₂ kg⁻¹ de suelo. Este resultado es similar a los obtenidos en otro trabajo de la en suelos de diferentes áreas ecológicas de la estepa, en el Sur de Argentina: Matorral de Mata Negra, Estepa Magallánica Seca y Estepa Magallánica Húmeda, con dos intensidades de pastoreo ovino a largo plazo (Toledo *et al.*, 2021).

Comunidad Bacteriana Del Suelo Y Variables Ambientales

Los análisis de modelos lineales generales y los análisis multivariados evidenciaron diferencias en las comunidades bacterianas (abundancias de distintos grupos y actividad microbiana) en los distintos sitios. Los resultados de los modelos generales en la aproximación a corto plazo de instalado el manejo forestal, la abundancia de los distintos grupos de bacterias fue mayor en LR, seguido por FN y por último en FS. En la aproximación a mediano plazo de instalado el manejo forestal se observa un cambio en el orden de las abundancias de los grupos bacterianos en los sitios, siendo mayor en FS y menor en LR.

Entre los diferentes matorrales nativos, también se evidenciaron diferencias en la varianza de las abundancias, como: las diazótrofes a corto plazo, y *Pseudomonas* y *Enterobacterias* en las aproximaciones a corto y mediano plazo. Estas diferencias en las comunidades bacterianas entre los tres sitios de matorral analizados podrían estar relacionadas con las características propias de cada sitio y la respuesta del ambiente ante el tiempo transcurrido desde el manejo. Como hemos descrito en el Capítulo 1 (*Descripción General Del Área De Matorral Y Sitios De Estudio*), los tres sitios de matorral de la región Andino Patagónica, son matorrales principalmente de *N. antarctica*, *A. chilensis*, *S. patagonicus*, pero poseen una variabilidad intrínseca al sitio tanto en riqueza, abundancia y diversidad de especies arbóreas, arbustivas y herbáceas, como también presentan distintos coberturas vegetal. Otro aspecto que podría influir en la variabilidad de los sitios y los parámetros biológicos aquí evaluados son las distintas orientaciones de laderas de los sitios, las cuales afectan la exposición solar e incide directamente en la temperatura y la tasa de evaporación, el contenido de humedad y las propiedades químicas del suelo. Todas estas variables ambientales tienen efecto en las comunidades bacterianas de los suelos de sistemas forestales en el mundo (Alef, 1995; Baldrian, 2017b; Chauvat *et al.*, 2003; Donegan *et al.*, 2001; Siira-Pietikäinen *et al.*, 2001; Smith *et al.*, 2008; Tajik *et al.*, 2020; Upchurch *et al.*, 2008; Wu *et al.*, 2020). En este estudio encontramos que las características químicas del suelo: pH, porcentajes de C y N total, P disponible y porcentaje de Ca en corto plazo, y CE en el corto y mediano plazo, que varían en cada sitio, modifican las comunidades bacterianas. Se ha evidenciado que cambios en el pH, la CE y en los contenidos de nutrientes (C, N y P)

modifican la abundancia y diversidad de las comunidades de bacterias (Bastida *et al.*, 2017; Fuchslueger *et al.*, 2014; Holden y Treseder, 2013; Siira-Pietikäinen *et al.*, 2001; Smith *et al.*, 2008; Tajik *et al.*, 2020; Wu *et al.*, 2020). En esta tesis, los análisis multivariados evidenciaron correlaciones de las abundancias de los grupos microbianos con los sitios y propiedades del suelo, como: pH, CE, C, N, Ca y P disponible a corto y mediano plazo de instalado el manejo forestal. Estas variables son las que explican, en parte, las diferencias entre los sitios y la abundancia de bacterias.

En cuanto a la actividad microbiana del matorral se encontraron diferencias en los tres sitios de matorral, destacándose con valores más altos FN, y con valores más similares entre FS y LR. En tres áreas ecológicas del sur de la Patagonia se encontró que la respiración del suelo varía en las distintas áreas ecológicas, estas áreas representan un gradiente climático y de vegetación, a través del aporte y la calidad del C que ingresa al suelo (Peri *et al.*, 2015; Toledo *et al.*, 2021). En suelos de tres áreas ecológicas en el sur de la provincia de Santa Cruz (Matorral de Mata Negra, Estepa Magallánica Seca y Estepa Magallánica Húmeda) se ha observado que la respiración microbiana tuvo correlación positiva con el carbono orgánico del suelo, el nitrógeno total, la precipitación media anual, la temperatura media anual, y la biomasa microbiana (Toledo *et al.*, 2021). En otro trabajo, también en Patagonia Austral, en pastizales con gradiente climático y de vegetación (tres ecosistemas: Matorral de Mata Negra, Estepa Magallánica y áreas ecológicas Andinas) se encontraron diferencias en las tasas de respiración del suelo entre los distintos tipo de vegetación, junto con otros factores como la temperatura, la humedad (precipitación) y la concentración de carbono del sustrato (Peri *et al.*, 2015). Estas diferencias en la tasa de respiración del suelo y los diferentes tipos de vegetación también se ha evidenciado entre las principales biomas a nivel global (Raich y Tufekcioglu, 2000), observando que la vegetación influye en el microclima y la estructura del suelo, y en la cantidad y calidad de los detritos suministrados al suelo y así afecta la respiración del suelo (Bowden *et al.*, 1993; Seto y Yanagiya, 1983).

Efecto Del Manejo Forestal En Las Comunidades De Bacterias Del Suelo

Se estima que un gramo de suelo puede contener típicamente mil millones de células bacterianas que corresponden aproximadamente a diez mil genomas

bacterianos diferentes (<https://esdac.jrc.ec.europa.eu/themes/soil-biodiversity>). Sin embargo, diversos eventos, antrópicos y naturales, que afectan el suelo, provocando procesos de erosión, contaminación, salinización y sellado del suelo, amenazan la biodiversidad del suelo. En general, las prácticas tradicionales de manejo forestal afectan negativamente la materia orgánica en los suelos y los ciclos de nutrientes, y también tienden a reducir el tamaño y la complejidad de las comunidades edáficas (Grandy *et al.*, 2009; Russo *et al.*, 2012; <https://esdac.jrc.ec.europa.eu/themes/soil-biodiversity>); sin embargo, incluso en suelos altamente contaminados o alterados todavía presentan niveles relativamente altos de diversidad microbiana (Acuña *et al.*, 2010; <https://esdac.jrc.ec.europa.eu/themes/soil-biodiversity>).

Se ha observado que las comunidades bacterianas tienen diferentes respuestas al manejo forestal aplicado, estas respuestas están relacionadas al tipo de manejo forestal aplicado y cómo afecta a otras variables ambientales, como el nivel de humedad del suelo, la composición de especies y cobertura vegetal remanente (Donegan *et al.*, 2001; Hendrickson *et al.*, 1985). En nuestro estudio encontramos que las variables de manejo forestal (raleo, raleo² e implantación) modifican las abundancias de los distintos grupos de bacterias del suelo en las aproximaciones cronológicas extensivas (ítem 2.i) a corto y mediano plazo, y en el mismo año calendario (ítem 2.ii), los cambios en las abundancias de bacterias fueron variables en los distintos grupos bacterianos y en las distintas aproximaciones temporales analizadas. Sin embargo, el manejo forestal no presentó efectos en la actividad microbiana. Los resultados variables en la respuesta de los microorganismos edáficos a los disturbios producidos por el manejo forestal podrían estar relacionado a que esta respuesta es compleja y suele estar conectada a otras modificaciones ecológicas y ambientales que provoca el manejo. Diversos autores han mencionado que el raleo afecta negativamente las comunidades de bacterias del suelo, debido a que el manejo influye directamente en la humedad y la temperatura del suelo, y en el suministro de nutrientes y hábitats adecuados para los microorganismos (Bastida *et al.*, 2019; Tajik *et al.*, 2020; Wu *et al.*, 2020); sin embargo, estos efectos dependen del tipo de manejo forestal que se aplique, el tipo de ecosistema y clima en el cual se desarrollan estas prácticas, y el tiempo transcurrido desde su aplicación y las acciones

posteriores, y de las variables que se determinen (Bastida *et al.*, 2019; Marshall, 2000; Siira-Pietikäinen *et al.*, 2001).

En este trabajo hemos encontrado que las distintas intensidades de raleo (0,30, 50 y 70 % de área basal removida) y la implantación o no de especies nativas arbóreas, tuvieron diferentes efectos en los distintos grupos bacterianos y en los distintos tiempos analizados, sin embargo no se encontró efecto de estas prácticas de manejo en la respiración potencial del suelo en los distintas aproximaciones temporales. Al comparar los efectos del manejo forestal con las aproximaciones a corto y mediano plazo observamos que: en la abundancia de las bacterias mesófilas y diazótrofes los efectos fueron más o menos similares en los distintos tiempos analizados. Mientras que en las *Pseudomonas* y Enterobacterias los efectos fueron distintos con el transcurso del tiempo. Estos grupos bacterianos (*Pseudomonas* y Enterobacterias) responden en forma más evidente al efecto del manejo forestal con respecto a la escala temporal; mientras que las bacterias mesófilas y diazótrofes parecen mantenerse entre el corto y mediano plazo. Estas apreciaciones fueron desarrolladas por otros autores, quienes sostuvieron que los grupos funcionales de bacterias más generalistas (=amplios; o que incluyen varios taxones) y con muchas especies son poco adecuados para utilizarlos como indicadores, debido a que cada especie responde de modo diferente al impacto, otorgándole estabilidad al consorcio y haciéndolos poco sensibles (Atlas, 1984; Roper y Ophel-Keller, 1998). De una forma indirecta y aún más generalista y amplia, esto explicaría la estabilidad de la actividad microbiana y la ausencia de efecto producido por el manejo en esta variable. Hecho que, a pesar de su factibilidad y facilidad metodológica y económica, descarta a la respiración potencial del suelo como bioindicador en este tipo de manejo de matorrales nativos, realizados en una sola ocasión y estudiados en una fracción de tiempo de menos de cinco años desde realizado el manejo.

En un estudio a gran escala de la comunidad bacteriana en suelos de distintos bosques forestales del Sur Este de Estados Unidos (Georgia y Carolina del Norte), siendo los distintos tipos forestales dominados por distintas especies arbóreas (*Quercus nigra* y *Liquidambar styraciflua*, *Q. prinus* y *Liriodendron tulipifera*, y *Betula alleghaniensis* y *Q. rubra*); se ha evidenciado que a pesar de las diferencias en la vegetación, las propiedades del suelo y el clima, la comunidades bacterianas fueron similares en los

distintos sitios estudiados (Upchurch *et al.*, 2008). Sin embargo, esta similitud puede no evidenciarse cuando se trabaja con los grupos bacterianos a escalas más pequeñas, las comunidades bacterianas se ven modificadas por cambios en microambientes en la comunidad vegetal y el suelo, como los producidos por las prácticas de raleo (Bastida *et al.*, 2019; Dang *et al.*, 2018).

Con respecto a las *Pseudomonas* se ha encontrado que son un componente relevante de la comunidad de la rizósfera, representando en promedio casi el 10 % de la población cultivable heterotrófica (Agaras *et al.*, 2012; Kragelund *et al.*, 1996), esta relación entre *Pseudomonas* y mesófilas puede modificarse debido a cambios en el uso del suelo, como ocurre en suelos agronómicos en tres localidades de la región más productiva de Argentina (provincias de Córdoba, Entre Ríos y Buenos Aires), donde se evidenció que la intensificación de las prácticas agrícolas disminuyó la abundancia de *Pseudomonas* totales en el suelo (“Entorno Natural” > “Buenas Prácticas Agrícolas” > “Malas Prácticas Agrícolas”) (Agaras *et al.*, 2012). Con relación a al manejo forestal se ha observado que estas prácticas tienen efecto negativo a nivel de composición de especies de población de *Pseudomonas*, viéndose disminuida su diversidad (estudiada por análisis de ADN 16S, con cebadores específicos para *Pseudomonas* y digeridos con la enzima de restricción *Hae III*) en las parcelas raleadas en comparación con parcelas de bosques circundantes de *Tsuga heterophylla* en el Noroeste de Estados Unidos y *Abies amabilis* en Canadá (Donegan *et al.*, 2001). Si bien se ha encontrado que la actividad bacteriana se vieron favorecida por el aumento de la biomasa bacteriana, y por la reducción de la vegetación luego del manejo forestal (Baldrian, 2017a; Chauvat *et al.*, 2003; Donegan *et al.*, 2001) en esta tesis no se han encontrado cambios en la actividad microbiana, medida como respiración potencial del suelo en condición de laboratorio y con 24 hs de incubación, en todas las aproximaciones temporales analizadas (ítem i, ii y iii). Estos resultados son similares a los obtenidos en otros trabajos de la región; como el realizado por Gonzalez-Polo *et al.* (2019) quienes no han encontrado diferencias en la respiración potencial del suelo (16 semanas de incubación) entre suelos de pastizales nativos y rodales jóvenes (de 10 a 13 años) de *Pinus ponderosa* en la provincia de Neuquén, aunque esta respiración tendió a ser mayor en los pastizales. En el trabajo de Toledo *et al.* (2021) quienes tampoco han observado efecto en la respiración microbiana

del suelo en sitios de tres áreas ecológicas en el sur de la provincia de Santa Cruz con dos intensidades de pastoreo ovino.

En general la comunidad bacteriana del suelo responde a los cambios en las condiciones ambientales, de forma diferencial en los distintos grupos y en los distintos tiempos analizados, pero manteniendo una comunidad basal. No descartamos la idea que podría haber un reemplazo de ciertos grupos taxonómicos de bacterias, estos cambios pueden resultar interesantes y es necesario estudiarlos para profundizar en el entendimiento del efecto del manejo forestal sobre estas comunidades microbianas y poder anticipar las implicancias del manejo forestal en los ambientes nativos sobre sus componentes, el funcionamiento y los servicios del ecosistema.

Conclusiones

Los suelos de los matorrales estudiados en esta tesis se asemejan en sus propiedades fisicoquímicas a los suelos de la región Andino Patagónica, estos suelos se clasifican como Ándicos y sus características están relacionadas a la actividad volcánica en la región. Las características fisicoquímicas de los sitios analizados también fueron consistentes entre sí.

Los matorrales presentan abundancias del orden $\times 10^6$ para mesófilas y diazótrofes, y entre $\times 10^5$ y $\times 10^4$ para *Pseudomonas* y Enterobacterias. En este sentido estos ambientes poseen abundancias elevadas y con una cierta variabilidad específica en cada ambiente en función de los sitios, el manejo forestal, y con el transcurso del tiempo desde que el manejo fue realizado. Estas variabilidades se encuentran relacionadas con las propiedades químicas de los suelos (como: pH, CE, C, N, Ca y P disponible), que también presentaron diferencias entre sitios y entre parcelas.

Se encontraron correlaciones entre la comunidad bacteriana del suelo y los sitios de matorral. Estas correlaciones están asociadas a las propiedades del suelo como: pH, HG, CE, C, N, P y Ca. Las únicas propiedades fisicoquímicas del suelo que se vieron afectadas por el manejo forestal (diferencias a nivel de parcelas) fueron el pH y la CE en un corto plazo, a un año de instalado el manejo; no se encontraron diferencias en estas variables luego de cuatro años (mediano plazo).

Las poblaciones bacterianas responden de forma diferencial al manejo forestal, y depende del tipo de manejo forestal aplicado y del tiempo transcurrido desde que se estableció el manejo. Los efectos del manejo forestal en las abundancias de bacterias mesófilas y diazótrofes a corto y mediano plazo fueron relativamente similares en los distintos tiempos analizados; aumentando cuando se aplicó raleos de intensidades bajas e intermedias, con algunas particularidades si se realiza implantación o no. Para los grupos más específicos (como *Pseudomonas* y Enterobacterias) el efecto de las prácticas de manejo fue más diverso con las distintas intensidades de raleo, la implantación y el tiempo transcurrido desde la aplicación de estas prácticas. Teniendo en cuenta los roles ecológicos y los SE que tienen estos grupos microbianos en los ecosistemas es importante y necesario considerar las modificaciones que las prácticas de manejo puedan tener y monitorearlas a lo largo del tiempo.

Capítulo 3:
Comunidad Fúngica Del Suelo Del Matorral, Su Relación Con El Ambiente
Y El Manejo Forestal

Introducción

Importancia Ecológica De Las Comunidades Fúngicas

El reino Fungi es uno de los linajes de eucariotas más diversos, Hawksworth y Lücking (2017) proponen que la diversidad de especies fúngicas se encuentra entre 2.2 y 3.8 millones. En el suelo las comunidades fúngicas representan la mayor biomasa (Dighton *et al.*, 2005; Van Der Heijden *et al.*, 1998), y desempeñan papeles críticos en los ecosistemas presentando modos de vida saprótrofos, simbióticos y/o patógenos (Grossart *et al.*, 2016; Lee Taylor y Sinsabaugh, 2015; Read y Perez-Moreno, 2003; Van Der Heijden *et al.*, 2008). Median procesos ecológicos importantes como el reciclado de nutrientes, la degradación de moléculas orgánicas complejas y la meteorización mineral (Van Der Heijden *et al.*, 2008). Una fracción importante de los hongos del suelo establecen relaciones simbióticas con plantas y otros microorganismos (Parkinson, 1983; Yu *et al.*, 2005), favoreciendo a los organismos involucrados y al ambiente en general.

Estas comunidades fúngicas son esenciales para el mantenimiento de una gran cantidad de SE (diversidad, abundancia y productividad de plantas, salud del suelo, calidad del agua, biocontrol de patógenos, entre otros). Los hongos micorrícicos (Brundrett, 2004), particularmente los hongos micorrícicos arbusculares (MA) y los hongos ectomicorrícicos (EcM), y otros hongos rizosféricos de vida libre (Raaijmakers *et al.*, 2009) son componentes ubicuos y ampliamente distribuidos en la mayoría de los ecosistemas del mundo y constituyen un componente clave de la comunidad de microorganismos del suelo (Brundrett y Tedersoo, 2018; Pagano y Lugo, 2019; Van Der Heijden *et al.*, 1998): movilizan y transportan nutrientes, especialmente el carbono, nitrógeno, y fósforo, y micronutrientes, también intervienen en el ciclo del agua, reduciendo el estrés hídrico (Augé, 2001), mejoran la agregación del suelo (Caravaca *et al.*, 2002), y además actúan como promotores del crecimiento vegetal y biocontroladores de patógenos (Hyde *et al.*, 2019). Muchos SE otorgados por la comunidad fúngica del suelo tienen que ver principalmente con aplicaciones biotecnológicas: como la obtención de compuestos antibacterianos, antimicóticos y antivirales, inhibidores de biofilms, agentes anticancerígenos y otros compuestos utilizados en el sector sanitario (de salud humana, veterinaria) (De Silva *et al.*, 2013;

Hyde *et al.*, 2019; Østergaard y Olsen, 2011). Otros están asociados a la aplicación de hongos en la producción agropecuaria, forestal y otros sistemas productivos para mejorar las condiciones de crecimiento y salubridad, y aumentar el rendimiento de las producciones (Boa, 2004; Østergaard y Olsen, 2011); así como también son utilizados en gastronomía (Hyde *et al.*, 2019), ya que nutricionalmente los hongos son una buena fuentes de proteínas, tienen bajo contenido en grasa, no contienen colesterol y contienen la mayor parte de aminoácidos esenciales para la nutrición humana y animal (Kaur *et al.*, 2018). Además, la versatilidad enzimática de los hongos hace que se puedan utilizar para tratar corrientes de desechos y remediar suelos contaminados con una amplia variedad de contaminantes orgánicos o de metales tóxicos como: los contaminantes alifáticos y aromáticos que pueden ser modificados o degradados oxidativamente por un amplio espectro de lacasas y peroxidasas extracelulares fúngicas (Harms *et al.*, 2011; Strong y Claus, 2011); los residuos explosivos y los contaminantes halogenados pueden ser degradados por nitroreductasas y deshalogenasas reductoras, muchos metales contaminantes puede mitigarse mediante la translocación y el secuestro en complejos químicamente inaccesibles (Hassan *et al.*, 2019; Lee Taylor y Sinsabaugh, 2015; Seguel *et al.*, 2020; Silambarasan *et al.*, 2019) y son capaces de producir enzimas que degradan poliéster poliuretano (Cosgrove *et al.*, 2007; Russell *et al.*, 2011). Cabe señalar, que también tienen un rol social importante y forman parte de actividades recreativas como la recolección de hongos comestibles, de rituales y de inspiración para el arte (Nai y Meyer, 2016; Peintner *et al.*, 2013). Todos estos SE son aspectos relacionados con la necesidad de conservar la biodiversidad fúngica (Heilmann-Clausen *et al.*, 2015).

Existe una estrecha relación entre la identificación taxonómica de los miembros de las comunidades fúngicas, las funciones ecológicas y los SE que puedan cumplir en el ecosistema. Parte de estas funciones ecológicas se puede definir a través de los gremios, entendiéndolo por ello a un grupo de especies, relacionadas o no, que explotan la misma clase de recursos ambientales de manera similar (Root, 1967). En general es posible relacionar la pertenencia a un taxón determinado, generalmente a niveles de género y especie, y su pertenencia a un gremio (Lambert y Reid, 1981; Walter y Ikonen, 1989). Esta relación, taxonomía - función ecológica, no es una excepción para los hongos, ya

que para varios géneros y especies está bien determinada la función ecológica que pueden realizar (Nguyen *et al.*, 2016).

Efecto De Las Condiciones Ambientales

Se ha demostrado que las condiciones ambientales juegan un papel importante en la comunidad fúngica del suelo. Diversos factores bióticos y abióticos afectan la composición taxonómica, la estructura y la función de estas comunidades fúngicas. Entre ellos podemos citar a la diversidad de plantas hospedadoras de micorrizas y endófitos (Bonito *et al.*, 2014; Miyamoto *et al.*, 2015; Tedersoo *et al.*, 2013), a las variables edáficas (Erlandson *et al.*, 2016; Peay *et al.*, 2015; Tedersoo *et al.*, 2014; Truong *et al.*, 2019), el clima y los patrones estacionales (Berg *et al.*, 1998; Davey *et al.*, 2012; Dumbrell *et al.*, 2011; Kreyling *et al.*, 2012; Mandyam y Jumpponen, 2005; Miyamoto *et al.*, 2015; Zinger *et al.*, 2009), y factores geográficos (Miyamoto *et al.*, 2015; Truong *et al.*, 2019). Sin embargo, muchas veces es difícil diferenciar los efectos de cada una de estas variables mencionadas, sobre todo en escalas espaciales grandes (Miyamoto *et al.*, 2015; Tedersoo *et al.*, 2012; Truong *et al.*, 2019).

La diversidad de plantas capaces de hospedar hongos micorrícicos y endófitos es un buen predictor de la riqueza y la composición de especies fúngicas (Tedersoo *et al.*, 2013). Sin embargo las variables edáficas tienen una mayor capacidad predictiva de la composición de estas comunidades fúngicas (Bonito *et al.*, 2014); el pH es un predictor de la riqueza y composición de las comunidades fúngicas del suelo (Tedersoo *et al.*, 2014; Erlandson *et al.*, 2016; Truong *et al.*, 2019); las concentraciones de P disponible y de Ca suelen correlacionarse positivamente con la riqueza fúngica (Tedersoo *et al.*, 2014; Erlandson *et al.*, 2016); la fertilidad del suelo, principalmente el contenido del carbono y nitrógeno, suele estar relacionada a la composición y riqueza de hongos micorrícicos (Peay *et al.*, 2015), y la actividad enzimática (Truong *et al.*, 2019).

Los efectos de las condiciones climáticas sobre las comunidades fúngicas del suelo siguen sin estar claros, a pesar de esto se ha encontrado que este factor (el clima) suele tener efectos más fuertes sobre la composición de las comunidades fúngicas comparados con otros factores, como la distancias geográficas o la diversidad de la comunidad vegetal (Miyamoto *et al.*, 2015). Además, las condiciones climáticas pueden

tener un efecto indirecto sobre las comunidades fúngicas, ya que determinan las comunidades de plantas y otras condiciones edáficas que, como señalamos anteriormente, afectan la riqueza y composición de las comunidades fúngicas (Miyamoto *et al.*, 2015). Por otro lado, algunas condiciones climáticas, como las heladas en el suelo, provoca lesiones en las raíces de las plantas lo que podría provocar efectos en cascada sobre la comunidad microbiana y la dinámica de los nutrientes por un aumento de los taxones saprófitos (Kreyling *et al.*, 2012). En tanto los cambios estacionales suelen reflejarse en la estructura de la comunidad, observándose diferencias en la riqueza y abundancia de ciertos grupos taxonómicos (Davey *et al.*, 2012; Dumbrell *et al.*, 2011); por ejemplo, se observa que en los periodos cálidos la composición y diversidad de especies es más estables, y por el contrario, en los periodos más fríos suele ser más variables (Dumbrell *et al.*, 2011). A pesar de estas diferencias, ocasionadas por los cambios climáticos en las distintas estaciones, no se han observado cambios en la biomasa total de la comunidad fúngica, que suele ser estable durante todo el año (Davey *et al.*, 2012). En el contexto de cambio climático, conocer y entender los patrones de respuesta de las comunidades fúngicas a las condiciones ambientales permitirá prever las respuestas y adecuar medidas de acción necesarias para el mantenimiento y sustentabilidad de los ecosistemas y los SE que nos brindan estas comunidades fúngicas.

Disturbios Antrópicos Y Cambios En El Uso Del Suelo

Por su parte, los disturbios antrópicos, y entre ellos las prácticas de manejo forestal, son otro factor importante que modifica la estructura de los ecosistemas y el ambiente en general, y por ende las comunidades fúngicas. Estos disturbios modifican la disponibilidad y calidad de recursos para el desarrollo de las comunidades fúngicas del suelo, provocando cambios en la estructura y la sucesión de estas comunidades (Goldmann *et al.*, 2015; Purahong *et al.*, 2015). Varios trabajos han indagado sobre cómo diversas prácticas de manejo forestal afectan a las comunidades fúngicas en numerosos ambientes (Tabla 1.1). Si bien estos trabajos arrojan resultados diversos se ha encontrado que, generalmente, la respuesta de las comunidades fúngicas se asocia con la alteración de la comunidad vegetal, la calidad de hojarasca, los nutrientes disponibles

y el pH del suelo; que se modifican con la implementación de prácticas de manejo forestal (Bastida *et al.*, 2019; Castaño *et al.*, 2018; Goldmann *et al.*, 2015; Hewitt *et al.*, 2018; Lauber *et al.*, 2008; Sterkenburg *et al.*, 2019; Tajik *et al.*, 2020; Xu y Chen, 2006). En el caso de los hongos que se asocian directamente con las plantas (como los hongos EcM) los cambios en el uso del suelo, como el manejo forestal, pueden modificar estas comunidades por cambios en la cubierta vegetal. Estas modificaciones pueden alterar las asignaciones de carbono aportado hacia los hongos EcM y de nitrógeno y fósforo hacia las plantas; estos cambios influyen en el almacenamiento global y en los ciclos del carbono, del nitrógeno y el fósforo en los ecosistemas forestales (Baskaran *et al.*, 2017; Corrales *et al.*, 2017; Dumbrell *et al.*, 2011).

Los estudios de la influencia del manejo forestal en la comunidad fúngica son escasos en los bosques nativos de la Patagonia y más aún en Patagonia Norte y en relación a prácticas de manejo de matorrales, remarcando la importancia y la necesidad de su realización. El trabajo de Hewitt *et al.* (2018), realizado en bosques de *N. pumilio* en Tierra del Fuego, mostró una disminución en la riqueza de hongos EcM del suelo en las zonas raleadas en comparación con los parches de bosques conservados para regeneración. En estos parches de bosque conservado la riqueza fúngica fue igual a bosques de *N. pumilio* no manejados.

Objetivo Específico

Objetivo específico 2: Describir la comunidad fúngica del suelo del matorral de la región Andino Patagónica, y evaluar la relación de estas con el ambiente y el manejo forestal experimental.

Materiales Y Métodos

Para describir y caracterizar la comunidad fúngica del suelo del matorral y analizar el efecto del ambiente y del manejo forestal se realizó un estudio metagenómico del amplicon ITS (específico para hongos) a partir de extracción de ADN del suelo. Los datos de la comunidad fúngica se analizaron a un año de realizado el manejo experimental de acuerdo a los siguientes niveles de análisis:

1. Descripción general de la comunidad fúngica del matorral (ítem 1): en primer lugar se analizaron todos los datos de las 16 parcelas en los dos sitios (FSO, FSV y FNV, ver: Capítulo 3, *Muestreo Y Procesamiento De La Muestra*). Esta descripción general del matorral incluye los posibles manejos del ambiente.

2. Caracterización de la comunidad fúngica del matorral, sin manejo (ítem 2): se utilizaron cada una de las parcelas controles de cada sitio; FSO, FSV, FNV (sin raleo y sin implantación, totalizando un n=3, ver: Capítulo 3, *Muestreo Y Procesamiento De La Muestra*). Estas parcelas se consideraron representativas de la condición natural de los matorrales, ya que no fueron sometidas al manejo forestal.

3. Efecto del manejo forestal y del ambiente en la comunidad fúngica (ítem 3): para analizar el efecto del manejo forestal y la influencia de los distintos ambientes (cambios estacionales, sitios de matorral y características fisicoquímicas del suelo) se realizaron diversos estudios combinando ambos aspectos. Se analizaron dos aproximaciones:

i. **variaciones intraanuales (ítem 3.i):** los muestreos se realizaron en el sitio FS, matorral alto, en dos estaciones contrastantes: en otoño (Mayo 2014, FSO), que representa la estación húmeda, y en verano (Enero 2015, FSV), la estación seca.

ii. **variaciones espaciales (ítem 3.ii):** los muestreos se realizaron en la misma estación, verano (Enero 2015), en dos sitios de matorral: FS y FN, matorral alto e intermedio respectivamente.

Muestreo Y Procesamiento De La Muestra

La caracterización y análisis de la comunidad fúngica (ítem 1, 2 y 3) se hicieron en dos de los sitios descritos en el Capítulo 1 (*Descripción General Del Área De Matorral Y Sitios De Estudio*). Estos sitios representan los ambientes de matorral mixto correspondientes a los sitios del FS y FN; considerando las variaciones intraanuales en FS, otoño y primavera, y las variaciones espaciales entre estos dos sitios. Como se dijo en el Capítulo 1 (*Diseño Experimental Del Manejo Forestal*), ambos sitios de muestreo fueron sometidos a un manejo forestal experimental con dos variables de manejo: raleo con cuatro niveles, correspondientes a las intensidades de remoción de la cobertura

vegetal (30, 50, 70 % y control sin raleo); e implantación de especies nativas de valor forestal con dos niveles (implantadas vs no implantado; Tabla 1.3).

En cada muestreo se tomó una muestra conformada por 25 submuestras en cada parcela, según el diseño detallado en el Capítulo 2 (*Muestreo Y Procesamiento De La Muestra*). Una vez tomada las muestras se guardaron a 4 °C hasta su procesamiento antes de las 48 hs. En condiciones asépticas, cada muestra se tamizó en una malla de dos mm de diámetro y de cada una se separaron dos fracciones: una para realizar las extracciones de ADN y otra para realizar los análisis químicos del suelo. La primera fracción de suelo, de 10 gramos, se secó a temperatura ambiente por 24 hs, en condiciones asépticas, y luego se conservó en ultrafreezer a -80 °C hasta su procesamiento.

Análisis Metagenómico Del Amplicon ITS

Extracción de ADN y amplificación por PCR: de cada muestra de suelo (una por parcela por estación/sitio), se extrajo el ADN genómico utilizando el kit de extracción ADN PowerSoil (MoBio Laboratories, EE.UU.) siguiendo las instrucciones del fabricante. La concentración de ADN se cuantificó con el kit QuantiT™ PicoGreen® dsDNA (Invitrogen, EE.UU.). El ADN genómico se utilizó como plantilla para la amplificación por PCR con los cebadores ITS1F (5'- CTTGGTCATTTAGAGGAACTAA-3'; Gardes y Bruns, 1996) e ITS4 (5'- TCCTCCGCTTATTGATATGC-3'; White *et al.*, 1990), con una extensión TAG. Cada mix de PCR (Inbio Highway, Argentina) se realizó con: 15.8 µl ddH₂O, 0.2 µl Taq polimerasa, 2.5 µl 10x buffer de reacción, 2 µl MgCl₂ (25 mM), 0.5 µl dNTP (2 mM), 0.5 µl de cada cebador (10 µM), 1 µl BSA (20 mg ml⁻¹; Sigma, USA) y 2 µl de ADN genómico. El programa utilizado para la amplificación de las muestras fue: un ciclo de desnaturalización de 95 °C por 5 min, 35 ciclos de 95 °C por 30 s, 55 °C por 30 s y 72°C por 60 s, y una extensión final a 72 °C por 10 min.

Se realizó una segunda amplificación de los productos de PCR para incluir adaptadores de secuenciación y los códigos de barras para identificar cada una de las muestras (Manual FLX+Roche, Instituto de Agrobiotecnología Rosario, INDEAR, Argentina). Luego de esta segunda amplificación, los amplicones se purificaron con Agencourt AMPure XP y se preparó la biblioteca Amplicon - GS FLX Titanium Series

(Roche, EE.UU.) siguiendo las instrucciones del fabricante. Los amplicones purificados se cuantificaron utilizando el kit de ensayo de dsDNA Quant-iT™ PicoGreen® (Invitrogen, EE.UU.). Se preparó un conjunto con todas las bibliotecas equimolares, de acuerdo con la concentración correspondiente (ng ul^{-1}). Esta biblioteca se llevó a concentración de trabajo (1e^7 moléculas ul^{-1}). La secuenciación se realizó con la plataforma de secuenciación FLX + Roche (INDEAR 2015).

Calidad de secuencias y análisis bioinformático: las secuencias se filtraron utilizando la plataforma Qiime v1.3.0 (Caporaso *et al.*, 2010). Los criterios de filtración se basaron en parámetros normales para estos análisis, se eliminaron las secuencias: resultantes de quimeras¹, con calidad promedio menor a 25Q, con más de 6 bases ambiguas y de homopolímeros². Luego de este proceso se eliminaron los códigos de barras y los cebadores y se alinearon las secuencias con el método MUSCLE v38 (Edgar, 2004). La asignación de OTUs (Unidades Taxonómicas Operativas) se realizó con los parámetros Uclust v1.2.22 a una similitud del 97 % (Caporaso *et al.*, 2010). Los OTUs formados por una única secuencia se descartaron del conjunto de datos, según Tedersoo *et al.* (2010b).

Análisis De La Comunidad Fúngica Del Suelo

Para analizar la comunidad fúngica del suelo se utilizaron los valores de OTUs, y se calcularon los siguientes parámetros e índices ecológicos: curvas de rarefacción, abundancia, riqueza observada y estimada, diversidad y similitud. Para la descripción general de la comunidad fúngica del matorral (ítem 1) se realizaron curvas de rarefacción de la totalidad de comunidad fúngica del suelo (sitio + estación; $n = 24$) y para cada tratamiento: FSO, FSV y FNV ($n = 8$).

Para caracterizar la comunidad fúngica del matorral (ítem 2) y evaluar los efectos del manejo forestal y del ambiente en las aproximaciones intraanual (ítem 3.i) y espacial (ítem 3.ii) se utilizaron los siguientes parámetros:

Riqueza observada: cantidad de OTUs presente en cada muestra.

Abundancia: cantidad de secuencias de cada OTU.

¹ Secuencias quiméricas: secuencias artificiales, contienen secuencias procedentes de dos orígenes distintos (Haas *et al.*, 2011).

² Homopolímero: secuencias que tienen repeticiones de nucleótidos (Peck y Wang, 1981).

Riqueza estimada: se calculó con el índice Chao1, este índice le da más peso a las especies de baja abundancia (Chao, 1984; Chao *et al.*, 2005):

$$Chao1 = S_i + \frac{F_1^2}{2 * F_2}$$

Donde S_i es el número de especies en la muestra, F_1 es el número de singletons (es decir, el número de especies con una sola aparición en la muestra) y F_2 es el número de doubletons (el número de especies con exactamente dos ocurrencias en la muestra).

Diversidad: para evaluar la diversidad se calcularon dos índices, el índice de diversidad de Shannon (H) y el índice de Simpson (D). El índice H tiene en cuenta la incertidumbre de la identidad al seleccionar aleatoriamente un individuo en una comunidad; cuanto más OTUs hay en una comunidad y más equitativamente se distribuyan más alto será su valor. El índice D es una medida de equidad de la comunidad, y determina la probabilidad que surge al tomar dos individuos al azar en una comunidad y que estos no pertenezcan a la misma especie.

Índice de diversidad de Shannon (H):

$$H = - \sum_{i=1}^s p_i \cdot \log_2 \cdot p_i$$

Índice de equidad de Simpson (D):

$$D = 1 - \sum_{i=1}^s p_i^2$$

En ambas ecuaciones S es el número de OTUs y p_i es la abundancia relativa de cada OTU en la comunidad i .

Similitud: se calculó el índice de Bray – Curtis, este estimador tienen en cuenta las abundancias relativas de los OTUs (Bray y Curtis, 1957):

$$BC = 1 - \frac{A + B - 2 * J}{A + B}$$

Donde J es el número de OTUs compartidos entre las comunidades a y b; A es el número de OTUs presentes en la comunidad a y B es el número de OTUs presentes en la comunidad b.

Las curvas de rarefacción y los índices se calcularon en el programa R 3.3.1 (R Core Team, 2019) con los paquetes *vegan* 2.5-6 (Oksanen *et al.*, 2019) y *fossil* 0.3.0 (Vavrek, 2012).

Clasificación Taxonómica De La Comunidad Fúngica Del Suelo

Para caracterizar taxonómicamente la comunidad fúngica del matorral (ítem 2) y evaluar los efectos del manejo forestal y del ambiente en las aproximaciones intraanual (ítem 3.i) y espacial (ítem 3.ii) se realizó la asignación taxonómica a cada OTU en diferentes niveles: phylum, clases, órdenes, géneros y especies; en caso de no ser posible realizar la clasificación a un determinado nivel taxonómico esos OTUs se incluyeron en el grupo “no clasificados”. Para este estudio se utilizaron los parámetros RAPD (Wang *et al.*, 2007) y la base de datos UNITE / QIIME 12_11 ITS. En cada parcela, el número de secuencias por taxón se estandarizó por rarefacción usando la función *rarefy* del paquete *vegan* 2.5-6 (Oksanen *et al.*, 2019).

Funciones Ecológica De La Comunidad Fúngica Del Suelo

Para caracterizar funcionalmente la comunidad fúngica del matorral (ítem 2) y evaluar los efectos del manejo forestal y del ambiente en las aproximaciones intraanual (ítem 3.i) y espacial (ítem 3.ii) se realizó la asignación a nivel de gremio a los OTUs, previamente asignados a nivel de género y especie, utilizando la base de datos FUNGuild (Nguyen *et al.*, 2016). De todas las asignaciones, sólo se consideraron las que arrojaron una confianza de asignación “muy probable” y “probable”; las asignaciones “posibles” se descartaron del análisis como lo recomiendan los autores (Nguyen *et al.*, 2016). En cada parcela, el número de secuencias asignado al gremio se estandarizó por rarefacción. Los hongos micorrízicos arbusculares se desestimaron del análisis ya que los cebadores empleados en este trabajo no representaron bien al phylum Glomeromycota (Schoch *et al.*, 2012; Stockinger *et al.*, 2010) y su representación es poco confiable.

Características Físicoquímicas Del Suelo

Con la segunda fracción de cada muestra de suelo se determinaron las características físicoquímicas del mismo: HG, pH, CE, porcentajes de C y N total, porcentaje de Ca y cantidad de P disponible. El tratamiento de las muestras y los análisis químicos se realizaron según la metodología detallada en el Capítulo 2 (*Características Físicoquímicas Del Suelo*).

Análisis Estadístico

Para evaluar el **efecto del manejo en la comunidad fúngica (ítem 3)** se estimaron diferentes modelos lineales generales para evaluar la diversidad (riqueza de OTUs e índices de diversidad) en relación a las variables de manejo forestal (raleo e implantación) en las aproximaciones intraanual y espacial. Para analizar el **efecto del ambiente en la comunidad fúngica (ítem 3)** se realizaron análisis multivariados utilizando las clasificaciones taxonómicas y funcionales y las variables ambientales: química de suelo, variación intraanual y espacial, según corresponda, y manejo forestal.

Todos los modelos lineales generales planteados para evaluar el **efecto del manejo en la comunidad fúngica (ítem 3)** incluyeron al raleo como variable cuantitativa continua, que a su vez fue modelada con una función polinomial de segundo orden (raleo²), y el factor implantación como una variable categórica con dos niveles (parcelas implantada -I- y no implantada -NI-). En la aproximación intraanual (ítem 3.i), el efecto del manejo forestal sobre la diversidad de la comunidad fúngica se evaluó estimando modelos generales de efectos mixtos (fijos y aleatorios). Los efectos fijos incluyeron las variables de manejo forestal, la estación y sus interacciones bidireccionales. La estructura de datos jerárquica se estableció al incluir a las parcelas como un efecto aleatorio (dos medidas en cada parcela). En tanto que, en la aproximación espacial (ítem 3.ii), el efecto del manejo forestal sobre la diversidad de la comunidad fúngica se evaluó estimando modelos lineales generales de efectos fijos. Los efectos fijos incluyeron las variables de manejo forestal y sus interacciones bidireccionales, y el sitio como bloques. En todos los modelos se asumió la distribución normal y homogeneidad de varianzas, estos supuestos se evaluaron con gráficos de residuales y predichos, gráficos Q-Q y pruebas de Shapiro-Wilk. Para seleccionar el modelo que mejor describió el comportamiento de los datos se utilizó el criterio de información de Akaike corregido (AICc). Los valores de AICc y la estimación de los parámetros para los modelos finales se obtuvieron de las estimaciones de máxima verosimilitud (Zuur *et al.*, 2009).

El **efecto del ambiente en la comunidad fúngica** (a nivel de parcela) se evaluó en la aproximación intraanual (3.i) y espacial (3.ii) con análisis multivariados: escalamiento multidimensional no métrico (NMDS), con el parámetro de disimilitud de Bray-Curtis y 999 permutaciones libres. Las comunidades fúngicas se consideraron a

diferentes niveles taxonómicos: abundancia de phyla, clases, y órdenes; y a nivel funcional con los gremios. En todos los casos se ajustaron las variables ambientales: química de suelo, variación intraanual y espacial, según corresponda, y manejo forestal (raleo e implantación) utilizando las funciones *envfit* y *RDA basada en la distancia*. Se representaron gráficamente las variables que tuvieron un efecto significativo en el ordenamiento de las comunidades en *envfit*.

Para evaluar las características químicas del suelo (HG, pH, CE, C, N, C/N, P y Ca) en relación a los efectos del manejo forestal se estimaron diferentes modelos lineales generales que incluyeron las variables: raleo como variable cuantitativa continua, e implantación como variable categórica con dos niveles (parcelas implantada y no implantada). En la aproximación intraanual se evaluó estimando modelos generales de efectos mixtos; los efectos fijos incluyeron las variables de manejo forestal y su interacción bidireccional y la estación. La estructura de datos jerárquica se estableció al incluir a las parcelas como un efecto aleatorio (dos medidas en cada parcela). En tanto que, en la aproximación espacial se evaluó estimando modelos generales. Los efectos fijos incluyeron las variables de manejo forestal y sus interacciones bidireccionales, y el sitio como bloques. En todos los modelos se realizó un análisis de la varianza (ANOVA) y se asumió la distribución normal y homogeneidad de varianzas. Los supuestos se evaluaron con gráficos de residuales y predichos, gráficos Q-Q y pruebas de Shapiro-Wilk.

Todos los análisis estadísticos se realizaron en R 3.3.1 (R Core Team, 2019) con los paquetes *vegan* 2.5-6 (Oksanen *et al.*, 2019), *nlme* 3.1-140 (Pinheiro *et al.*, 2019) y *MuMIn* 1.43.6 (Bartón, 2019).

Resultados

Descripción General De La Comunidad Fúngica Del Matorral (Ítem 1)

Considerando la totalidad de los datos (FSO, FSV y FNV; n=24) se generaron un total de 119235 secuencias, que después del proceso de filtrado y eliminación, resultaron en 80037 secuencias. Las secuencias se agruparon en 2229 OTUs. El promedio por muestra fue de 3335 (\pm 450) secuencias y 484 (\pm 43) OTUs. Las curvas de rarefacción de OTUs para el conjunto de datos alcanzan la asíntota, poniendo en valor los datos del

muestreo y el análisis para calcular la composición de la comunidad. Respecto de las curvas en las distintas estaciones y sitios (FSO, FSV y FNV) se observa que las riquezas estimadas entre estaciones en un mismo sitio (FSV y FSO) son más similares entre sí (superposición de las curvas), y que la riqueza estimada del sitio FNV es mayor a los valores del sitio FS (FSV y FSO; Figura 3.1).

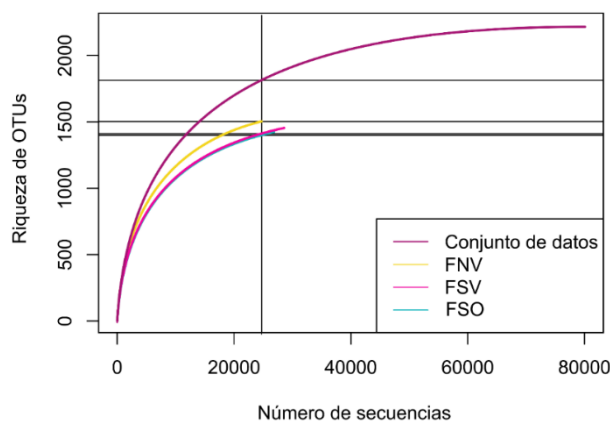


Figura 3.1. Curvas de rarefacción de OTUs de la comunidad fúngica del suelo del matorral nativo de la región Andino Patagónica. **FNV**= Foyel Norte verano; **FSV**= Foyel Sur verano; **FSO**= Foyel Sur otoño.

Caracterización De La Comunidad Fúngica Del Matorral, Sin Manejo Forestal (Ítem 2)

El número de secuencias promedio para las tres parcelas (FSO, FSV y FNV sin manejo, n=3) fue de 3566 secuencias y el total de las tres parcelas fue de 10699. En estas mismas parcelas se obtuvo un total de 1396 OTUs, la riqueza observada promedio fue de 465 OTUs, y la riqueza estimada (Chao1) fue mayor en todos los casos, con un valor promedio de 626 OTUs. El índice de diversidad de Shannon y equidad de Simpson fueron altos ($H = 4.5$ y $D = 0.98$).

Del total de secuencias obtenidas el 5 % no pudo asignarse a ningún nivel taxonómico (Figura 3.2). El mayor número de secuencias se asignó a los phyla Basidiomycota y Ascomycota, que representaron el 47 y 43 % de secuencias asignadas, respectivamente. Seguido por Zygomycota (4 %), Glomeromycota y Chytridiomycota (< 1 % en ambos phyla). En términos de clases, el mayor número de secuencias se asignó como Agaricomycetes (Basidiomycota) con un 48 % de asignaciones, seguido de Leotiomycetes (Ascomycota) con el 21 % de asignaciones (Figura 3.2). Los órdenes con mayor representación de secuencias fueron Agaricales (Agaricomycetes) y Helotiales (Leotiomycetes) con el 28 y 14 % de secuencias asignadas, respectivamente (Figura 3.2).

Del total de secuencias el 45 % se asignaron a algún género y 32 % a alguna especie. Los gremios dominantes en los suelos de los matorrales, e identificados a partir de estas asignaciones (género y especie), fueron: saprótrofos (65 %), otros simbioses (13 %), y hongos ectomicorrícicos (11 %; Figura 3.2).

Del total de géneros clasificados (122) en la Tabla 3.1 se citan los géneros abundantes (más de 20 secuencias en al menos un sitio). Entre ellos se encontraron *Hygrocybe* (1340 secuencias), *Mortierella* (328), *Clitopilus* (301), *Ilyonectria* (289) y *Cryptococcus* (219). Las especies fueron *Hygrocybe conica* (1164), *Clitopilus hobsonii* (301), *Mortierella verticulata* (203), *Ilyonectria rufa* (178) y *Cryptococcus terrus* (176) y *Lecythophora mutabilis* (153; Tabla 3.1). La mayoría de los géneros abundantes fueron encontrados en las dos estaciones y en los dos sitios, 15/23 géneros presentados en la Tabla 3.1. Mientras que *Clavulinopsis* y *Clitopilus* estuvieron presentes sólo en el sitio FS en ambas estaciones; *Capronia*, *Penicillium* y *Trichosporon* estuvieron en ambos sitios (FSO y FNV) pero no se encontraron en FSV; y *Pyronema* y *Leucoagaricus* se encontraron en un sitio y en una estación (FNV y FSV, respectivamente).

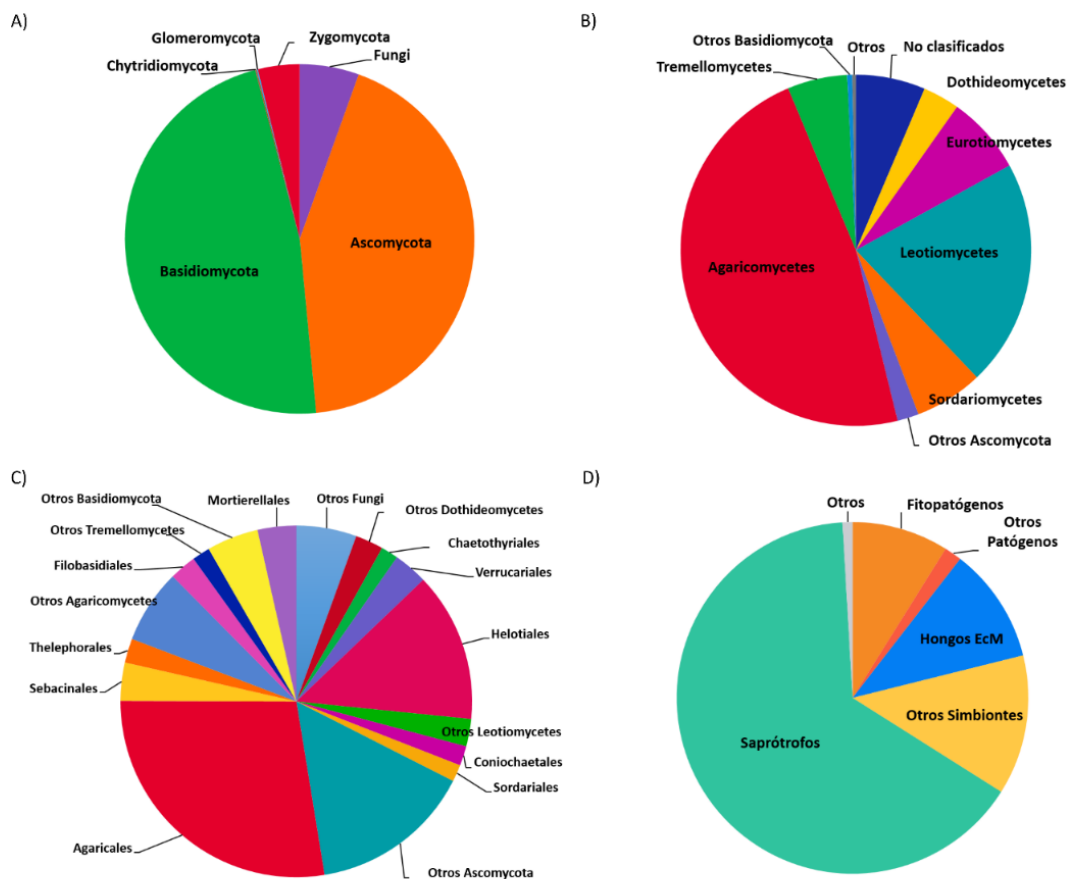


Figura 3.2. Asignaciones taxonómicas y funcionales de la comunidad fúngica del suelo de los matorrales de la región Andino Patagónica. A) phyla; B) clases; C) órdenes; y D) gremios en las parcelas controles. **Otros** incluyen las clases, órdenes y gremios con abundancia inferior al 1%. En B) **Otros**: Chytridiomycetes, Monoblefaridomycetes y Glomeromycetes; **Otros Ascomycota**: Archaeorhizomycetes, Lecanoromycetes, Orbiliomycetes, Pezizomycetes, Saccharomycetes; **Otros Basidiomycota**: Agaricostilbomycetes, Dacrymycetes, Entorrhizomycetes, Microbotryomycetes. En C) **Otros Leotiomyces**: Erysiphales, Leotiales, Thelebolales; **Otros Dothideomycetes**: Capnodiales, Dothideales; **Otros Ascomycota**: Lecanoromycetes, Pezizomycetes, Onygenales (Eurotiomycetes), Chaetosphaeriales (Sordariomycetes), Diaporthales (Sordariomycetes), Phyllachorales (Sordariomycetes), Trichosphaeriales (Sordariomycetes), Xylariales (Sordariomycetes). **Otros Agaricomycetes**: Atheliales, Auriculariales, Boletales, Cantharellales, Corticiales, Gomphales, Hysterangiales, Russulales; **Otros Tremellomycetes**: Cystofilobasidiales, Tremellales; **Otros Basidiomycota**: Microbotryomycetes, Agaricostilbomycetes, Dacrymycetes, Entorrhizomycetes, Malasseziales, Microbotryomycetes. **Otros Fungi**: Chytridiomycetes, Monoblepharidomycetes, Glomeromycetes, Zygomycota. En D) **Otros**: endosimbiontes de animales, otros saprótrofos, endófitos, y líquenes; **Otros Patógenos**: patógenos de animales, parásitos fúngicos; **Otros Simbiontes**: micorrizas arbusculares, micorrizas ericoides.

Tabla 3.1. Caracterización taxonómica de la comunidad fúngica del suelo del matorral nativo de la región Andino Patagónica. **FNV**= Foyel Norte verano; **FSV**= Foyel Sur verano; **FSO**= Foyel Sur otoño, **total**= la suma de las tres parcelas controles; **otros**: géneros y especies con abundancias menor a 20 secuencias en el phylum respectivo.

Phylum	Genero	Especie	Abundancia de secuencias				
			FSV	FSO	FNV	Total	
Ascomycota	Cadophora		9	31	15	55	
	Capronia			4	51	55	
	Geoglossum		23	11	15	49	
	Ilyonectria			111		111	
		<i>Ilyonectria rufa</i>	63	114	1	178	
		<i>Lecythophora mutabilis</i>	65	66	22	153	
		Leptodontidium	24	39	27	90	
		<i>Penicillium montanense</i>		29	70	99	
		Pyronema			19	19	
		<i>Trichocladium opacum</i>	38	45	9	92	
	Otros Ascomycota		82	257	148	487	
Basidiomycota	Clavulinopsis	<i>Clavulinopsis luteoalba</i>	2	37		39	
	Clitopilus	<i>Clitopilus hobsonii</i>	294	7		301	
	Cortinarius		59	6	15	80	
	Cryptococcus		13	20	10	43	
		<i>Cryptococcus terreus</i>	61	79	36	176	
	Descomyces		26	15	5	46	
	Hygrocybe		32	22	122	176	
		<i>Hygrocybe conica</i>	327	209	628	1164	
			29	5	47	81	
		<i>Inocybe luteobulbosa</i>	36		7	43	
		<i>var luteobulbosa</i>					
		Leucoagaricus		35		35	
		Mycena		4	1	65	70
		<i>Oliveonia pauxilla</i>	21	15	4	40	
	Rhizoctonia		29	1		30	
	<i>Rickenella mellea</i>	46	28	36	110		
	Trichosporon			51	4	55	
	Otros Basidiomycota		46	101	59	206	
Chytridiomycota	Otros Chytridiomycota			1		1	
Glomeromycota	Otros Glomeromycota		2	1	8	11	
Zygomycota			26	55	7	88	
		<i>Mortierella alpina</i>	12	21	4	37	
		<i>Mortierella verticillata</i>	73	88	42	203	
	Otros Zygomycota		0	7	1	8	

Efecto Del Ambiente Y Del Manejo Forestal En La Comunidad Fúngica En La Aproximación Intraanual (Ítem 3.i)

Diversidad Y Aproximación Intraanual

Considerando la influencia de las variación intraanuales (FSV vs FSO, n=16), se encontraron un total de 1848 OTUs, de los cuales más del 50 % se compartieron entre las dos estaciones (Tabla 3.2).

El modelo con mejor ajuste para los valores de riqueza de OTUs observados y estimados (Chao1) fue el que presentó efecto de los factores de manejo forestal y la interacción entre ellos (implantación: raleo: raleo²), sin embargo no tuvo efecto el factor estación (modelo N° 1 en Tabla suplementaria 3.1 A y B). En las parcelas implantadas, la riqueza observada y estimada fueron similares entre el control y el raleo de baja intensidad, aumentando en raleo intermedios y altos, estas diferencias fueron más marcadas en la riqueza observada que en la estimada. En las parcelas no implantadas la riqueza observada y estimada tuvieron valores máximos en raleos de baja intensidad (Figura 3.3). El análisis de modelos para los índices de diversidad de Shannon y de equidad de Simpson no mostraron efecto de la estación ni del manejo forestal (raleo e implantación; Figura 3.3 y Tabla suplementaria 3.1 C y D).

Tabla 3.2. *Parámetros de la comunidad fúngica del suelo del matorral nativo en la región Andino Patagónica en la aproximación intraanual. Abundancia= como número de secuencias; riqueza observada= como número de OTUs; riqueza estimada= como número de OTUs estimados por Chao1; FSO= Foyel Sur otoño, FSV= Foyel Sur verano. Se presentan las medias y los desvíos estándar.*

	FSO (n=8)	FSV (n=8)
Abundancia de secuencias	3350 ± 453	3568 ± 219
Riqueza observada (OTUs)	475 ± 40	495 ± 47
Riqueza estimada (Chao1)	661 ± 57	658 ± 67
Diversidad de Shannon (H)	4.95 ± 0.16	5.01 ± 0.24
Equidad de Simpson (D)	0.98 ± 0.006	0.98 ± 0.007
OTUs compartidos	1047 (57 %)	
Similitud de Bray – Curtis	0.66	

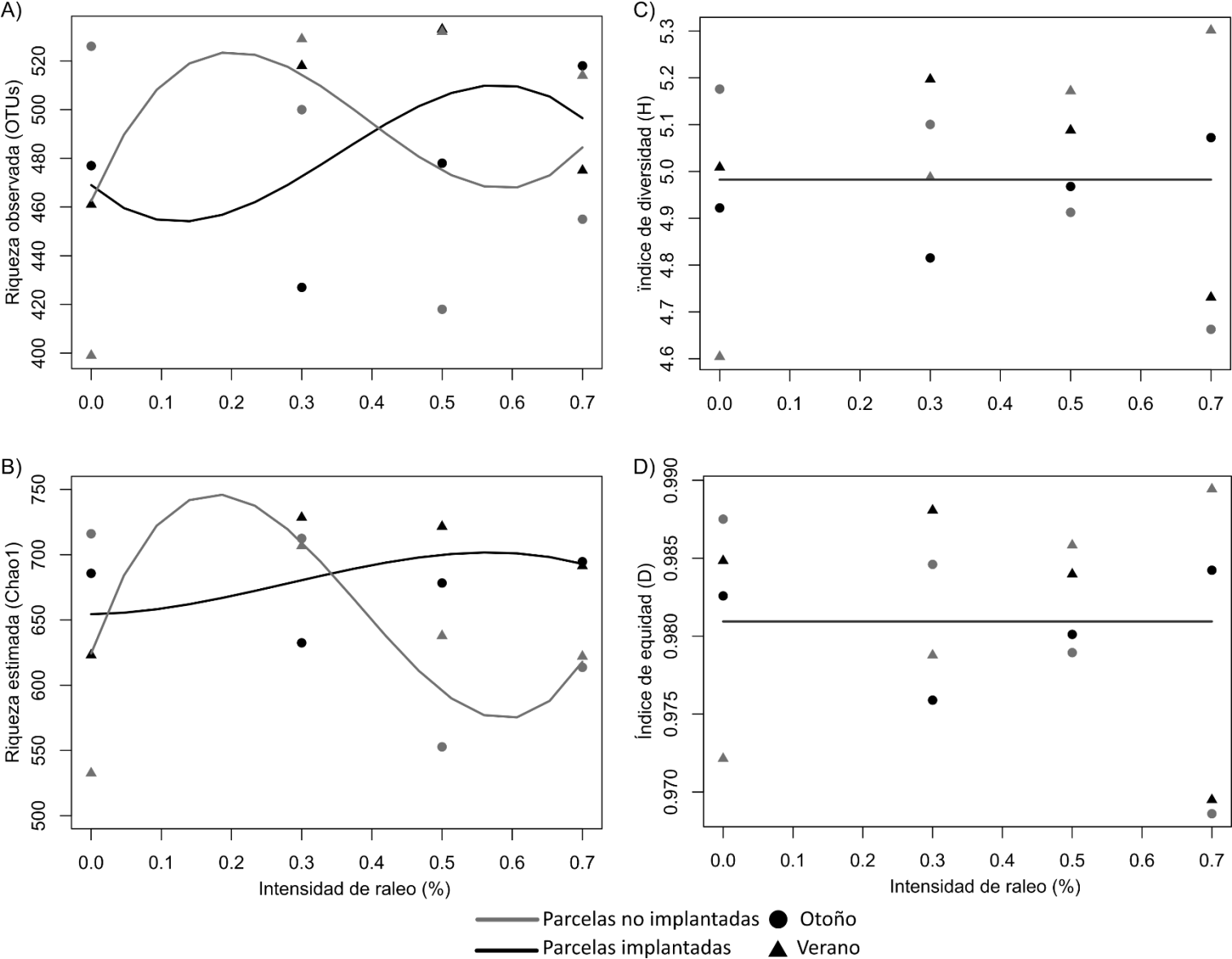


Figura 3.3. Análisis de la comunidad fúngica del suelo del matorral nativo de la región Andino Patagónica en relación al manejo forestal en la aproximación intraanual. A) riqueza observada (OTUs); B) Riqueza estimada (Chao1); C) índice de diversidad; y D) índice de equidad. Las líneas representan las predicciones del modelo con mejor ajuste; para los índices de diversidad de Shannon y de equidad de Simpson se representa el modelo nulo. Negro= modelo y parcelas implantadas; gris= modelo y parcelas no implantadas; círculo= otoño; triángulo= verano.

Clasificación Taxonómica Y Aproximación Intraanual

Teniendo en cuenta los 1848 OTUs obtenidos, los resultados por sitio muestran que el 0.1 % no fueron asignados a nivel de reino y 13 % sólo fueron clasificados taxonómicamente al nivel del reino Fungi. De los OTUs restantes, el 87 % se clasificaron en diferentes niveles, determinando 5 phyla (87 % OTUs y 93 % secuencias), 18 clases (72 % OTUs y 79 % secuencias), 61 órdenes (62 % OTUs y 68 % secuencias), 103 familias (49 % OTUs y 57 % secuencias), 207 géneros (37 % OTUs y 44 % secuencias) y 194 especies (17 % OTUs y 32 % secuencias).

El análisis intraanual en la composición taxonómica de la comunidad fúngica reveló a nivel de phylum una tendencia a la inversión de dominancias entre los Ascomycota y los Basidiomycota, los primeros predominan en otoño, aumentando de 42 en verano a 49 % en otoño, mientras que Basidiomycota mostró un aumento en verano, pasando del 36% en otoño al 45 % en verano. El tercer filo más abundante en ambas estaciones fue Zygomycota (7 y 5 % en otoño y verano respectivamente; Figura 3.4). Las clases más abundantes en ambas estaciones fueron Agaricomycetes (Basidiomycota), seguido de Leotiomycetes, Sordariomycetes (ambos Ascomycota) y Tremellomycetes (Basidiomycota). En el otoño hay un aumento en el número de secuencias de Leotiomycetes, Sordariomycetes y Tremellomycetes. En contraste, los Agaricomycetes evidencian un aumento de secuencias en el verano (Figura 3.4). En cuanto a los órdenes más abundantes, en ambas estaciones predominaron los Agaricales (Agaricomycetes) y Helotiales (Leotiomycetes) con abundancias de secuencia del 12 al 22 % para Agaricales, en otoño y verano respectivamente, y del 13 al 11 % para Helotiales, en otoño y verano respectivamente. En otoño, Mortierellales (Mortierellomycetes) y Filobasidiales (Tremellomycetes) presentaron abundancias de secuencia del 7 y 6 %, respectivamente, que disminuyeron a valores < 5 % en verano (Figura 3.4).

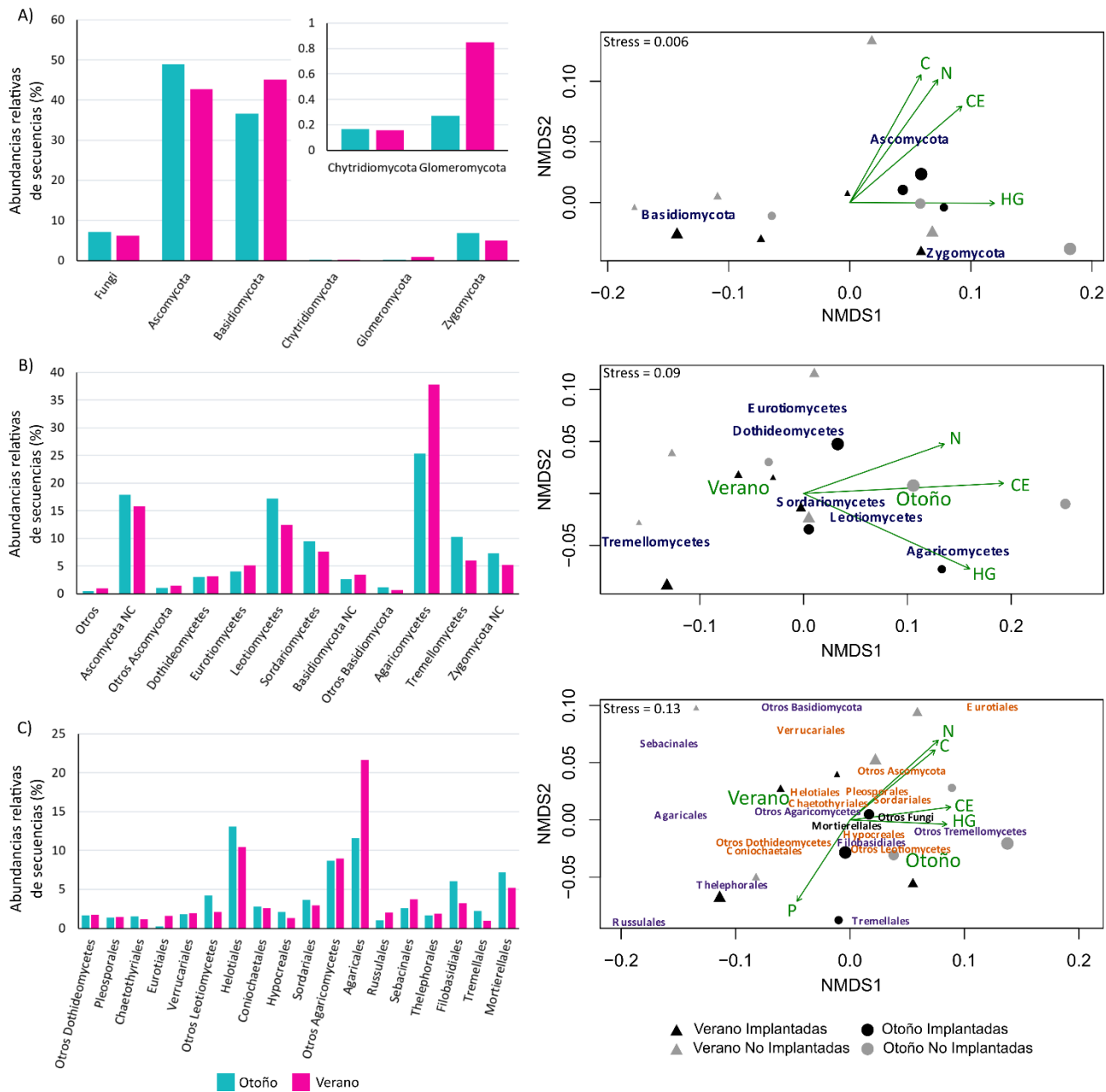


Figura 3.4. Abundancia de secuencias y estructura de la comunidad fúngica del suelo del matorral en la región Andino Patagónica en la aproximación intraanual. A) phyla, B) clases y C) orden. En todos los gráficos **Otros** incluyen las clases y órdenes con abundancia inferior al 1% y/o que no se clasificaron al respectivo nivel taxonómico. **Otros:** Quitridiomycetes, Monoblefaridomycetes y Glomeromycetes. **Otros Ascomycota:** Archaeorhizomycetes, Lecanoromycetes, Orbiliomycetes, Pezizomycetes, Saccharomycetes. **Otros Basidiomycota:** Agaricostilbomycetes, Dacrymycetes, Entorrhizomycetes, Microbotryomycetes. En los gráficos multivariados: **negro**= parcelas implantadas; **gris**= parcelas no implantadas; **círculo**= otoño; y **triángulo**= verano; **C**= carbono; **N**= nitrógeno; **HG**= humedad gravimétrica; **P**= fósforo disponible; **CE**= conductividad eléctrica. El aumento de tamaño de los iconos indican mayores intensidades de raleo (0, 30, 50 y 70 %).

El análisis multivariado (Tabla suplementaria 3.2) a nivel de phylum no se observó correlación entre este nivel taxonómico y la estación, ni con el manejo forestal. Sin embargo, se observó una relación estadística entre los phyla y las propiedades químicas del suelo (Figura 3.4). El aumento de Ascomycota se relaciona con el aumento de C ($p = 0.032$), N ($p = 0.02$) y CE ($p = 0.015$), mientras que el aumento de Zygomycota se asoció con una mayor HG ($p = 0.02$). A nivel de clase, las correlaciones se observaron solo con la estación ($p = 0.004$), la HG ($p = 0.001$), la CE ($p = 0.007$) y el pH ($p = 0.03$); no hubo correlación con el raleo o la implantación (Figura 3.4). En otoño, las parcelas tenían mayor HG, CE y pH, y se correlacionaron con Leotiomycetes, Sordarimycetes y Tremellomycetes. En contraste, las parcelas de verano se asociaron con Dothideomycetes, Eurotiomycetes y Agaricomycetes (Figura 3.4). A nivel de orden se observó correlaciones entre algunas características químicas del suelo, pero no se evidenciaron correlaciones para la estación y las variables de manejo (Figura 3.4). Las características químicas del suelo que mostraron correlaciones fueron: CE ($p = 0.013$), HG ($p = 0.025$), N ($p = 0.002$), C ($p = 0.003$) y P disponible ($p = 0.026$; Figura 3.4). Los resultados obtenidos con *RDA* fueron similares al *envfit* (datos no mostrados).

Gremios Ecológicos Y Aproximación Intraanual

Los géneros y especies estuvieron pobremente representados, en porcentajes de OTUs (menos del 40 %) y secuencias asignadas (menos de 45 %), con respecto a los datos totales. Sin embargo, al analizar los gremios ecológicos de la comunidad fúngica del suelo, la distribución de géneros y especies siguió estos patrones: los géneros más numerosos (con más de 500 secuencias asignadas) en otoño fueron *Ilyonectria* (1694 secuencias), *Mortierella* (1597), *Cryptococcus* (1479), *Hygrocybe* (1321), *Lecythophora* (607) y *Trichocladium* (607), principalmente representados por las especies *Ilyonectria rufa*, *Hygrocybe conica*, *Mortierella verticillata*, *Cryptococcus terreus*, *Lecythophora mutabilis*, *Mortierella spp.*, *Trichocladium opacum* y *Cryptococcus terricola* (Tabla suplementaria 3.3). En verano, los géneros más numerosos fueron *Hygrocybe* (1983 secuencias), *Mortierella* (1237), *Cryptococcus* (830), *Cortinarius* (699), *Ilyonectria* (653), *Clitopilus* (638), *Lecythophora* (593) y *Geoglossum* (527), representados principalmente por las especies *Hygrocybe conica*, *Mortierella verticillata*, *Cortinarius spp.*, *Clitopilus*

hobsonii, *Ilyonectria rufa*, *Lecythophora mutabilis* y *Cryptococcus terreus* (Tabla suplementaria 3.3).

De los 207 géneros, 170 se asignaron a algún gremio ecológico. Los saprótrofos estuvieron altamente representados (49 y 59 % de secuencias asignadas en otoño y verano respectivamente), seguidos por los fitopatógenos (22 - 12 % de secuencias asignadas en otoño y verano respectivamente) y otros simbiosntes (12 - 11 % de secuencias asignadas en otoño y verano respectivamente) y hongos ectomicorrícicos (10 - 13 % de secuencias asignadas en otoño y verano respectivamente; Figura 3.5). La asignación a hongos micorrícico arbusculares representó < 1 % del total de phyla y de la asignación del gremio ecológico en otoño y verano.

El análisis NMDS evidenció que hay correlación entre los gremios ecológicos, las estaciones ($p = 0.016$) y algunas características químicas del suelo. El otoño se relaciona con los valores altos de patógenos de plantas y más altos de la HG ($p = 0.002$), la CE ($p = 0.002$), el C ($p = 0.001$) y el N ($p = 0.001$), mientras que el verano se asoció con saprótrofos, otros simbiosntes y hongos ectomicorrícicos, y valores más bajos de HG, CE, C y N (Figura 3.5 y Tabla suplementaria 3.2). Los resultados obtenidos con RDA fueron similares al *envfit* (datos no mostrados).

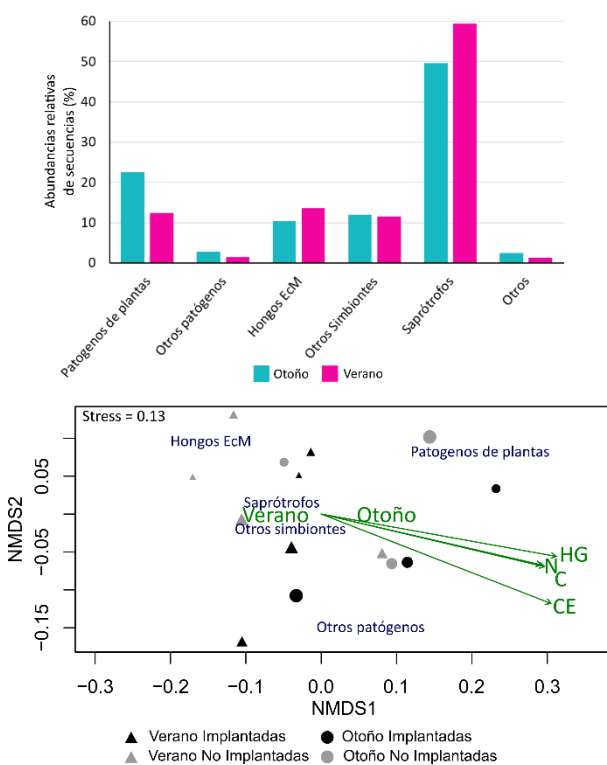


Figura 3.5. Abundancia de secuencias y análisis multivariado de los gremios ecológicos de la comunidad fúngica del suelo del matorral de la región Andino Patagónica en la aproximación intraanual. En ambos gráficos **Otros** incluyen los gremios con abundancia inferior al 1 %. **Otros Patógenos:** patógenos de animales, parásitos fúngicos; **Otros Simbiosntes:** micorrizas arbusculares, micorrizas ericoides. En el gráfico multivariado: **negro**= parcelas implantadas; **gris**= parcelas no implantadas; **círculo**= otoño; y **triángulo**= verano; **C**= carbono; **N**= nitrógeno; **HG**= humedad gravimétrica; **P**= fósforo disponible; **CE**= conductividad eléctrica. El aumento de tamaño de los iconos indican mayores intensidades de raleo (0, 30, 50 y 70 %).

Efecto Del Ambiente Y Del Manejo Forestal En La Comunidad Fúngica En La Aproximación Espacial (Ítem 3.II)

Diversidad Y Aproximación Espacial

En la aproximación espacial (FS vs FN en verano, n=16) se encontró un total de 2019 OTUs, de los cuales el aproximadamente 47 % se compartieron entre ambos sitios estudiados (Tabla 3.3). FS presentó una abundancia de secuencias (3568) y riqueza de OTUs (495) más elevadas que FN (3087 secuencias y 483 OTUs). Sin embargo, la estimación de la riqueza fue más alta para FN (Figura 3.1 y Tabla 3.3).

Para los valores de riqueza de OTUs observados y estimados (Chao1), el modelo que mejor se ajustó a los datos considera los efectos de las variables de manejo forestal (implantación: raleo: raleo²) y las interacciones entre ellas, mientras que el sitio no tiene efecto sobre los valores de riqueza (modelo N° 1 en Tabla suplementaria 3.4 A y B). El efecto del manejo forestal fue similar para ambas riquezas (observada y estimada). En las parcelas implantadas hubo un aumento de la riqueza con el raleo bajo, y una disminución con los raleos altos: mientras que, en las parcelas no implantadas las riquezas aumentaron en el raleo intermedio y disminuyeron con el raleo más intenso (Figura 3.6). Los índices de diversidad de Shannon y de equidad de Simpson fueron altos para ambos sitios, siendo superiores para FS con matorral alto (Tabla 3.3), sin embargo los análisis de modelos para ambos índices no mostraron efecto de los sitios ni del manejo forestal (implantación: raleo: raleo²; Figura 3.6, Tabla suplementaria 3.4 C y D).

Tabla 3.3. Parámetros de la comunidad fúngica del suelo del matorral nativo de la región Andino Patagónica en la aproximación espacial. **Abundancia**= como número de secuencias; **riqueza observada**= como número de OTUs; **riqueza estimada**= como número de OTUs estimados por Chao1. **FS**= Foyel Sur verano, **FN**= Foyel Norte verano. Se presentan las medias y los desvíos estándar.

	FS (n=8)	FN (n=8)
Abundancia de secuencias	3568 ± 219	3087 ± 528
Riqueza observada	495 ± 47	483 ± 46
Riqueza estimada (Chao1)	658 ± 67	664 ± 57
Diversidad de Shannon (H)	5.01 ± 0.24	4.97 ± 0.34
Equidad de Simpson (D)	0.98 ± 0.007	0.97 ± 0.02
OTUs compartidos	957 (47 %)	
Similitud de Bray – Curtis	0.57	

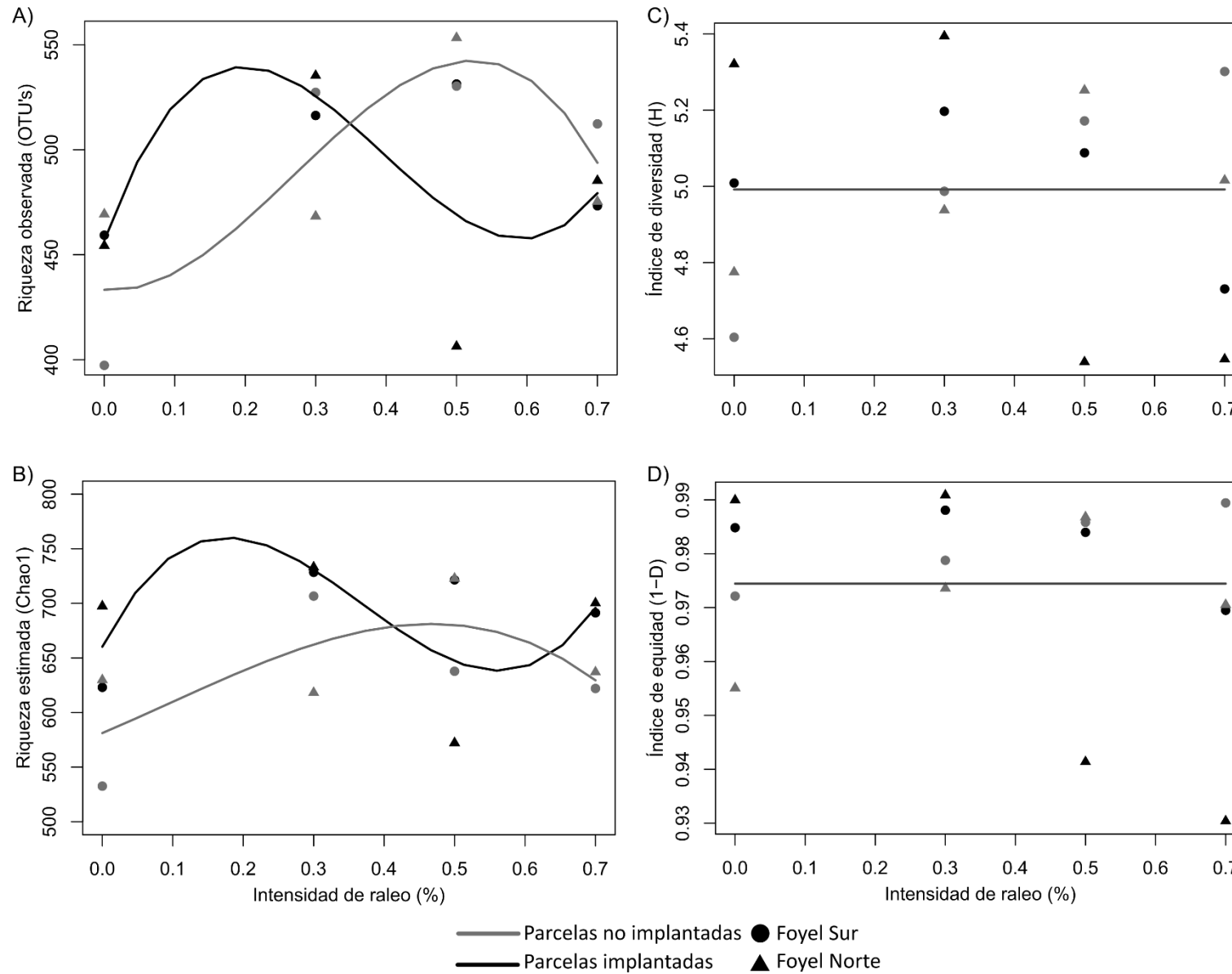


Figura 3.6. Análisis de la comunidad fúngica del matorral nativo de la región Andino Patagónica en relación al manejo forestal en la aproximación espacial. A) riqueza observada (OTUs); B) Riqueza estimada (Chao1); C) índice de diversidad; y D) índice de equidad. Las líneas representan las predicciones del modelo con mejor ajuste; para los índices de diversidad y de equidad se representa el modelo nulo. **Negro**= modelo y parcelas implantadas; **gris**= modelo y parcelas no implantadas; **círculo**= Foyel Sur (FS); **triángulo**= Foyel Norte (FN).

Clasificación Taxonómica Y Aproximación Espacial

Teniendo en cuenta los 2019 OTUs obtenidos, el 0.2 % no fueron asignados a nivel de reino y el 8 % fueron clasificados taxonómicamente sólo a nivel del reino Fungi. De los restantes, 86 % de los OTUs y el 92 % de las secuencias, se clasificaron en diferentes niveles, determinando 5 phyla, 18 clases (71 % OTUs y 79 % secuencias), 56 órdenes (63 % OTUs y 70 % secuencias), 105 familias (48 % OTUs y 59 % secuencias), 205 géneros (36 % OTUs y 43 % secuencias) y 198 especies (27 % OTUs y 36 % secuencias).

El análisis espacial en la composición taxonómica de la comunidad fúngica reveló que los phylum Basidiomycota predominan sobre los Ascomycota en ambos sitios, el 53 y 45 % de secuencias de Basidiomycota en FN y FS respectivamente y 38 y 43 % de secuencias de Ascomycota en FN y FS respectivamente. El resto de los phyla no superaron el 5 % de abundancia en ambos sitios (Figura 3.7). Las clases más representativas fueron Agaricomycetes (Basidiomycota) y Leotiomycetes (Ascomycota), en ambos casos hay una mayor abundancia en el sitio de FN con matorral intermedio que en FS con matorral alto. Eurotiomycetes y Sordariomycetes (ambos Ascomycota) son otros de los grupos con cierta representatividad similar en ambos sitios (Figura 3.7). En cuanto a los órdenes, los dos más abundantes fueron Agaricales (Agaricomycetes) con 27 y 22 % de secuencias asignadas, en el matorral intermedio y alto respectivamente, y Helotiales (Leotiomycetes) con 12 y 11 % de secuencias asignadas, en FN y FS respectivamente. El resto de las clases presentaron abundancias menores al 10 % (Figura 3.7).

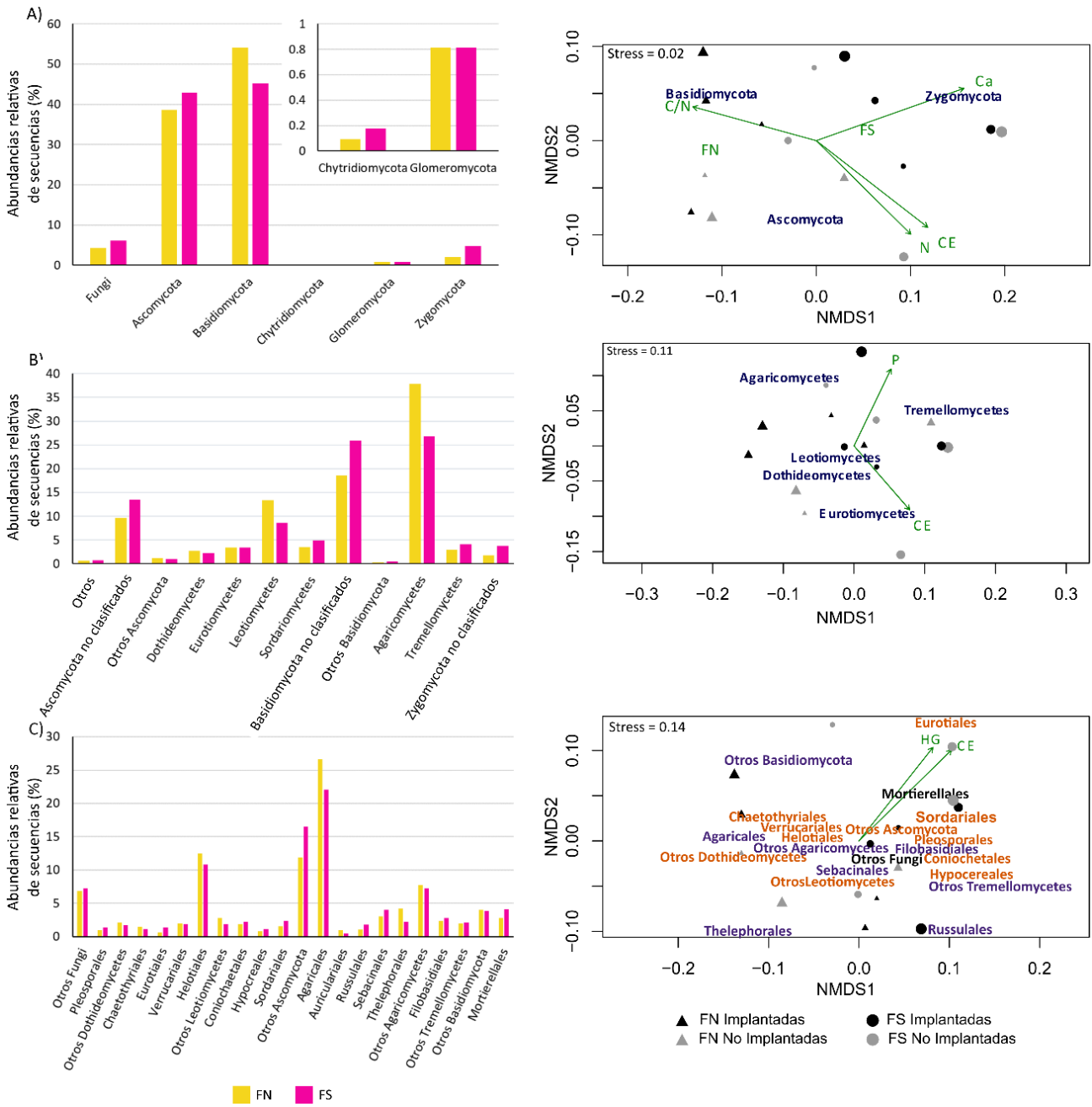


Figura 3.7. Abundancia de secuencias y estructura de la comunidad fúngica del suelo del matorral nativo en la región Andino Patagónica en la aproximación espacial. A) phyla, B) clases y C) órdenes. En todos los gráficos los **No clasificados** incluyen OTUs que no se clasificaron a nivel taxonómico y **Otros** incluyen los grupos taxonómicos con abundancia inferior al 1%. **Otros:** Quitridiomycetes, Monoblefaridomycetes y Glomeromycetes. **Otros Ascomycota:** Archaeorhizomycetes, Lecanoromycetes, Orbiliomycetes, Pezizomycetes, Saccharomycetes. **Otros Basidiomycota:** Agaricostilbomycetes, Dacrymycetes, Entorrhizomycetes, Microbotryomycetes. En los gráficos multivariados: **negro**= parcelas implantadas; **gris**= parcelas no implantadas; **círculo**= Foyel Sur; y **triángulo**= Foyel Norte; **C**= carbono; **N**= nitrógeno; **HG**= humedad; **P**= fósforo disponible; **CE**= conductividad eléctrica. El aumento de tamaño de los iconos indican mayores intensidades de raleo (0, 30, 50 y 70%).

El análisis multivariado (Tabla suplementaria 3.5) a nivel de phylum y en relación a las variables de manejo forestal (raleo e implantación), sitios y características químicas del suelo, no mostró correlaciones entre los phyla y las variables de manejo forestal. Sin embargo se evidencia una correlación entre phyla con los sitios ($p = 0.001$) y algunas características del suelo. FN se asocia a Basidiomycota y un aumento de la relación C/N ($p = 0.026$), mientras que FS se caracteriza por tener mayor contenido de Ca ($p = 0.001$) está correlacionado con la abundancia de Zygomycota. Una mayor abundancia de Ascomycota se acerca a valores más altos de CE ($p = 0.01$) y N ($p = 0.012$) en el suelo (Figura 3.7). El mismo análisis a nivel de clases no mostró efecto de las variables de manejo forestal y los sitios, pero sí con algunas propiedades del suelo. Un aumento de Agaricomycetes y Tremellomycetes (ambos Basidiomycota) se correlacionan con un aumento del P disponible en el suelo ($p = 0.036$), mientras que, las clases Leotiomycetes, Dothideomycetes y Eurotiomycetes (las tres Ascomycota) se correlacionan con el aumento de la CE del suelo ($p = 0.045$; Figura 3.7). Considerando los órdenes, analizados en el nivel de parcela, se observó correlaciones entre algunas características químicas del suelo, pero no se evidenciaron correlaciones para los sitios y las variables de manejo. Las características químicas del suelo que mostraron correlaciones fueron: la HG ($p = 0.028$) y la CE ($p = 0.007$; Figura 3.4). Los resultados obtenidos con *RDA* fueron similares al *envfit* (datos no mostrados).

Gremios Ecológicos Y Aproximación Espacial

Al igual que en el análisis intraanual, cuando consideramos los dos sitios (FS vs FN) los géneros y especies estuvieron pobremente representados en porcentajes de OTUs (menos del 40 %) y secuencias asignadas (menos de 45 %), con respecto a los datos totales.

Considerando esta limitación, la distribución de géneros y especies se utilizó para analizar los gremios ecológicos de la comunidad fúngica del suelo siguió estos patrones. Los géneros más numerosos (con más de 500 secuencias asignadas) en el matorral intermedio fueron *Hygrocybe* (3272 secuencias), *Geoglossum* (575) y *Cryptococcus* (535), representados principalmente por las especies *Hygrocybe conica*, *Rickenella mellea*, *Hygrocybe spp.*, y *Geoglossum spp.* (Tabla suplementaria 3.6). En el matorral

alto, los géneros más numerosos fueron *Hygrocybe* (1586 secuencias), *Mortierella* (996), *Cryptococcus* (671), *Cortinarius* (565), *Ilyonectria* (520), y *Clitopilus* (502), representados principalmente por las especies *Hygrocybe conica*, *Mortierella verticillata*, *Cortinarius spp.*, *Ilyonectria rufa*, *Clitopilus hobsonii*, *Lecythophora mutabilis* y *Cryptococcus terreus* (Tabla suplementaria 3.6).

De los gremios ecológicos, los saprótrofos fueron el gremio ecológico más abundante en ambos sitios (63 y 56 % en FN y FS respectivamente), seguidos por hongos ectomicorrícicos (13 y 18 %), y otros simbioses (11 % en ambos sitios; Figura 3.8). La asignación a los hongos MA representó menos del 1 % del total de phyla y de la asignación del gremio ecológico en ambos sitios; los resultados no se incluyeron en este análisis. El análisis multivariado no mostró correlaciones entre los gremios ecológicos y las variables de manejo forestal (raleo e implantación), los sitios y las propiedades edáficas (Figura 3.8 y Tabla suplementaria 3.5). Los resultados obtenidos con *RDA* fueron similares al *envfit* (datos no mostrados).

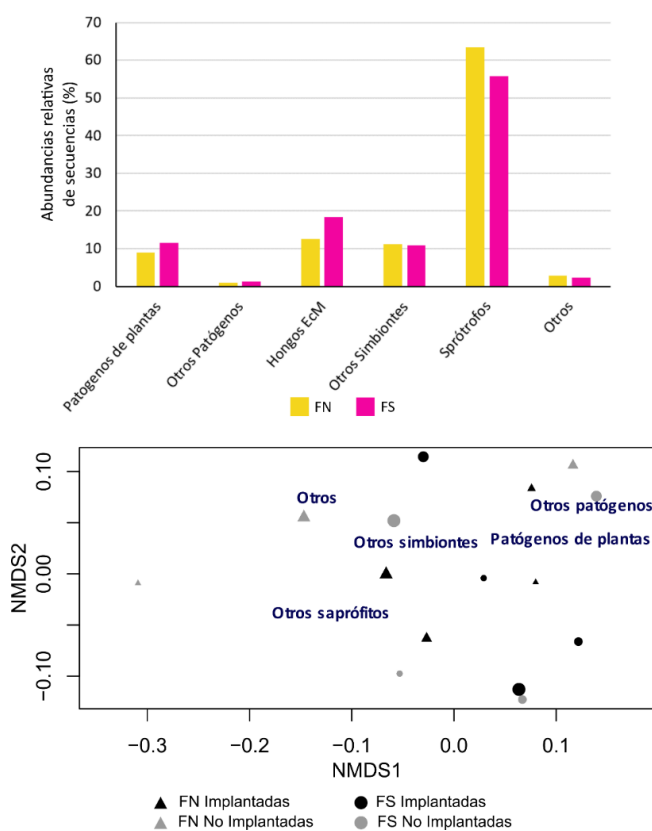


Figura 3.8. Abundancia de secuencias y análisis multivariado de la función ecológica de la comunidad fúngica del suelo del matorral nativo en la región Andino Patagónica en la aproximación espacial. En ambos gráficos **Otros** incluyen los modos tróficos y gremios con abundancia inferior al 1 %. **Otros**= endosimbiontes de animales, endófitos, y líquenes; **Otros Patógenos**= patógenos de animales, parásitos fúngicos; **Otros Simbioses**= micorrizas arbusculares, micorrizas ericoides. En el gráfico multivariado: **negro**= parcelas implantadas; **gris**= parcelas no implantadas; **círculo**= Foyel Sur; y **triángulo**= Foyel Norte; El aumento de tamaño de los iconos indican mayores intensidades de raleo (0, 30, 50 y 70 %).

Características Fisicoquímicas Del Suelo En Los Matorrales Nativos Y El Manejo Forestal

En la aproximación intraanual (i) el suelo de FS fue ligeramente ácido (5.5), con valores promedio de CE de $110 \mu\text{Simen cm}^{-1}$, HG de 25.13 %, N de 0.46 %, C de 7.51 % y relación C/N de 16.5. El P disponible fue $7.02 \mu\text{g g}^{-1}$ de suelo y el porcentaje de Ca fue de 0.31 %. Al comparar los parámetros del suelo entre estaciones, los valores de otoño para la HG, pH, CE y N total fueron más altos que en verano (HG: $p = <0.0001$; pH: $p = 0.0001$; CE: $p = 0.0001$; N: $p = 0.02$; Tabla 3.4). No hubo diferencias entre estaciones en el porcentaje de C total y de Ca, en las relación C/N, y el P disponible (C: $p = 0.06$; Ca: $p = 0.06$; C/N: $p = 0.46$; P: $p = 0.06$; Tabla 3.4). La única variable de suelo que mostró efectos relacionados con el manejo forestal fue el P disponible. Se observó que un aumento en la intensidad del raleo en parcelas implantadas condujo a un aumento en la cantidad de P disponible, mientras que en parcelas no implantadas los valores disminuyeron cuando se intensificó el raleo (Figura 3.9).

En la aproximación espacial (ii) se evidenciaron diferencias entre ambos sitios (FS vs FN) en todas las propiedades del suelo (HG: $p = 0.01$; pH: $p = 0.001$; EC: $p = 0.005$; N: $p = 0.006$; C: $p = 0.04$; C/N: $p = 0.003$; P: $p = 0.0004$; Ca: $p = 0.0002$; Tabla 3.5). El P disponible fue la única característica del suelo que mostró efectos del manejo forestal, y se encontró interacción entre el raleo y la implantación ($p = 0.04$). Se evidenció que en parcelas implantadas al aumentar la intensidad de raleo condujo a un aumento en P disponible del suelo, mientras que en las parcelas no implantadas los valores disminuyen cuando se intensifica el raleo (Figura 3.9).

Tabla 3.4. Características fisicoquímicas del suelo del matorral nativo de la región Andino Patagónica en la aproximación intraanual. **FSO**= Foyel Sur otoño; **FSV**= Foyel Sur verano. Se presentan las medias y los desvíos estándar.

	FSO (n = 8)	FSV (n = 8)	P
pH	5.94 ± 0.33	5.17 ± 0.09	0.0001
CE (μSimen cm⁻¹)	138.22 ± 35.05	89.00 ± 26.13	0.0001
HG (%)	32.71 ± 5.46	19.44 ± 2.89	<0.0001
C (%)	8.20 ± 0.92	7.00 ± 1.22	0.06
N (%)	0.50 ± 0.07	0.43 ± 0.08	0.02
C/N	16.7 ± 1.45	16.35 ± 0.72	0.46
P (μg g⁻¹)	7.87 ± 4.34	6.39 ± 2.98	0.06
Ca (%)	0.33 ± 0.05	0.29 ± 0.04	0.06

Tabla 3.5. Características fisicoquímicas del suelo del matorral nativo de la región Andino Patagónica en la aproximación espacial. **FS**= Foyel Sur; **FN**= Foyel Norte. Se presentan las medias y los desvíos estándar.

	FS (n = 8)	FN (n = 8)	p
pH	5.17 ± 0.09	5.73 ± 0.35	0.001
CE (μSimen cm⁻¹)	89 ± 23.13	53.36 ± 12.25	0.005
HG (%)	19.44 ± 2.89	14.55 ± 2.88	0.01
C (%)	7 ± 1.22	5.5 ± 1.33	0.04
N (%)	0.43 ± 0.08	0.3 ± 0.07	0.006
C/N	16.35 ± 0.72	18.1 ± 1.22	0.003
P (μg g⁻¹)	6.39 ± 2.98	1.33 ± 0.9	0.0004
Ca (%)	0.29 ± 0.04	0.19 ± 0.04	0.0002

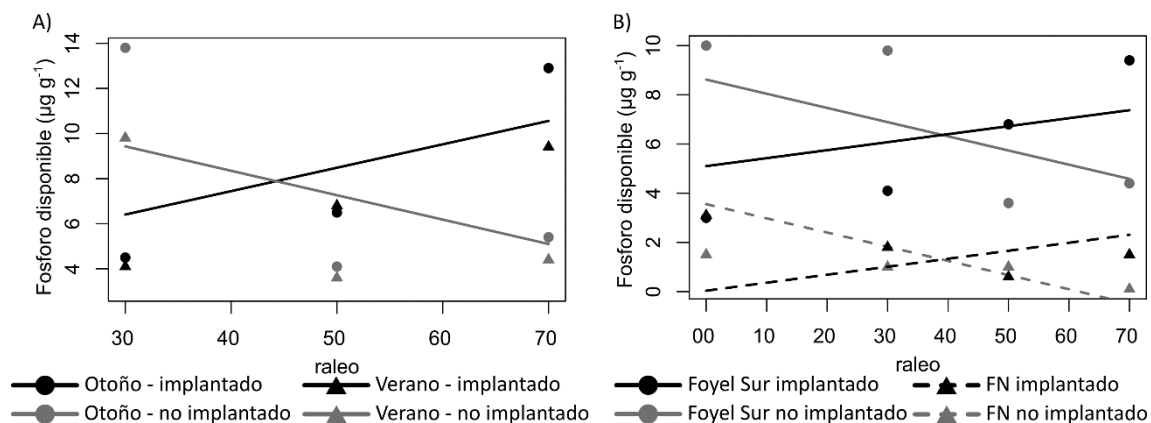


Figura 3.9. Contenido de fósforo disponible del suelo ($\mu\text{g g}^{-1}$) en relación con las estrategias de manejo forestal en matorrales nativos de la región Andino Patagónica. A) aproximación intraanual, y B) aproximación espacial. En ambos gráficos se presenta la predicción del modelo con mejor ajuste en relación a la intensidad del raleo. En ambos gráficos: **negro**= parcelas implantadas; **gris**= parcelas no implantadas. En A): **círculos**= otoño; **triángulos**= verano. En B): **círculos** y **línea continua**= Foyel Sur; **triángulos** y **línea punteada**= Foyel Norte.

Discusión

Descripción Del Suelo Del Matorral

Cuando se analizó el efecto estacional en las características químicas del suelo se revelaron diferencias en la HG, el pH, la CE y el N, relacionada principalmente con el aumento de la lluvia en otoño. Mientras que el C, la relación C/N, el P disponible y el Ca no mostraron cambios estacionales estadísticamente significativos. Estudios previos en suelos forestales de la región informaron diferencias estadísticas en el P disponible entre estaciones (Diehl *et al.*, 2008; Satti *et al.*, 2007), lo que puede constituir otra diferencia entre este bosque mixto y el bosque dominado por otras especies de *Nothofagus*. Mientras que al analizar el efecto del manejo forestal, el P disponible fue el único parámetro del suelo que mostró diferencias significativas en ambas aproximaciones. Varios estudios han demostrado que las características químicas y físicas del suelo se modifican con los cambios en el uso del suelo (Bastida *et al.*, 2019; Dube *et al.*, 2009; Klein *et al.*, 2008; Lauber *et al.*, 2008; McDowell y Stewart, 2006; Redel *et al.*, 2015). Entre ellos, el trabajo de Redel *et al.* (2015), en bosques de *Nothofagus* en el sur de Chile, encontró una disminución en las diferentes fracciones de P, en particular el disponible, con la aplicación del manejo forestal y otros cambios en el uso de la tierra. En este trabajo se observó que la intensificación del raleo condujo a una disminución en

el P disponible en las parcelas no implantadas, mientras que las parcelas implantadas se evidenció un aumento del P con la intensificación del raleo.

Descripción General De La Comunidad Fúngica Del Suelo

La abundancias de secuencias y de OTUs, la riqueza observada y estimada y la diversidad (índice H y D) de la comunidad fúngica en las parcelas control (sin manejo forestal) tienen valores cercanos a cuando se consideran todas las parcelas (incluidos el manejo y las parcelas control; Tabla 3.6).

Tabla 3.6. Resumen de la comunidad fúngica del suelo del matorral nativo de la región Andino Patagónica en los distintos niveles de análisis. **Abundancia**= como número de secuencias; **riqueza observada**= como número de OTUs; **riqueza estimada**= como número de OTUs estimados por Chao1.

	Matorral/manejo (n=3)	Intraanual (FSO – FSV; n= 8)	Espacial (FS – FN; n= 8)
Secuencias promedio	3566	3350 – 3568	3568 - 3087
Total de OTUs	1396	1848	2019
Riqueza estimada	626	661 – 658	658 – 664
Riqueza observada	465	475 – 495	495 – 483
Diversidad (Shannon; H)	4.5	4.95 – 5.01	4.97 – 5.01
Equidad (Simpson; D)	0.98	0.98 – 0.98	0.98 – 0.97
Similitud (BC)	-	0.66	0.57

Los resultados de la riqueza estimada con las curvas de rarefacción, la cantidad de OTUs compartidos y el índice de similitud permiten observar que las comunidades de hongos son más similares entre sí cuando se analiza entre las estaciones contrastantes (verano vs otoño) del mismo sitio, que entre sitios. Entre estaciones del mismo sitio se compartieron más de la mitad de las OTU (57 %) y el índice de similitud de Bray-Curtis fue de 0.66; en tanto que si comparamos entre los dos sitios, los OTUs compartidos fueron menos de la mitad (47 %) y el índice de similitud de Bray-Curtis fue 0.57. Estos resultados son comparables a los citados por Purahong *et al.* (2015) en bosques caducifolios templados (*Fagus sylvatica*) de la región central de Alemania (estudiados durante un año completo, en cada estación) donde encontraron que aproximadamente el 44-55 % de los OTUs fúngicas se compartían en bosques con diferentes tipos e intensidades de raleo. En base a estos resultados es posible suponer que existe una

comunidad fúngica propia del sitio (ambiente) aún si comparamos sitios dentro de un ecosistema similar, como es en este caso el matorral mixto de Foyel en la misma región Andino Patagónica.

La riqueza observada y estimada (Chao1) de hongos del suelo no se ve afectada por cambios estacionales ni espaciales, pero si se encuentra afectada por la implementación de las dos prácticas de manejo forestal conjuntas (raleo e implantación). Nuestros resultados contradicen en parte a Goldmann *et al.* (2015) quienes estudiaron diferentes estrategias de manejo forestal de *Fagus sylvatica*, *Picea abies* y *Pinus sylvestris* en Alemania, descubrieron que, en general, el sitio de estudio y el tipo de manejo forestal no tuvieron ningún efecto sobre la diversidad y riqueza de hongos. Es importante observar que en este estudio el raleo, una acción extractiva que genera disturbios, interacciona con la implantación de especies arbóreas nativas, que podría ser considerada como una actividad de remediación. Por ello el efecto de esta interacción entre los dos tipos de manejo debería ser tomado en cuenta para planificar prácticas de manejo, y evaluar cuál es la mejor opción de acuerdo a los objetivos del planeamiento propuesto. La importancia de mantener o aumentar la riqueza de OTUs de la comunidad fúngica se basa en el mantenimiento de las funciones y los SE que esta comunidad aporta al ecosistema y a la sociedad.

El índice de diversidad de Shannon presentó valores relativamente altos ($H \approx 4.9$), indicando que las comunidades presentan alta diversidad. Otros estudios en bosques de la región, abordados con metodologías dependientes de cultivo y en grupos de hongos particulares, reportaron tendencias en los valores de diversidad diferentes a los de este trabajo. Por ejemplo, Mestre *et al.* (2014) encontraron que la diversidad de levaduras de suelo en el bosque de *N. antarctica* varió entre 1.57 y 2.32 y en bosque de *N. pumilio* varió de 1.05 a 2.24. En el mismo sentido, Fernández *et al.* (2018) obtuvieron valores de diversidad entre 0.84 y 0.98 para la comunidad de hongos en bosques de *N. pumilio* afectados por la caída de ceniza volcánica utilizando patrones de bandas obtenidos por DGGE. Es difícil establecer comparaciones dada las diferentes metodologías aplicadas en cada estudio, y el bajo número de estudios genómicos de hongos en la región del bosque del Noroeste Andino-Patagónico. Pero, *a priori* estos resultados sugieren que los suelos de los matorrales mixtos tienen una alta diversidad de hongos y que es mayor a

la que se ha estimado hasta el momento en otros bosques de *Nothofagus* de la región. Es importante avanzar en esta hipótesis ya que podría ubicar a los matorrales, como reservorio o punto caliente de la diversidad de especies.

Clasificación Taxonómica De La Comunidad Fúngica Del Suelo De Los Matorrales

En general, hemos encontrado un alto número de secuencias (~55 %) no identificadas o que sólo se pudieron asignar a niveles taxonómicos altos (reino, phylum o clase). Este aspecto sugiere la existencia de un alto número de hongos de suelo no descritos hasta el momento, y coincide con otros trabajos realizados en suelos forestales (Buée *et al.*, 2009; Truong *et al.*, 2017a), y suelos de otros bosques de la región Andino Patagónica (Mestre, 2011). También es importante tener en cuenta que en la actualidad se utilizan nuevos métodos de secuenciación masiva (NGS), que podrían producir análisis novedosos o más detallados que los que se explicitan en esta tesis, utilizando plataformas 454 de pirosecuenciación (Roche) (Henrik Nilsson *et al.*, 2011; Lindahl *et al.*, 2013; Oulas *et al.*, 2015).

Los phyla más abundantes fueron Ascomycota y Basidiomycota. Estos hongos predominan también en los suelos forestales de la región Andino Patagónica; en bosques de *N. alpina* en Neuquén predominan los hongos Basidiomycota (Fernández *et al.*, 2020), mientras que en bosques de *N. pumilio* en Tierra del Fuego predominan los Ascomycota (Elíades *et al.*, 2019); y otros bosques forestales del mundo (Jumpponen *et al.*, 2010; Marín *et al.*, 2017; Tedersoo *et al.*, 2014; Voříšková *et al.*, 2014). En la región se citan los mismos registros, con abundancia de levaduras de ambos filos en suelos de bosques de *N. pumilio* y *N. antarctica* (Elíades *et al.*, 2019; Mestre *et al.*, 2014) y de alta montaña (Duo Saito *et al.*, 2018), en frutos de *N. nervosa* (Fernández, 2012) y en ambientes acuáticos (de Garcia *et al.*, 2012; Duo Saito *et al.*, 2018; Libkind Frati, 2006). Muchos de estos grupos de hongos están asociados con funciones relacionadas con el suelo y las plantas, por ejemplo: los saprótrofos intervienen en la agregación y formación del suelo, en los ciclos geoquímicos, y en la degradación de compuestos orgánicos (Augé, 2001; Caravaca *et al.*, 2002; Van Der Heijden *et al.*, 1998); y los simbioses, como las micorrizas en el aporte de nutrientes y agua a las plantas (Moreira y Siqueira, 2006; Peterson *et al.*, 2004; Read, 1999; Smith y Read, 2008).

Con respecto a los Glomeromycota en este trabajo no se ha considerado en los análisis, ya que suponemos que estos datos están subestimando lo que podría ocurrir en el suelo del matorral. Estos hongos son simbioses obligados de plantas y forman asociaciones micorrízicas arbusculares (Schubler *et al.*, 2001) con la mayoría de las plantas presentes en los estratos arbustivo y herbáceo del matorral mixto y del bosque de la región (Fernández *et al.*, 2012; Fontenla *et al.*, 2001, 1998; Godoy y Marín, 2019; Velázquez *et al.*, 2016). La baja representación de secuencias de este grupo (<1 %) se debería al tipo de cebadores utilizados para amplificar el ITS (ITS1F e ITS2) ya que no son eficientes para este phylum (Schoch *et al.*, 2012; Stockinger *et al.*, 2010).

En términos de phylum en las parcelas control (sin manejo) abundan los Basidiomycota y Ascomycota con valores cercanos al 50% (47 y 43% respectivamente), seguido de los Zygomycetes (4%). La abundancia de ambos phyla no presentaron relación con la estacionalidad, pero sí se encontró relación con la espacialidad. Sin embargo, cuando analizamos la dominancia de los dos phyla abundantes, entre Basidiomycota y Ascomycota tiende a depender de factores relacionados con la estacionalidad. Entre las estaciones se observó una tendencia a la inversión: los hongos Ascomycota son más abundantes en otoño, mientras que Basidiomycota lo son en verano. En tanto que, en el verano, los Basidiomycota dominaron ambos sitios de matorral, alto e intermedio; y se relacionan con el aumento de la relación C/N. En relación a estos resultados, los análisis de estructura de la comunidad (NMDS) evidenciaron que los Ascomycota se relacionan con el aumento del N y CE. Los Zygomycota se correlacionan con las parcelas de mayor contenido de HG y Ca. Estudios realizados en ambos hemisferios han encontrado que los Ascomycota son el phylum dominante en sitios fríos como en turberas boreales y suelos aledaños a glaciares en el sur de la Cordillera de los Andes (Duo Saito *et al.*, 2018; Thormann, 2006). En relación a esto, se ha observado que los Ascomycota parecen ser más tolerantes al estrés (Cho *et al.*, 2017; Sterkenburg *et al.*, 2015) pero tienen capacidades de descomposición más bajas que los Basidiomycota (Sterkenburg *et al.*, 2015).

En términos de clases, en general, en los matorrales el mayor número de secuencias se asignó a la clase Agaricomycetes, seguido de Leotiomycetes y Sordariomycetes; en menor abundancia se encontraron Eurotiomycetes y

Dothideomycetes. En bosques de *Nothofagus* en Chile, Marín *et al.* (2017) mencionan que los tipos de hongos más abundantes fueron Agaricomycetes, Dothideomycetes y Sordariomycetes. Mientras que, en el suelo desnudo cercano a glaciares de la región andina, Duo Saito *et al.* (2018) mencionan como taxón más abundante a Leotiomycetes, seguidos por Sordariomycetes, Dothideomycetes y Eurotiomycetes. En su estudio global, Tedersoo *et al.* (2014) encontraron que la clase Leotiomycetes presentó un pico de riqueza hacia los polos, en regiones más frías; en tanto que, Agaricomycetes y Tremellomycetes presentaron picos de riqueza en latitudes medias. Nuestros resultados podrían superponerse parcialmente a este comportamiento global, considerando la latitud y las condiciones climáticas del área.

Con respecto a los análisis de estructura de la comunidad (escalamiento multidimensional), se encontraron asociaciones entre las clases, las estaciones, y algunas características químicas del suelo. En otoño un aumento en el número de secuencias de Leotiomycetes, Sordariomycetes, y Tremellomycetes, está asociado al aumento de HG, CE y pH; mientras que un aumento de la clase Agaricomycetes, Dothideomycetes y Eurotriomycetes se asocian al verano. Estos resultados son coincidentes con los de Marín *et al.* (2017). En la comparación entre sitios, se evidencia una diferenciación entre las clases en ambos sitios de matorrales muestreados, y que están relacionados con los gradientes de CE, Ca, P y la relación C/N del suelo. Tedersoo *et al.* (2014) evidenciaron que las variables climáticas tienen un fuerte efecto sobre la riqueza de hongos, estos efectos se atribuyen a efectos directos del clima como a efectos indirectos por la alteración de las condiciones edáficas.

Los órdenes más abundantes en general, en las distintas condiciones, fueron Agaricales y Helotiales, seguidos de Mortierellales y Filobasidiales. Agaricales, Helotiales y Mortierellales presentaron altos porcentajes de abundancia en otros trabajos (Lim *et al.*, 2010; Sterkenburg *et al.*, 2015; Truong *et al.*, 2019; Zhang *et al.*, 2016), y el orden Agaricales tienen una gran diversidad de hongos en los Bosques patagónicos de *Nothofagus* en comparación con los bosques europeos de *Fagus* (Godoy y Marín, 2019; Marín *et al.*, 2017) Las propiedades químicas del suelo, como la HG, CE, C, N y P disponible, fueron modeladores de la comunidad fúngica a diferentes niveles taxonómicos.

Gremios Ecológicos De La Comunidad Fúngica Del Suelo De Los Matorrales

En general, los géneros con mayor número de secuencias en los matorrales fueron *Hygrocybe*, *Mortierella* y *Cryptococcus*. En ambas estaciones se encontraron también *Ilyonectria* y *Lecythophora* como géneros abundantes; además en otoño se encontraron abundancias altas de *Trichocladium*. También abundan en FS (matorral alto) en verano los géneros *Cortinarius*, *Clitopilus* y *Geoglossum*, mientras que en la misma estación en FN (matorral intermedio) abundó *Geoglossum*. El género *Hygrocybe* fue descrito como saprótrofo-simbiotrofo (Halbwachs *et al.*, 2013; Lodge *et al.*, 2014; Seitzman *et al.*, 2011; Tello *et al.*, 2013). Los géneros *Clitopilus*, *Geoglossum*, *Mortierella* y *Trichocladium* fueron clasificados como saprótrofos (Tedersoo *et al.*, 2014; Truong *et al.*, 2019). Las especies del género *Ilyonectria* se han encontrado en raíces de una gran variedad de plantas, como en especies de *Cyclamen*, *Lilium*, *Pseudotsuga*, *Quercus*, *Vitis* y otras, comportándose como patógeno y siendo responsables de la enfermedad de pudrición de la raíz (Cabral *et al.*, 2012; Chaverri *et al.*, 2011) y también se han citado como endófitos en plantas asintomáticas (White *et al.*, 1962). Se ha encontrado que las levaduras del género *Cryptococcus* se asociaron con ciclos de nutrientes del suelo y con plantas, actuando como promotores del crecimiento de las plantas (Cloete *et al.*, 2009; Mestre *et al.*, 2016). Mientras que los hongos del género *Lecythophora* se asocian a plantas como hongos endófitos septados oscuros (Taylor *et al.*, 2014) y los del género *Cortinarius* forman ectomicorrizas (Fernández *et al.*, 2015; Rinaldi *et al.*, 2008; Tedersoo *et al.*, 2010a).

La mayoría de las secuencias se relacionaron principalmente con los gremios: saprótrofos y simbioses, y en particular hongos ectomicorrícicos. El análisis de escalamiento multidimensional asocia a los gremios con las estaciones y algunas propiedades edáficas. En particular en el otoño se encontraron mayor abundancia de hongos fitopatógenos (y endófitos), relacionado con el aumento de la abundancia de especies del género *Ilyonectria*, esto se correlaciona con el aumento de la HG, la CE, el C y el N. Mientras que los hongos EcM se asocian al verano, reflejando el aumento de la abundancia de especies del género *Cortinarius*, uno de los géneros más abundantes en los bosques de *Nothofagus* (Hewitt *et al.*, 2018; Truong *et al.*, 2019). En trabajos previos, se encontraron correlaciones positivas entre la composición de la comunidad de hongos

EcM y características edáficas, como el pH, la HG y los niveles de nutrientes (Cox *et al.*, 2010; Paul, 2015; Taylor *et al.*, 2000; Tedersoo *et al.*, 2014; Toljander *et al.*, 2006).

El estudio a nivel de gremios en este trabajo es limitado dada la baja representatividad de los niveles taxonómicos de género y especies. Es necesario para obtener resultados más representativos realizar identificaciones adicionales o utilizar nuevas metodologías de identificación. También es necesario considerar, para que las proporciones de los gremios sean concluyentes, a los hongos micorrícicos arbusculares. Particularmente porque todas las parcelas tienen un sotobosque con abundantes y diversas especies de plantas asociadas a MA y con una importante cobertura del suelo. Otro aspecto metodológico a tener en cuenta es el alcance de la plataforma FUNGuild, usada en este trabajo para evaluar los gremios ecológicos. Esta asignación depende de la identificación taxonómica precisa de las secuencias y la determinación de la función ecológica de cada hongo (en sus distintos niveles taxonómicos) que conforman la base de datos utilizada para esta asignación; por ello los autores pretenden que esta base de datos se actualice constantemente y continúe en construcción (Nguyen *et al.*, 2016). En este trabajo y usando esta base de datos muchos OTUs se colocaron en el grupo no asignado o con asignación posible.

Efecto Del Manejo Forestal Sobre Las Comunidades Fúngicas

La mayoría de los parámetros analizados no han mostrado efecto producido por el manejo forestal. Sin embargo, sí se han encontrado cambios relacionados con las propiedades edáficas. Estos resultados son importantes ya que, a un año de instaladas las prácticas de manejo forestal, nos permite observar que: por un lado, las comunidades fúngicas del suelo son capaces de responder de forma dinámica a los cambios producidos por el uso de la tierra, como lo ha mencionado previamente por Richter *et al.* (2018). Además, se debe tener en cuenta que las prácticas de manejo forestal podría tener un efecto indirecto sobre las comunidades fúngicas, modificando las características edáficas, como lo afirmó Lauber *et al.* (2008).

La riqueza de OTUs fue la única variable de la comunidad fúngica que evidenció efecto directo del manejo forestal, presentando patrones de respuesta variables con el tipo de manejo forestal aplicado; estos efectos también fueron encontrados por otros

autores (Elíades *et al.*, 2019; Goldmann *et al.*, 2015; Grilli *et al.*, 2017; Purahong *et al.*, 2015). Mientras que el manejo forestal no modificó la diversidad fúngica, resultado similar obtuvieron Elíades *et al.* (2019) en suelos de bosques de *N. pumilio* con diferentes tipos de manejos forestales y diferentes tiempos de desde las intervenciones. Es por lo que proponemos a la riqueza de OTUs como un posible bioindicador del manejo forestal.

Conclusiones

Los matorrales en estudio se caracterizan por tener mayor abundancia de hongos Agaricales (Basidiomycota, Agaricomycetes) y Helotiales (Ascomycota, Leotiomycetes). Los géneros más numerosos fueron *Hygrocybe*, *Mortierella* y *Cryptococcus*, y las especies: *Hygrocybe conica*, *Clitopilus hobsonii*, *Mortierella verticulata*, *Ilyonectria rufa* y *Cryptococcus terrus*. Siendo la mayoría hongos saprófitos y simbioses, entre los que destacan los hongos ectomicorrícicos. Además, existen gran número de hongos nuevos o no identificados, destacando la importancia de estos entornos y la necesidad de ampliar su estudio por métodos clásicos y moleculares. Estos resultados y la inclusión de los Glomeromycota podrían ampliar la estructura de comunidad fúngica acá analizada.

Cuando se analizaron ambas aproximaciones (intraanual y espacial), los matorrales presentaron algunos cambios en la comunidad fúngica con respecto a las estaciones contrastantes (otoño y verano), a los sitios con un desarrollo ligeramente distinto del matorral (alto e intermedios), y con algunas características del suelo. La composición taxonómica de la comunidad fúngica del suelo es más disímil entre sitios (FS vs FN) que entre estaciones. Mientras que el análisis de estructura de la comunidad muestra cambios a diferentes niveles taxonómicos y gremios ecológicos; siendo la HG, el pH, la CE, el C y el N las características principales del suelo asociadas a la estructura de la comunidad fúngica.

Cuando se consideró el manejo forestal, la única variable de la composición de la comunidad fúngica del suelo que respondió en forma diferencial en este disturbio fue la riqueza de OTUs, tanto observada como estimada por Chao1. En general, en los análisis de diversidad (índices de Simpson y Shannon) y la clasificación taxonómica de la comunidad fúngica no se vieron afectadas por este disturbio antrópico.

Este trabajo se realizó un año después del manejo experimental, las parcelas con distintos manejos presentaron en general comunidades de hongos similares, pero se deben observar algunas tendencias asociadas con la interacción de la estación, el suelo y los dos manejos. La riqueza de hongos podría ser utilizada como un parámetro bioindicador, siendo necesario corroborar esta hipótesis. Futuros estudios en años posteriores, considerando otros aspectos como la vegetación, el uso y las funciones del sistema, nos permitirán evaluar si algunos de estos cambios son bioindicadores tempranos del uso y manejo sostenibles.

Capítulo 4:
Simbiosis Ectomicorrícica En Especies Leñosas Nativas; Su Relación Con El
Ambiente Natural Y De Producción, Y El Manejo Forestal

Introducción

Ectomicorrizas

Las ectomicorrizas (EcM) son una asociación simbiótica entre un hongo y una planta capaz de incrementar la aptitud de uno o ambos organismos involucrados, siendo una relación de suma importancia en la producción vegetal y en procesos biotecnológicos. La simbiosis EcM evolucionó en distintas ocasiones, hace aproximadamente 200 millones de años (Selosse y Le Tacon, 1998; Taylor y Alexander, 2005), y se cree que a partir de una amplia gama de hongos saprófitos (Hibbett *et al.*, 2000). Los hongos que forman esta asociación pertenecen, principalmente, a los Phylum Basidiomycota y Ascomycota (Tedersoo, May y Smith, 2010), e involucra alrededor de 335 géneros de plantas, mayoritariamente arbóreas (Brundrett y Tedersoo, 2018; Steidinger *et al.*, 2019).

La simbiosis EcM se forma en las raíces finas de la planta y la modifica morfológicamente, en la parte externa de la raíz se desarrolla el manto formado por varias capas de hifas fúngicas, mientras que en el interior de la corteza radical se forma la red de Hartig que constituye el área de contacto entre el hongo y la planta y permite la transferencia eficiente de metabolitos (Peterson *et al.*, 2004; Smith y Read, 2008). Estas estructuras tienen un contacto limitado con el sustrato, sin embargo la presencia del micelio extraradical, constituido por hifas emanantes y rizomorfos, incrementan significativamente el volumen de sustrato explorado y explotado por el hongo, y es donde ocurre principalmente la absorción de nutrientes (Read, 1999; Smith y Read, 2008). Las características del manto, la red de Hartig y el micelio extraradical conforman una estructura llamada “ectomorfortipos” y son para caracterizar y clasificar el hongo que forma la EcM (Agerer, 1987).

La simbiosis micorrícica mejora el estado fisiológico de las plantas y su capacidad de acceder a recursos antes no disponibles, aumentando su vigor y capacidad reproductiva. Esto se debe a que el hongo incrementa el transporte de agua y nutrientes hacia la planta a partir del micelio extraradical que desarrolla en el suelo circundante a la raíz (Peterson *et al.*, 2004; Smith y Read, 2008). De esta forma, las micorrizas brindan a las plantas acceso a fuentes de nutrientes que de otra manera serían inaccesibles para ellas, ya sea porque se hallen en baja concentración, que presentan movilidad reducida

(como P, S, Zn y Cu) o que estén en formas químicas no disponibles (como fuentes orgánicas) (Moreira y Siqueira, 2006; Peterson *et al.*, 2004; Smith y Read, 2008). Se ha demostrado que el efecto de las EcM sobre el incremento de la aptitud vegetal y de la adquisición de nutrientes difiere entre especies de hongos e incluso entre cepas de una misma especie (Burgess *et al.*, 1993). Las micorrizas también afectan al hospedador generando cambios en el tamaño, la longevidad y la forma del sistema radical. Además, le brinda resistencia frente a diferentes patógenos, como bacterias, nematodos y otros hongos, y es por ello que se proponen como potenciales biocontroladores de distintas enfermedades vegetales (Read, 1999).

En el suelo, las micorrizas modifican la composición fisicoquímicas del suelo que está en íntimo contacto con ellas y la biota presente en él debido a la liberación de exudados tanto radicales como fúngicos, esta modificación determina un nuevo micrositio denominado micorrizósfera (Barea *et al.*, 2002; Calvaruso *et al.*, 2007). Además de esta modificación en el entorno de la micorrizósfera, los hongos del suelo, y en este caso lo hongos ectomicorrícicos, participan activamente en la conformación de la estructura del suelo, ya sea por la red de hifas que ayudan a la aglomeración de las partículas edáficas como por la liberación de compuestos extracelulares que actúan como cementantes (Paul, 2015; Ritz y Young, 2004). También participan activamente en la degradación de la materia orgánica, la movilización y el ciclado de los nutrientes. Algunas especies de hongos EcM, como las de los géneros *Russula* y *Lactarius*, son capaces de producir enzimas extracelulares (como fenoloxidasas) y de degradar lignina y otras macromoléculas complejas (Smith y Read, 2008). Además los hongos, y en particular los hongos EcM, son capaces de adquirir P desde formas no disponible por la producción de enzimas fosfatasa, ácidos orgánicos de bajo peso molecular (como oxalatos) (Jennings, 1995; Plassard *et al.*, 2011), y sideróforos (Lee Taylor y Sinsabaugh, 2015; Reid *et al.*, 1985).

Ectomicorrizas Y Manejo Forestal

Como se mencionó en capítulos anteriores los disturbios ocurridos en un ambiente modifican los distintos factores bióticos y abióticos, estas modificaciones pueden ser positivas, neutras o negativas; reversibles o irreversibles; según el caso

(Goldmann *et al.*, 2015; Kardol y Wardle, 2010; Purahong *et al.*, 2015; Tedersoo *et al.*, 2014). Los hongos EcM también están sujetos a estas modificaciones, y el abordaje de su estudio ha considerado diversas perspectivas (morfológicas, fisiológicas, genéticas, productivas) y ha incluido distintas aproximaciones metodológicas tanto por métodos tradicionales como por métodos moleculares (Tabla 1.1).

De estos trabajos, diversos autores señalan que la comunidad de hongos EcM fue afectada negativamente por el manejo forestal (Goldmann *et al.*, 2015; Jones *et al.*, 2003; Varenius *et al.*, 2016), y relacionan esta modificación con cambios en el pH y la relación C/N del suelo (Goldmann *et al.*, 2015), y cambios en la comunidad vegetal (Jones *et al.*, 2003; Luoma *et al.*, 2004). Estos cambios en la comunidad de hongos EcM se pueden mantener, incluso después de 50 años de transcurrido el manejo forestal, afectando la frecuencia de algunas especies fúngicas (Varenius *et al.*, 2016). Una práctica propuesta para mitigar los efectos negativos de los manejos forestales extractivos intensivos (raleo de la cubierta vegetal) es dejar parches de bosque remanente sin cortar. Se ha observado que las comunidades de hongos EcM en estos parches, son más similares a los bosques no manejados que a las áreas sin vegetación producto de la extracción (Cline *et al.*, 2005; Hewitt *et al.*, 2018; Jones *et al.*, 2008; Varenius *et al.*, 2016). Estos sitios proporcionan condiciones favorables para el resguardo de comunidades microbianas hasta 10 o 20 años después de la cosecha (Varenius *et al.*, 2016); el resguardo depende del tamaño del parche y la distancias entre ellos, siendo menor en islas arbóreas más pequeñas y aisladas (Peay *et al.*, 2007). Los estudios orientados a entender cómo estos manejos forestales pueden repercutir en las comunidades microbianas del suelo en los ambientes de bosque o de matorrales de Patagonia son escasos e incipientes. En bosques de *N. pumilio* de Tierra del Fuego la comunidad de hongos EcM fue afectada negativamente en aquellas parcelas de bosques raleadas (Hewitt *et al.*, 2018); sugiriendo que, al igual que en el hemisferio Norte, el resguardo de la comunidad fúngica en parches intactos (sin ralear) puede ser una estrategia para aplicar en planes de manejos forestales.

Ectomicorrizas En Entornos Forestales Y De Producción

La simbiosis EcM constituye un componente importante de los ecosistemas forestales en las zonas de clima boreal, templado y mediterráneo, en estas regiones se encuentran asociados con árboles que pertenecen a las familias Pinaceae, Fagaceae, Tiliaceae, Betulaceae y Myrtaceae (Courty *et al.*, 2010). La mayoría de estas plantas son leñosas perennes de gran importancia ecológica y económica, al ser componentes dominantes de los ecosistemas forestales en gran parte de la superficie terrestre (Taylor y Alexander, 2005).

En los Bosques Andino Patagónico cerca del 70 % de las especies vegetales presentan infección micorrícica (Diehl *et al.*, 2008, 2003; Fontenla *et al.*, 2001, 1998; Godoy y Romero, 1994). Las especies de coníferas nativas (*Araucaria araucana*, *Austrocedrus chilensis* y *Fitzroya cupressoides*) y otras especies arbóreas y arbustivas, como *Azara microphylla*, *Berberis buxifolia*, *Maytenus boaria*, *M. chubutensis*, *Ribes magellanicum* y *Schinus patagonicus* poseen micorrizas arbusculares (Diehl *et al.*, 2008; Fontenla *et al.*, 1998; Godoy y Romero, 1994). Mientras que, los individuos pertenecientes al género *Nothofagus* se caracterizan por presentar colonización de tipo EcM (Diehl *et al.*, 2008, 2003; Fernández *et al.*, 2015, 2013; Flores *et al.*, 1997; Horton *et al.*, 2017; Tedersoo *et al.*, 2013; Truong *et al.*, 2017b). Estas especies arbóreas además de formar parte de nuestro patrimonio natural, presentan un valor económico y productivo importante.

N. antarctica (Ñire) es una especie forestal nativa que se caracteriza por su gran plasticidad fisiológica, adaptándose a una gran variedad de condiciones ambientales (Ramírez *et al.*, 1985; SAyDS, 2005); en la provincia de Río Negro estas especies forman bosques bajos que pueden ser mixtos o no, algunos en áreas protegidas, y además son una de las especies forestales que predominan en sitios de matorrales (SAyDS, 2007). Como se mencionó anteriormente, en el Capítulo 1, los matorrales han estado históricamente expuestos a procesos de explotación y brindan productos madereros de importancia económica y social (postes y leña), *N. antarctica* es una de las especies más afectadas (Martinez Pastur *et al.*, 2008). Desde el punto de vista de la construcción, los troncos obtenidos de esta especie son tortuosos y con frecuencia presentan pudriciones en los centro, esto implica el uso de piezas cortas y de poca escuadría o el empleo de

sistemas de uniones/encastres para lograr las piezas deseadas, para muebles o parte de viviendas (Peri y Ormaechea, 2013). Sin embargo, el *INTA Santa Cruz* está trabajando en el marco del proyecto “AgroValor en bosques nativos de Ñire en Patagonia, hacia un uso integral y sustentable”, es llevado adelante en el marco de la Ley de Bosques Nativos de la provincia, implementada por el Consejo Agrario Provincial (CAP), y entre sus objetivos se pretende aumentar el valor agregado de esta madera desarrollando diversos productos como muebles, útiles y artesanías, juguetes, y joyería (Peri *et al.*, 2020).

Por otra parte, el *INTA EEA Bariloche* está llevando a cabo proyectos cuyos objetivos son desarrollar conocimientos y tecnologías necesarias para la producción de especies forestales nativas, ajustando las técnicas de producción y de establecimiento en bosques nativos (<http://inta.gob.ar/unidades/811000/forestales>). Estos trabajos se focalizan principalmente en el cultivo de *N. alpina*³, *N. obliqua* y *N. pumilio*, especies nativas arbóreas que destacan por sus potencialidades productivas, la alta calidad de su madera y sus diferentes utilidades. La madera de estas especies es bien cotizada y su valor en general alcanza entre 3 y 4 veces por encima del de la madera obtenida de especies exóticas en la región (Puntieri *et al.*, 2013). Actualmente, la extracción de madera de las especies mencionadas procede en su totalidad de poblaciones naturales, las que han decrecido notablemente en extensión en el último siglo (Puntieri *et al.*, 2013). Los disturbios antrópicos y naturales que tienen estas masas boscosas (incluidos los matorrales) y la comprensión de cómo los afectan los distintos manejos forestales, son razones que indican que el desarrollo productivo forestal de estas especies requiere de tratamiento particular.

Una manera de disminuir el impacto sobre el bosque nativo y de proveer madera de alta calidad a los mercados es desarrollando el proceso de domesticación y cultivo de estas especies forestales autóctonas. La domesticación se refiere a la forma en la que se seleccionan, manejan y propagan especies arbóreas a fin de incrementar su tasa de crecimiento, la resistencia a patógenos o distintos factores de estrés (Simons y Leakey, 2004). El mejoramiento de las prácticas de producción, domesticación y la obtención de plantines de buena calidad forestal ayudaría a fomentar la actividad forestal con especies nativas. Favorecer estos modelos productivos forestales evitaría los problemas

³ También suele encontrarse en la bibliografía como *N. nervosa*.

ambientales asociados a las plantaciones de coníferas exóticas, ampliamente extendida en la región, tales como la fragmentación del hábitat, alteraciones de las características propias del suelo, la eliminación del sotobosque y un mayor riesgo de plagas, enfermedades e incendios (Gallo, 2006; Rivas *et al.*, 2009; Varela *et al.*, 2008). Es por esto que, la producción de plantines, de especies nativas de importancia forestal, de mejor calidad es un punto clave para el crecimiento, desarrollo de las plantas y para fomentar la actividad forestal.

Ectomicorrizas En Ambientes Forestales

Como se ha planteado en capítulos anteriores y en este capítulo, la asociación micorrícica genera una serie de ventajas adaptativas para la planta hospedadora (Read, 1999; Peterson *et al.*, 2004; Moreira y Siqueira, 2006; Smith y Read, 2008). En otras regiones del mundo, es frecuente tener en cuenta a esta simbiosis micorrícica en la producción en viveros forestales, mientras que, en Argentina es una práctica poco extendida. La inoculación o el enriquecimiento natural con esta simbiosis persigue el objetivo de reducir la cantidad de fertilizantes y pesticidas químicos, aumentar la resistencia a condiciones de estrés y patógenos, y favorecer el estado nutricional de las plantas. Estudios realizados en diferentes especies forestales han descrito que la inoculación en el vivero aumenta el crecimiento de las plantas y el rendimiento cuando se plantan en el campo (Chakravarty y Chatarpaul, 1990; Pera *et al.*, 1999; Kernaghan *et al.*, 2003; Quoreshi, 2003; Parladé, 2005; Rincón *et al.*, 2005; Rincón *et al.*, 2007; Smith y Read, 2008; Oliveira *et al.*, 2010; Fernández *et al.*, 2013). Estos trabajos han concluido que la simbiosis micorrícica es un factor importante para determinar el vigor y la calidad de las plántulas producidas en viveros forestales, reduciendo el estrés generado por el trasplante e incrementando las posibilidades de desarrollarse exitosamente en sistemas naturales, incluso bajo condiciones adversas. Es por esto que las EcM son aplicadas en viveros forestales de diferentes lugares del mundo para mejorar el desempeño de las plantas que producen.

Objetivos Específicos

Objetivo específico 3: Describir y estudiar la simbiosis ectomicorrícica en especies leñosas nativas de la región Andino Patagónica de importancia forestal; y evaluar la relación de estos con el ambiente y el manejo forestal experimental.

Objetivo específico 4: Describir y estudiar la simbiosis ectomicorrícica en plantines de *Nothofagus* en distintos ambientes y formas de producción y con distintas procedencias de semillas, con énfasis en la importancia del proceso de producción y puesta en valor dentro del plan de manejo forestal.

Materiales Y Métodos

Para estudiar la simbiosis micorrícica de especies leñosas nativas del bosque Andino Patagónico se plantearon tres abordajes de análisis: **1. Ambiente natural; 2. Ambiente de producción; 3. Interacción entre el ambiente productivo y el natural.**

1. Ambiente natural; micorrización característica del matorral y efecto del manejo en individuos adultos: se evaluó el comportamiento micorrícico y el efecto del manejo (raleo e implantación) en el matorral nativo de individuos adultos de *N. antarctica* establecidos en forma natural. En este abordaje se utilizaron los tres sitios de matorral: FS (matorral alto), FN (matorral intermedio), y LR (matorral bajo); descritos en el Capítulo 1 (*Descripción General Del Área De Matorral Y Sitios De Estudio*). Se consideraron como variables explicativas de la colonización micorrícica: los sitios, las características químicas del suelo y el manejo forestal (raleo e implantación). Los sitios hacen referencia al matorral como ambiente, y a las características intrínsecas (condiciones climáticas, geográficas y la vegetación) propias de cada uno de ellos.

2. Ambiente de producción, micorrización característica en plantines de vivero: se evaluó la ectomicorrización de distintas especies de *Nothofagus* producidos en viveros, referentes en la región, y con distintas formas de producción (Tabla 4.1): i) plantines producidos en los viveros de la Universidad Nacional de Río Negro (UNRN) y el Vivero Forestal Bosques Patagónicos (FBP), que en general utilizan métodos de producción tradicionales; y ii) plantines producidos en el vivero de la EEA INTA Bariloche, donde se aplican tecnologías de producción con fertirriego, para aumentar la eficiencia

(en tiempo y tamaño de los plantines) del cultivo (Pastorino, en prensa; Schinelli Casares, 2012).

3. Interacción entre el ambiente productivo y el ambiente natural, micorrización en plantines producidos en vivero y efecto del manejo (= ensayo de interacción): se evaluó la micorrización en plantines producidos en vivero y luego de establecidos en el ambiente natural. Para este ensayo se utilizaron los plantines de *N. alpina* procedencia Tromen y *N. obliqua* procedencia Pilo Lil del ítem 2.ii) de la EEA INTA Bariloche (Tabla 4.1). En este “ensayo de interacción” a mediano plazo se consideró como ambiente de producción al vivero forestal de INTA Bariloche, y como ambiente natural el matorral alto de FS en las parcelas implantadas. Se evaluó el comportamiento micorrícico y el desarrollo de los plantines en dos momentos: primero cuando se retiraron del vivero para ser trasplantados (T1), y segundo a los cuatro años de que fueron trasplantados y establecidos bajo condiciones naturales en el matorral (T2). También se analizó la respuesta al manejo forestal (raleo); estableciendo relaciones con la producción, el trasplante y el crecimiento de los plantines.

Muestreos Y Ensayos

Para el **estudio de la micorrización en adultos en el ambiente natural del matorral y el efecto del manejo (ítem 1)** se colectaron muestras de tres individuos adultos de *N. antarctica* establecidos de forma natural en los tres sitios de matorral (FS, FN y LR) y en cada parcela ($n= 3$ individuos \times 8 parcelas \times 3 sitios = 72). Se analizaron por única vez el primer año de establecido el manejo. Los individuos se seleccionaron aleatoriamente, considerando que se encuentren a más de 10 m de distancia entre ellos y ubicados en distintas áreas de las parcelas. En cada individuo se seleccionaron tres puntos equidistantes entre sí en un radio no superior a los 50 cm del tronco. En estos puntos se retiró la hojarasca y se extrajo con sacabocado una submuestra de los primeros 15 cm de suelo con raíces. Estas tres submuestras conformaron una muestra conjunta por individuo ($n= 72$). Las muestras se conservaron a 4 °C hasta su procesamiento, antes de 20 días de transcurrido el muestreo. Para evaluar la frecuencia de micorrización las raíces se separaron del resto del suelo utilizando un tamiz de 5 mm, y se lavaron cuidadosamente con agua corriente. La comunidad EcM se evaluó

considerando: el porcentaje de colonización total, la presencia, riqueza y abundancia de ectomorfortipos (ver: Capítulo 4, *Análisis De La Simbiosis EcM*).

Para el **análisis de micorrización de ambientes de producción (ítem 2)** se utilizaron plantines de dos a seis años de *N. alpina*, *N. antarctica*, *N. dombeyi*, *N. obliqua*, y *N. pumilio* provenientes de tres viveros de la región. La disponibilidad de las especies, la edad, la procedencia de la semilla y la forma de producción dependió de cada vivero y representa la disponibilidad regional en un momento dado (Tabla 4.1). Se utilizaron aproximadamente entre tres a cinco plantines por especie/procedencia/edad y vivero (n= 62 plantines en total). Los plantines fueron analizados en el momento que se retiraron del vivero; la mayoría en Julio del 2014, y los plantines *N alpina* procedencia Tromen y *N. obliqua* procedencia Pilo Lil en Septiembre del 2015. Todos los plantines fueron procesados completamente, las raíces se separaron del resto del individuo y se lavaron con agua corriente sobre un tamiz de 5 mm para separar el suelo. La micorrización se observó en las raíces frescas dentro de las 20 hs. Las fuentes de inóculo EcM de los plantines en cada vivero son principalmente los sustratos utilizados en el cultivo (arena, turba, suelo y/o compost; Tabla 4.1) y la inoculación pasiva desde el ambiente, que refiere a: la circulación del aire, la presencia de materiales de trabajo y/o construcción, y la circulación de personas que puedan transportar el inóculo en forma pasiva (Fernández *et al.*, 2013). En ningún caso se utilizó inoculación de micorrizas de *ex profeso*. La comunidad EcM se evaluó considerando: el porcentaje de colonización total, la presencia, riqueza y abundancia de ectomorfortipos, y los índices de diversidad y similitud (ver: Capítulo 4, *Análisis De La Simbiosis EcM*).

Tabla 4.1. Producción comercial de *Nothofagus* en viveros del Noroeste de Patagonia. **UNRN**= vivero de la Universidad Nacional de Río Negro; **FBP**= vivero Forestal Bosques Patagónicos; **INTA**= vivero forestal EEA INTA Bariloche. † Edad de los plantines en el momento que se retiraron del vivero; †† plantines de producción tradicional (ítem 2); ††† plantines producidos utilizando tecnologías de producción con aplicación de fertirriego (Schinelli Casares, 2012); ††† plantines utilizados para el ensayo de interacción (ítem 3).

Vivero	Plantines de <i>Nothofagus</i>				Condiciones de cultivo en vivero					
	Especie	Procedencia de semillas	Año de siembra	Edad (años) †	Repiques	Recipiente de cultivo	Sustrato	Riego	Forma de entrega	
UNRN ††	<i>N. antarctica</i>	Challhuaco Ñirihuau	2012	2	Invernáculo / exterior con sombra	Maceta / maceta	Suelo : compost (1:1)	30 min diario por aspersión	Maceta	
	<i>N. dombeyi</i>	Lago Moreno					Suelo : compost (2:1)			Raíz desnuda
	<i>N. obliqua</i>	Plantación El Bolsón	2011	3						
FBP ††	<i>N. dombeyi</i>	La Angostura	2010	4	Invernáculo / exterior	Maceta / maceta	Tierra : arena volcánica : compost del vivero	Aspersión, refuerzo a manguera. A demanda.	Maceta	
	<i>N. alpina</i>	Lanín	2011	3			En			
	<i>N. pumilio</i>	San Martín de los Andes	2010	4			invernáculo 2-3 veces semanales. A demanda.	Raíz desnuda		
INTA †††	<i>N. alpina</i>	Currhué	2009	5	Invernáculo / cantero de cría	Tubete / suelo	Turba : arena	En invernáculo fertirriego. En cantero riego común a demanda	Raíz desnuda	
		Tromen††††	2012	3						
		Catritre	2008	6						
	<i>N. obliqua</i>	Lago Epulaufquen	2010	4						
		Pilo Lil††††	2010	5						
<i>N. pumilio</i>	Challhuaco	2012	2							

Para el **ensayo de interacción entre el ambiente productivo y el ambiente natural (ítem 3)** se utilizaron 25 plantines de *N. alpina* procedencia Tromen y 25 de *N. obliqua* procedencia Pilo Lil producidos en el vivero de INTA. Se evaluaron cinco individuos por especie en el momento inmediato anterior al implante (tratamiento T1= que corresponde a la micorrización pasiva del vivero, mencionado antes) en Septiembre del 2015, con edades de cinco años para *N. alpina* y tres años para *N. obliqua* (Tabla 4.1). Los restantes 20 individuos por especie se trasladaron desde el vivero al matorral a raíz desnuda y se implantaron en el sitio FS (tratamiento T2= micorrización en el matorral) en las parcelas implantadas: T2-0= P7 (parcela 7) sin raleo implantada; T2-30= P6 con 30 % de raleo implantada; T2-50= P4 con 50 % de raleo implantada; y T2-70= P2 con 70 % de raleo implantada (Tabla 1.3). Una vez implantados en el matorral los 20 plantines se desarrollaron por cuatro años en el matorral, hasta Mayo del 2019. En todos los individuos se evaluaron las siguientes variables: crecimiento, supervivencia, porcentaje de colonización total, presencia, riqueza y abundancia de ectomorfortipos, y se calcularon índices de diversidad y similitud.

Crecimiento Y Supervivencia De Plantines

En los plantines del ensayo de interacción (ítem 3; 25 plantines de *N. alpina* procedencia Tromen y 25 de *N. obliqua* procedencia Pilo Lil) producidos en el vivero de INTA se evaluó el crecimiento y la supervivencia luego de cuatro temporadas de implantados en el matorral. El crecimiento se evaluó en todos los plantines (n= 25 por especie) al retirarlos del vivero (T1), y a los cuatro años de implantados en el campo (T2, n= máximo de 5 por especie, dependiendo de la supervivencia). Para evaluar el crecimiento se registró la altura de la parte aérea y el diámetro a la base del tronco, y se calculó la relación altura / diámetro. La supervivencia de los plantines en el campo se evaluó censando aquellos individuos que habían sobrevivido luego de cuatro años de ser implantados en el matorral.

Cuantificación Y Caracterización De Los Ectomorfortipos

Para determinar la ocurrencia de ectomicorrizas se verificó la presencia de al menos un ectomorfortipo por individuo analizado. Para describir la simbiosis EcM en los

adultos y plantines de *Nothofagus* se evaluó la frecuencia de colonización, la riqueza y la abundancia de EcM por individuo analizado. Para ello se observaron las raíces limpias y frescas bajo microscopio estereoscópico (Olympus SZ30) y se registraron las características morfológicas de los ectomorfitipos: el manto (color, aspecto y patrón de ramificación) y de hifas emanantes y rizomorfos (presencia, color y aspecto) (Agerer, 1987). Con estas características se formaron grupos de afinidad morfológica (MT= ectomorfitipos de adultos de *N. antartica*; y pMT= ectomorfitipos de plantines).

La cuantificación de la colonización se realizó utilizando el método de conteo de puntas colonizadas descrito por Grand y Harvey (1982), que consiste en colocar fracciones de las raíces de forma aleatoria sobre una placa de Petri (de 90 mm de diámetro) con una grilla cuadrículada de 1x1 cm en la base. Bajo microscopio estereoscópico se cuantifican aquellos ápices radicales que se superponen con las líneas verticales de la grilla. Luego, la placa se gira 90° y se vuelve a cuantificar el número de puntas que intersectan las nuevas líneas verticales. En total se cuantificó más de 200 puntas por placa de recuento por individuo. A partir de este recuento se determinaron:

a) porcentaje de colonización total

$$\text{porcentaje de colonización total (\%)} = \left(\frac{N^\circ \text{ de ápices colonizados}}{N^\circ \text{ total de ápices}} \right) \times 100$$

b) porcentajes de colonización relativos de ectomorfitipos (abundancia):

- i. En los adultos de *N. antarctica* se cuantificaron los porcentajes relativos de los ectomorfitipos (MT) más abundantes, los MT que estaban en baja ocurrencia se contaron en un grupo común llamado "Otros".
- ii. En los plantines de vivero (de los ítem 2 y 3) se determinaron los % relativos de todos los ectomorfitipos (pMT).

$$\text{porcentaje de colonización de MT/pMT} = \left(\frac{N^\circ \text{ de ápices colonizados MT o pMT}}{N^\circ \text{ total de ápices colonizados}} \right) \times 100$$

Análisis De La Simbiosis EcM

Las comunidades de EcM se analizaron considerando a cada uno de los grupos de similitud morfológica calculando parámetros típicos para describir las comunidades:

Riqueza de ectomorfotipos: número de ectomorfotipos distintos por individuo analizado.

Distribución de ectomorfotipos: cantidad de individuos (adultos o plantines) por tratamiento en los que aparece un determinado ectomorfotipos.

Abundancia relativa de ectomorfotipos: se calculó utilizando el porcentaje relativo de ectomorfotipos (ver: Capítulo 4, *Cuantificación Y Caracterización De Los Ectomorfotipos*, ítem b).

Diversidad de ectomorfotipos: para evaluar la diversidad de ectomorfotipos en los plantines se calcularon los dos índices descritos en el Capítulo 3 (*Análisis De La Comunidad Fúngica Del Suelo*): el índice de diversidad de Shannon (H) y el índice de Simpson (D).

Similitud: se calculó el índice de similitud de Jaccard clásico

$$JacC = \frac{J}{(A + B + J)}$$

Donde J es el número de ectomorfotipos compartidos entre las comunidades a y b, A es el número de ectomorfotipos presentes en la comunidad a y B es el número de ectomorfotipos presentes en la comunidad b.

Los índices de diversidad y similitud se calcularon para los plantines de *Nothofagus* en el ambiente de producción (ítem 2) y en el ensayo de interacción (ítem 3). Estos índices se calcularon en R 3.3.1 (R Core Team, 2019) con los paquetes *vegan* 2.5-6 (Oksanen *et al.*, 2019).

Características Físicoquímicas Del Suelo

Para caracterizar ambientalmente los tres sitios de matorral (ítem 1) se consideraron las características físicoquímicas del suelo: HG, pH, CE, porcentajes de C y N total, relación C/N, porcentaje de Ca y concentración de P disponible. Estos análisis son comunes a los muestreos de suelo realizados para el estudio de la comunidad bacteriana en la aproximación extensiva cronológica a corto plazo (ver: Capítulo 2, *Materiales Y Métodos*, ítem 2.i), realizados en una muestra compuesta (de 25 submuestras por parcela) perteneciente a cada una de las ocho parcelas, de los tres sitios de matorral, a un año de instalado el manejo forestal. Cada determinación se

realizó según la metodología detallada en el Capítulo 2 (*Características Físicoquímicas Del Suelo*).

Análisis Estadístico

Para el **estudio del efecto del manejo forestal en la micorrización de adultos de *N. antarctica* (ítem 1)** se estimaron modelos lineales generales de efectos fijos evaluando la colonización micorrícica (colonización total y riqueza) de adultos de *N. antarctica* (n= 72) y el efecto del manejo (intensidad de raleo e implantación). Los efectos fijos incluyeron la intensidad del raleo (0, 30, 50 y 70% de área basal removida), también modelada con una función polinomial de segundo orden (raleo²), la implantación (parcelas implantadas - I - vs parcelas no implantadas - NI) y sus interacciones bidireccionales; los tres sitios (FS, FN y LR) se consideraron como bloques. En todos los modelos se asumió la distribución normal y homogeneidad de varianzas, estos supuestos se evaluaron con gráficos de residuales y predichos, gráficos Q-Q y pruebas de Shapiro-Wilk. En el modelo de colonización total (%) se excluyeron observaciones atípicas y con gran influencia. Se utilizó el criterio de información de Akaike corregido (AICc) para seleccionar el modelo que mejor describa cada variable respecto al manejo (raleo e implantación). Los valores de AICc y los parámetros para los modelos finales se estimaron con máxima verosimilitud (Zuur *et al.*, 2009). Posteriormente, se realizaron ANOVA utilizando el modelo con mejor ajuste y prueba de Tukey como análisis *a posteriori* para las variables que resultaron significativas.

La relación entre **la micorrización en los adultos de *N. antarctica* y el ambiente natural (ítem 1)** se analizó de forma multivariada con escalamiento multidimensional no métrico (NMDS). Estos análisis se realizaron evaluando el ajuste (con la función *envifit*) de la distribución y abundancia de los ectomorfotipos en relación a las variables ambientales: físicoquímicas del suelo, manejo forestal (raleo e implantación) y los sitios de matorral (FS, FN y LR). El análisis multivariado (NMDS) se realizó, en todos los casos, en base a la disimilitud de Bray-Curtis con 999 permutaciones libres, y se representaron gráficamente las variables ambientales que tuvieron un efecto significativo.

Para el **análisis de la micorrización en los ambientes de producción (ítem 2)** y dado la variabilidad de las condiciones de producción (incluyendo las edades y

procedencias de las semillas) y las especies disponibles en los viveros (Tabla 4.1) se evaluó la comunidad EcM (porcentajes totales, riqueza de pMT y los índices de diversidad de Shannon y de Simpson) de los plantines en cuatro niveles de análisis:

2.a) comparaciones entre los distintos ambientes de producción analizando la diferencia entre los viveros (tratamiento= vivero; con tres niveles: UNRN, FBP, INTA; Tabla 4.2); 2.b) comparaciones entre distintas especies de *Nothofagus* y procedencia de la semilla, considerando la combinación de estas dos categorías (tratamiento= especies-procedencias; con 13 niveles, ver detalles en Tabla 4.1); 2.c) comparaciones entre las distintas procedencias de semillas en las mismas especies y ambiente de producción (tratamiento= procedencia de semilla; *N. alpina* INTA con dos niveles, *N. antarctica* UNRN con dos niveles y *N. obliqua* INTA con tres niveles; Tabla 4.2); y 2.d) comparaciones de los distintos ambientes de producción y procedencias de semillas en una especie dada (tratamiento= vivero - procedencia de semilla; *N. alpina* con tres niveles, *N. dombeyi* con dos niveles, *N. obliqua* con cuatro niveles, *N. pumilio* con dos niveles; Tabla 4.2).

Tabla 4.2. Esquema de los niveles de análisis estadístico para evaluar la micorrización en los ambientes de producción. X= refiere a plantines con una dada procedencia distinta en cada vivero, círculo= comparaciones entre las distintas procedencias en una misma especie y vivero (2.c; *N. alpina* INTA en azul, *N. antarctica* UNRN en naranja, y *N. obliqua* INTA en verde); rectángulo= comparaciones entre las distintas procedencias y distintos viveros en una misma especie (2.d; *N. alpina* en rojo, *N. dombeyi* en amarillo, *N. obliqua* en marrón y *N. pumilio* en violeta); †† Plantines de producción tradicional (ítem 2); ††† plantines producidos por tecnologías de producción y aplicación de fertirriego (Schinelli Casares, 2012).

Viveros	Plantines de <i>Nothofagus</i>				
	<i>N alpina</i>	<i>N antarctica</i>	<i>N dombeyi</i>	<i>N obliqua</i>	<i>N pumilio</i>
UNRN †		X X	X	X	
FBP †	X		X	X	X
INTA ††	X X			X X X	X

En los análisis 2.a, 2.b, 2.c y 2.d se estimaron modelos lineales generales para cada una de las variables de la simbiosis ectomicorrícica (% de colonización, riqueza de pMT, los índices de diversidad de Shannon y Simpson), considerando como factores fijos las variables respectivas para cada aproximación (2.a= vivero; 2.b= especie-procedencia; 2.c= procedencia de semilla en cada especie; 2.d= procedencia de semilla-vivero). En todos los modelos se asumió la distribución normal y la homogeneidad de varianzas, estos supuestos se evaluaron con gráficos de residuales y predichos, gráficos Q-Q y pruebas de Shapiro-Wilk. Posteriormente se realizaron análisis de varianza ANOVA y prueba de Tukey como análisis *a posteriori* para las variables que resultaron significativas; para el porcentaje de colonización entre los viveros (2.a) se aplicó transformación arcoseno. La riqueza de ectomorfitos entre: 2.a) viveros, 2.b) especies-procedencia de la semilla, y 2.c) vivero-procedencias de semillas en *N. pumilio*; y la diversidad de Simpson entre viveros (2.a) se analizaron con el test no paramétrico Kruskal-Wallis y Dunn's como análisis *a posteriori*.

Las abundancias de los ectomorfitos **en los ambientes de producción (ítem 2)** se visualizaron con mapas de calor, ajustando estas variables a escala log, los dendrogramas se graficaron con distancias de Bray Curtis. Estos mapas de calor se construyeron para los niveles de análisis 2.c y 2.d utilizando los datos de abundancia relativas de cada ectomorfito.

Para **evaluar la micorrización en el ensayo de interacción entre el ambiente productivo y el ambiente natural (ítem 3)** en los plantines de *N. alpina* procedencia Tremen y *N. obliqua* procedencia Pilo Lil se evaluó la colonización total (%), riqueza de ectomorfitos e índices de diversidad entre: el ambiente de producción (T1; n= 5 individuos por especie), y el ambiente natural de matorral (T2; n máximo= 5 individuos x 4 parcelas por especie). Para ello se estimaron modelos lineales generales, siendo el efecto fijo el ambiente (T1 vs T2). Para **evaluar el efecto del manejo forestal en la micorrización de los plantines en el ambiente natural (ítem 3)** también se estimaron modelos lineales generales, donde el efecto fijo fue la intensidad del raleo como variable cuantitativa modelada con una función polinomial de segundo orden (raleo * raleo²). En todos los modelos se asumió la distribución normal y homogeneidad de varianzas, estos supuestos se evaluaron con gráficos de residuales y predichos, gráficos Q-Q y pruebas

de Shapiro-Wilk. Posteriormente se realizaron análisis de varianza ANOVA y prueba de Tukey como análisis *a posteriori* para las variables que resultaron significativas, a excepción del índice de diversidad (D) de *N. alpina* procedencia Tromen entre las distintas parcelas (raleo) y índice de diversidad (D) de *N. obliqua* procedencia Pilo Lil entre los tratamientos T1 y T2 que fueron analizado con el test no paramétrico Kruskal-Wallis.

La abundancia relativa de los ectomorfortipos del **ensayo de interacción (ítem 3)** en los plantines de *N. alpina* procedencia Tromen y *N. obliqua* procedencia Pilo Lil, en los ambientes de producción y natural, se visualizaron con mapas de calor, ajustando estas variables a escala log y los dendrogramas se graficaron con distancias de Bray Curtis. Esta variable también se analizó de forma multivariada considerando cada especie en relación al ambiente (vivero vs matorral) y la intensidad de raleo (como variable de manejo forestal). El análisis multivariado se realizó con escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) en base a la disimilitud de Bray-Curtis con 999 permutaciones libres. El ajuste de las variables ambiente y raleo se evaluaron con la función *envifit* y se representaron gráficamente las que tuvieron un efecto significativo.

Todos los análisis estadísticos se realizaron en R 3.3.1 (R Core Team, 2019) y se utilizaron los paquetes *vegan* 2.5-6 (Oksanen *et al.*, 2019), *nlme* 3.1-140 (Pinheiro *et al.*, 2019) y *MuMIn* 1.43.6 (Bartón, 2019).

Resultados

Micorrización En Adultos De N. antarctica En El Ambiente Natural Y Efecto Del Manejo Forestal (Ítem 1)

Todos los individuos analizados, 72 adultos, de *N. antarctica* provenientes de los tres sitios de matorral (FS, FN y LR, 24 en cada uno de los sitios) presentaron EcM. La colonización superó el 70 % en la mayoría de los individuos analizados (68 individuos), con rangos entre 74 y 92 %, y una media de 84 % para los tres sitios (Tabla suplementaria 4.1). El modelo que mejor ajustó evidenció diferencias en el porcentaje de colonización entre los sitios ($p = 0.003$; FN = LR > FS), los sitios de FN y LR (86 %) son significativamente mayores al sitio FS (81 %; Figura 4.1). En cuanto al efecto del manejo forestal el modelo

con mejor ajuste no evidenció cambios en la colonización micorrícica con respecto a las variables de manejo, raleo e implantación (modelo N° 1 en Tabla suplementaria 4.2 A).

Respecto a la riqueza de ectomorfitipos (MT) del matorral en total se determinaron 32 grupos de similitud morfológica, las características de cada uno de los grupos se detallan en la Tabla suplementaria 4.3 y la distribución por sitios en la Figura 4.2. La riqueza de MT total por sitios fue: FS = 25, FN = 27 y LR = 26. Entre los tres sitios se compartieron 19 MT (59 %), entre los pares de sitios se compartieron: FS-FN = 3; FS-LR = 1; y FN-LR = 4, y los MT únicos por sitios fueron: FS y LR = 2; y en FN = 1 (Figura 4.2).

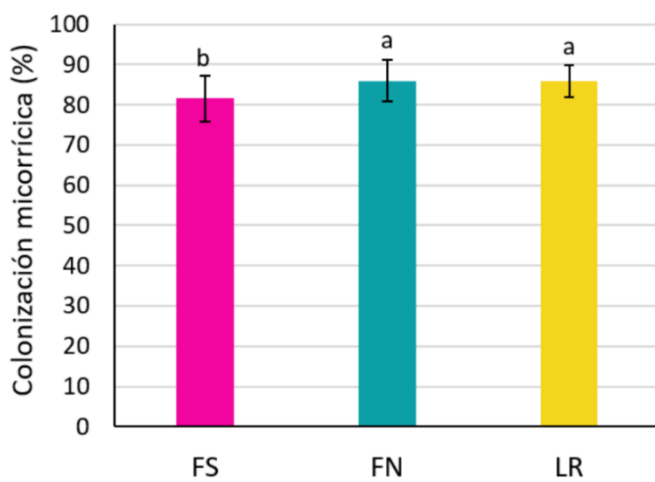


Figura 4.1. Porcentajes de colonización EcM en adultos de *N antarctica* en los tres sitios de matorral en la región Andino Patagónica. Se representan las medias y desvíos estándar por sitio. **FS=** Foyel Sur; **FN=** Foyel Norte; **LR=** Los Repollos. Letras distintas indican diferencias significativas.

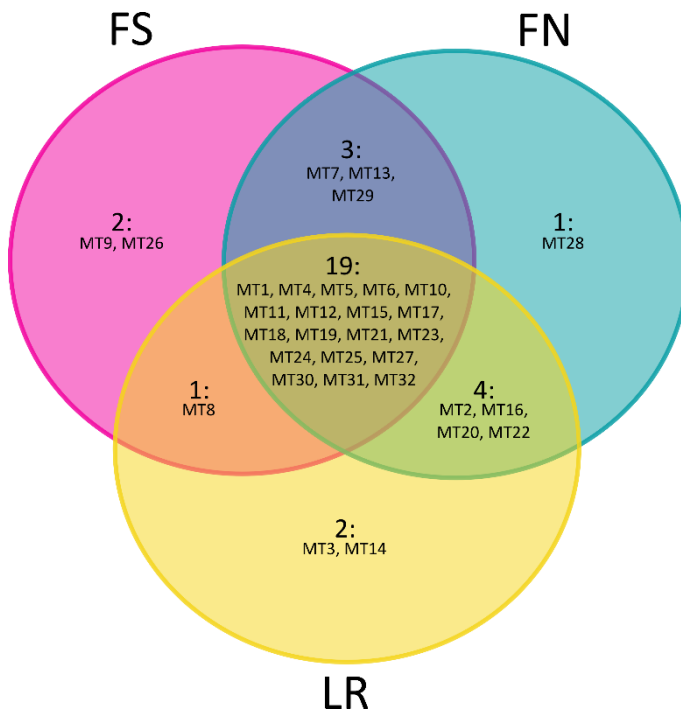


Figura 4.2. Distribución de los ectomorfitipos de adultos de *N antarctica* en los sitios de matorral en la región Andino Patagónica. **FS=** Foyel Sur; **FN=** Foyel Norte; **LR=** Los Repollos.

Se encontró en promedio 10 MT por adulto de *N antarctica*. Al comparar entre los sitios se encontró diferencias significativas en la cantidad de ectomorfitos entre FS (ocho MT) y FN (diez MT), mientras que LR presentó valores intermedios (nueve MT) entre los sitios mencionados ($p = 0.01$; Figura 4.3 A). Con respecto al efecto del manejo forestal el modelo que mejor describe el comportamiento de la riqueza fue el que tiene en cuenta las variables de manejo (raleo, raleo² e implantación) y la interacción entre los raleo (raleo : raleo²; modelo N°1 en Tabla suplementaria 4.2 B). Con respecto al raleo, la riqueza aumentó en los raleos bajos (30 %) y disminuyó en las intensidades media y alta (50 y 70 % de raleo; $p = 0.0001$; Figura 4.3 B). Mientras que, las parcelas no implantadas presentaron valores de riqueza mayor que las parcelas implantadas (Figura 4.3 B).

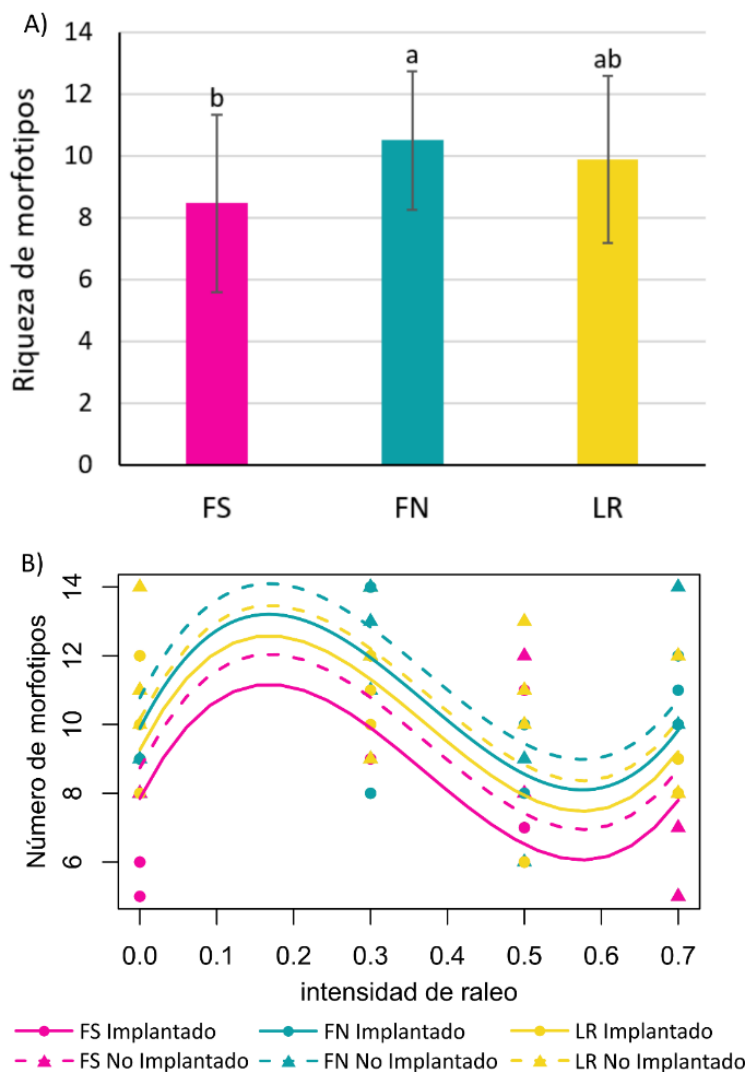
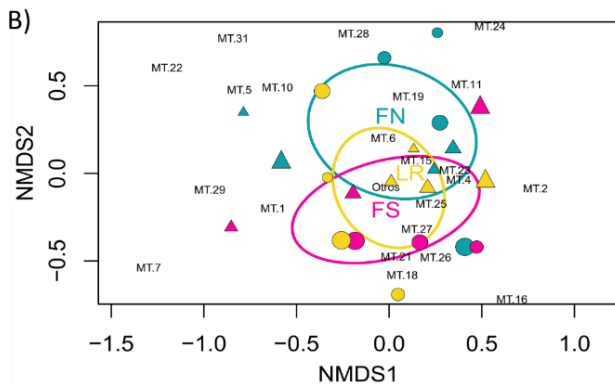
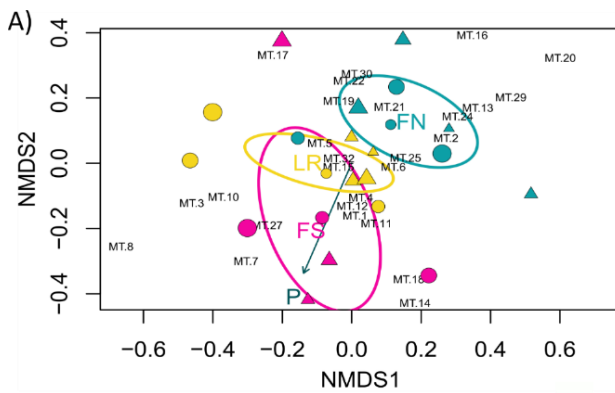


Figura 4.3. Riqueza de ectomorfitos en *N. antarctica* en los tres sitios de matorral en la región Andino Patagónica. En **A)** se representan las medias y desvíos estándar por sitio. **FS=** Foyel Sur; **FN=** Foyel Norte; **LR=** Los Repollos. Letras distintas indican diferencias significativas. En **B)** se representa el efecto del manejo forestal. Las líneas representan las predicciones del modelo con mejor ajuste; **círculos y líneas continuas=** parcelas implantadas; **triángulos y líneas discontinuas=** parcelas no implantadas; **fucsia=** Foyel Sur (FS); **celeste=** Foyel Norte (FN); y **amarillo=** Los Repollos (LR).

El ectomorfofoto con mayor distribución en los individuos adultos de *N. antarctica* fue MT32, este se observa en 71 de las 72 muestras analizadas (Tabla suplementaria 4.3). Los otros ectomorfofotos con elevada distribución (en más de la mitad), entre todos los individuos analizados, fueron: MT4 (63/72), MT15 (57/72), MT6 (49/72), MT19 (43/72), MT27 (43/72) y MT1 (38/72), todos estos ectomorfofotos se encontraron en los tres sitios de matorral analizados (Tabla suplementaria 4.3). Del análisis multivariado (NMDS) de la distribución de los ectomorfofotos en adultos de *N. antarctica* se evidenció correlaciones con los sitios ($p = 0.002$) y con el P disponible en el suelo ($p = 0.006$). FS presentó los valores más altos de P disponible del suelo, seguido por LR, mientras que el FN tuvo los valores más bajos (Figura 4.4 A y Tabla suplementaria 4.4). En cuanto al efecto del manejo forestal no se evidenció correlación entre la distribución de los ectomorfofotos y estas variables (Figura 4.4 A y Tabla suplementaria 4.4). Las abundancias relativas de ectomorfofotos en el análisis multivariado (NMDS) no se correlacionaron con los sitios, las características químicas del suelo y el manejo forestal (Figura 4.4 B y Tabla suplementaria 4.4).



- ▲ 0% Raleo No Implantado ● 0% Raleo Implantado
- ▲ 30% Raleo No Implantado ● 30% Raleo Implantado
- ▲ 50% Raleo No Implantado ● 50% Raleo Implantado
- ▲ 70% Raleo No Implantado ● 70% Raleo Implantado

Figura 4.4. Distribución y abundancia de ectomorfofotos en adultos de *N. antarctica* en los tres sitios de matorral de la región Andino Patagónica. Se representan los análisis multivariados de **A)** la distribución de ectomorfofotos por parcela y **B)** la abundancia de ectomorfofotos abundantes por parcela. En ambos gráficos los colores representan a los sitios; **fucsia**= Foyel Sur (FS); **celeste**= Foyel Norte (FN); **amarillo**= Los Repollos (LR); **círculos**= parcelas implantadas; **triángulos**= no implantadas; **P**= fósforo disponible en suelo. El aumento de tamaño de las figuras geométricas indican mayores intensidades de raleo (0, 30, 50, 70 %).

EcM En Plantines De *Nothofagus* De Ambientes De Producción (Ítem 2)

En el ensayo de plantines de *Nothofagus* se analizaron un total de 62 plantines de cinco especies (*N. alpina*, *N. antarctica*, *N. dombeyi*, *N. obliqua*, y *N. pumilio*) provenientes de tres viveros de la región y algunos con más de una procedencia. Todos los individuos con edades entre dos y seis años presentaron colonización EcM, con un promedio de 65 % para todas las especies de *Nothofagus* (Tabla suplementaria 4.5) y se registraron 16 ectomorfortipos en total en todo el ensayo (Tabla suplementaria 4.6).

2.a) Comparaciones entre viveros: se evidenciaron diferencias en la colonización EcM entre los tres viveros ($p= 0.03$). Los plantines presentaron porcentajes de colonización de 72 % en el vivero UNRN, de 60 % en INTA, y de 66 % en FBP (Tabla 4.3).

Tabla 4.3. Resumen de la colonización EcM (%) en plantines de *Nothofagus* producidos en viveros de la región Andino Patagónica. † Plantines de producción tradicional; †† Plantines producidos por tecnologías de producción. ¹ procedencia de semilla Currhué (C) y Tromen (T) en vivero INTA; ² procedencia de semillas Challhuaco (Ch) y Ñirihuau (Ñ) en vivero UNRN; y ³ procedencia de semilla Catritre (Ca), Lago Epulaufquen (E) y Pilo Lil (PL) en vivero INTA. Letras distintas indican diferencias significativas entre los distintos análisis; en mayúsculas subrayado los análisis entre viveros (2.a; $p= 0.03$); en mayúscula y negrita los análisis entre especie-procedencias en todos los viveros (2.b; $p < 0.001$); en minúscula y color (igual a los indicados en la Tabla 4.2) los análisis entre las procedencias de semillas: **2.c=** en azul *N. alpina* INTA, en naranja *N. antarctica* UNRN, y en verde *N. obliqua* INTA. También se indica en minúscula y subrayado el análisis por especie entre los diferentes ambientes de producción: **2.d=** en rojo y subrayado *N. alpina*, y en marrón y subrayado *N. obliqua*.

Viveros	Media de % de ectomicorrización					Por vivero
	<i>N alpina</i> ¹	<i>N antarctica</i> ²	<i>N dombeyi</i>	<i>N obliqua</i> ³	<i>N pumilio</i>	
UNRN†		Ch: 90 A - a Ñ: 73 ABC - b	63 BC	64 BC - b		72 A
FBP†	69 BC - a		50 CD		72 ABC	66 AB
INTA††	C: 32 D - b - b T: 74 ABC - a - a			Ca: 61 BC - b - b E: 61 BC - b - b PL: 76 AB - a - a	59 BC	60 B
<i>p</i> 2.c	<0.001	0.01		0.03		
<i>p</i> 2.d	<0.001		0.05	0.04	0.2	

Con respecto a la riqueza de ectomorfotipos en los plantines (pMT) también hubo diferencias entre los viveros ($p < 0.001$). La riqueza de pMT fue significativamente mayor en los viveros UNRN (cinco) e INTA (cuatro) en comparación con FBP (tres; Tabla 4.4). Esta diferencia entre los tres viveros analizados también se evidenció en las abundancias relativas de los pMT. La riqueza total de pMT en cada vivero fueron INTA 16 pMT, UNRN 13 pMT, y FBP 7 pMT (Tabla 4.5). Entre los ectomorfotipos más abundantes en los tres viveros se observó que: pMT 1 presentó altas abundancias en los tres viveros; pMT 11 y pMT 19 presentó altas abundancias en UNRN y FBP; pMT 3 y pMT 5 en UNRN y pMT 15 presentó altas abundancias en INTA. Los ectomorfotipos pMT1, pMT3, pMT8, pMT11, pMT13, pMT15 y pMT19 se observaron en los tres viveros (Tabla 4.5). Para los índices de diversidad, Shannon y Simpson, también se encontraron diferencias entre los viveros ($p = 0.002$ en ambos índices). La diversidad de Shannon fue significativamente mayor en UNRN en comparación a FBP, mientras que la diversidad de Simpson fue significativamente mayor en FBP en comparación a UNRN; INTA presentó valores intermedios para ambos índices (Tabla 4.4). Los índices de similitud de Jaccard entre los viveros fueron de menor a mayor: 0.24 entre FBP-INTA; 0.26 entre UNRN-FBP; y 0.32 entre UNRN-INTA.

Tabla 4.4. Media de los parámetros de la comunidad EcM en los plantines de *Nothofagus* producidos en viveros de la región Andino Patagónica. **H**= índice de diversidad de Shannon; **D**= índice de diversidad de Simpson. Se presentan las medias y los desvíos estándar. Letras distintas indican diferencias significativas.

Vivero	Riqueza de pMT	H	D
UNRN	5 ± 1 a	1.3 ± 0.3 a	0.3 ± 0.1 b
FBP	3 ± 0.3 b	0.8 ± 0.1 b	0.5 ± 0.1 a
INTA	4 ± 1.4 a	1.0 ± 0.4 ab	0.4 ± 0.2 ab
<i>p</i>	<0.001	0.002	0.002

Tabla 4.5. Frecuencia de cada ectomorfofoto por vivero. * Valor máximo de ocurrencia de un ectomorfofoto en cada vivero (por la combinación especie – procedencia; ver detalles Tabla 4.1); ** presencia del ectomorfofoto en los tres viveros.

pMT	UNRN (n= 4*)	FBP (n= 3*)	INTA (n= 6*)	Compartidos**
pMT 1	4	3	6	X
pMT 2	1		1	
pMT 3	3	1	4	X
pMT 4			2	
pMT 5	2		3	
pMT 6	2		2	
pMT 7	3		2	
pMT 8	3	2	1	X
pMT 9	1		2	
pMT 10			1	
pMT 11	4	1	3	X
pMT 12			2	
pMT 13	1	1	1	X
pMT 14	1		3	
pMT 15	3	1	4	X
pMT 19	3	2	6	X

2.b) En las comparaciones entre distintas especies y procedencia de la semilla de *Nothofagus* (especies-procedencias = 13 niveles) se encontraron los siguientes resultados: al analizar la colonización EcM en cada especie - procedencia observamos que los porcentajes fueron entre 90 y 32 % en los 13 tratamientos (Tabla 4.3); se evidenciaron diferencias significativas entre estas combinaciones ($p < 0.001$). Cuando analizamos estas diferencias por vivero observamos que: en UNRN se observa que *N. antarctica* - Challhuaco presenta los valores más altos de colonización (90 %), *N. antarctica* - Ñirihuau presentó valores intermedios de colonización (73 %); mientras que *N. obliqua* y *N. dombeyi* presentaron los valores de colonización más bajos (64 y 63 % respectivamente). En FBP no se encontraron diferencias en las distintas especies - procedencia; y en INTA se evidenció que *N. pumilio*, *N. obliqua* (Catritre y Epulaufquen), y *N. alpina* - Tromen fueron significativamente mayor que *N. alpina* - Currhué (Tabla 4.6).

Con respecto a la riqueza los pMT también hubo diferencias en los 13 tratamientos (especie - procedencia: $p < 0.001$). La mayor riqueza promedio fueron seis pMT en *N. antarctica* - Challhuaco y Ñirihuau (UNRN) y *N. alpina* - Tromen (INTA), y

resultaron significativamente mayores a *N. alpina* - Currhué (INTA, dos pMT); *N. antarctica* - Ñirihuau (seis pMT) y *N. dombeyi* - La Angostura (tres pMT) no tuvieron diferencias en la riqueza similar de pMT; no se realizaron el resto de las comparaciones de tratamientos (Tabla 4.6).

Para los índices de diversidad, Shannon y Simpson, también se encontraron diferencias entre las combinaciones de especies-procedencias de semillas ($p < 0.001$ en ambos índices). La mayor diversidad, medida con el índice de Shannon, se encontró en *N. antarctica* - Ñirihuau (1.5) y fue significativamente mayor a *N. alpina* - Currhué, que fue el tratamiento con menor diversidad (0.3), el resto de las combinaciones especies-procedencias presentaron valores intermedios. Para la diversidad de Simpson se encontró que *N. alpina* - Currhué presentó mayor diversidad, y significativamente mayor a *N. alpina* - Tromen, *N. antarctica* - Ñirihuau y *N. dombeyi* - Lago Moreno. En ambos índices de diversidad, Shannon y Simpson, dentro de los viveros UNRN y FBP no se evidenciaron diferencias entre las especies-procedencias pertenecientes a cada uno, mientras que en INTA se encontró que hay diferencia entre la mayoría de los tratamientos (Tabla 4.6).

Tabla 4.6. Media de los parámetros de la comunidad EcM en los plantines de *Nothofagus* producidos en viveros de la región Andino Patagónica analizados entre las distintas especies - procedencias de semilla (ítem 2.b). **Procedencia**= procedencia de semillas; **Riqueza**= de pMT; **H**= índice de diversidad de Shannon; **D**= índice de diversidad de Simpson; **NA**= no analizados. Se presentan las medias y los desvíos estándar. Letras distintas indican diferencias significativas para cada variable.

Vivero	Especie	Procedencia	Riqueza	H	D
UNRN	<i>N. antarctica</i>	Challuaco	6 ± 1.4 a	1.2 ± 0.4abc	0.37 ± 0.2 bc
		Ñirihuau	6 ± 1.3 a	1.5 ± 0.2 a	0.29 ± 0.1 c
	<i>N. dombeyi</i>	Lago Moreno	5 ± 1 NA	1.3 ± 0.2 ab	0.32 ± 0.1 c
	<i>N. obliqua</i>	El Bolsón	4 ± 0.8 NA	1 ± 0.2abc	0.43 ± 0.1 bc
FBP	<i>N. alpina</i>	Lanín	3 ± 0 NA	0.7 ± 0.1 cd	0.57 ± 0.1 ab
	<i>N. dombeyi</i>	La Angostura	3 ± 0.6 a	0.8 ± 0.2 bcd	0.49 ± 0.1 abc
	<i>N. pumilio</i>	S.M. de los Andes	3 ± 0.NA	0.8 ± 0.1 bcd	0.47 ± 0.1 bc

Continuación Tabla 4.6.

Vivero	Especie	Procedencia	Riqueza	H	D
INTA	<i>N. alpina</i>	Currhué	2 ± 0.8 b	0.3 ± 0.3 d	0.77 ± 0.2 a
		Tromen	6 ± 1.6 a	1.4 ± 0.1 ab	0.29 ± 0.1 c
	<i>N. obliqua</i>	Catritre	4 ± 0.5 NA	1.1 ± 0.2 abc	0.38 ± 0.1 bc
		Epulaufquen	3 ± 0.8 NA	0.9 ± 0.3 bcd	0.47 ± 0.1 bc
		Pilo Lil	4 ± 2.7 NA	1.1 ± 0.4 abc	0.38 ± 0.2 bc
	<i>N. pumilio</i>	Challuaco	5 ± 1.2 NA	1.2 ± 0.3 abc	0.37 ± 0.1 bc
<i>p</i>			<0.001	<0.001	<0.001

2.c) En las comparaciones entre las distintas procedencias de semillas en las mismas especies de plantines y el mismo ambiente de producción (tratamiento= procedencia de semilla; *N. alpina* INTA con dos niveles, *N. antarctica* UNRN con dos niveles y *N. obliqua* INTA con tres niveles) se encontraron los siguientes resultados:

Para *N. alpina* INTA se evidenciaron diferencias estadísticamente significativas en todas las variables analizadas. La colonización ectomicorrícica ($p < 0.001$; Tabla 4.3), la riqueza de pMT ($p < 0.001$) y la diversidad de Shannon ($p < 0.001$) fueron mayores en los individuos con procedencia de Tromen comparado con los de Currhué, en tanto que la diversidad de Simpson ($p < 0.001$) la diferencia fue inversa, mayor en los individuos con procedencia de Currhué comparado con los de Tromen (Tabla 4.7). El índice de similitud de Jaccard entre ambas procedencias de semillas fue de 0.13.

En *N. antarctica* UNRN la única variable que presentó diferencia entre las distintas procedencias fue el porcentaje de colonización ($p = 0.01$) encontrando que los individuos procedentes de Challuaco presentaron una mayor colonización (90 %) con respecto a los de Ñirihuau (73 %; Tabla 4.3). La riqueza de pMT y los dos índices de diversidad no presentaron diferencias entre las procedencias (riqueza: $p = 0.1$, H: $p = 0.2$, D: $p = 0.3$; Tabla 4.7), y la similitud entre ambas procedencias de semillas fue de 0.32.

En *N. obliqua* INTA la única variable que presentó diferencia entre las distintas procedencias fue el porcentaje de colonización ($p = 0.03$) encontrando que los individuos procedentes de Pilo Lil presentaron una mayor colonización (76 %) con respecto a los de Catritre y Epulaufquen (61 %; Tabla 4.3). La riqueza de pMT y los dos índices de diversidad no presentaron diferencias entre las procedencias (riqueza: $p = 0.4$, H: $p = 0.7$, D: $p = 0.8$; Tabla 4.7). Los índices de similitud de Jaccard entre las distintas combinaciones

de pares de procedencia fueron: Catritre - Epulaufquen= 0.25, Epulaufquen - Pilo Lil= 0.22, y Catritre - Pilo Lil= 0.21.

Tabla 4.7. Media de los parámetros de la comunidad EcM en los plantines de *Nothofagus* producidos en viveros de la región Andino Patagónica analizados entre las distintas procedencias de semillas en las mismas especies y mismo ambiente de producción (ítem 2.c). **H**= índice de diversidad de Shannon; **D**= índice de diversidad de Simpson; **N**= medias y desvíos estándar para cada variable. Letras distintas indican diferencias significativas.

Vivero	Especie	Procedencia de semilla	Riqueza de pMT		H		D	
			N	p	N	p	N	p
UNRN	<i>N. antarctica</i>	Challuaco	6 ± 1.4	0.1	1.2 ± 0.4	0.2	0.37 ± 0.2	0.3
		Ñirihuau	6 ± 1.3		1.5 ± 0.2		0.29 ± 0.1	
INTA	<i>N. alpina</i>	Currhué	2 ± 0.8 b	<0.001	0.3 ± 0.3 b	<0.001	0.77 ± 0.2 a	<0.001
		Tromen	6 ± 1.6 a		1.4 ± 0.1 a		0.29 ± 0.1 b	
	<i>N. obliqua</i>	Catritre	4 ± 0.5	0.4	1.1 ± 0.2	0.7	0.38 ± 0.1	0.8
		Epulaufquen	3 ± 0.8		0.9 ± 0.3		0.47 ± 0.1	
		Pilo Lil	4 ± 2.7		1.1 ± 0.4		0.38 ± 0.2	

En los mapas de calor de las abundancias relativas de los pMT, para las distintas procedencias de semillas en las mismas especies y ambientes de producción, se visualiza que: en *N. alpina* INTA las dos procedencias tienen distintas abundancias relativas de pMT, pMT1 y pMT19 tienen altas abundancias en ambas procedencias de semillas (Currhué y Tromen); en tanto que en *N. alpina* - Currhué se observa pMT14, y en *N. alpina* - Tromen se observan ocho ectomorfortipos (pMT3, pMT4, pMT5, pMT6, pMT7, pMT9, pMT11 y pMT12; Figura 4.5 A). En *N. antarctica* UNRN se observan diferencias entre las procedencias de semillas Ñirihuau y Challuaco, aunque hay un grupo que se conforma con individuos de ambas procedencias (Figura 4.5 B). En *N. obliqua* INTA se observa un grupo conformado por cuatro individuos de procedencia Catritre y que se caracteriza por los ectomorfortipos pMT3 y pMT14, mientras que los provenientes de Epulaufquen y Pilo Lil forman grupos combinando estas dos procedencias (Figura 4.5 C).

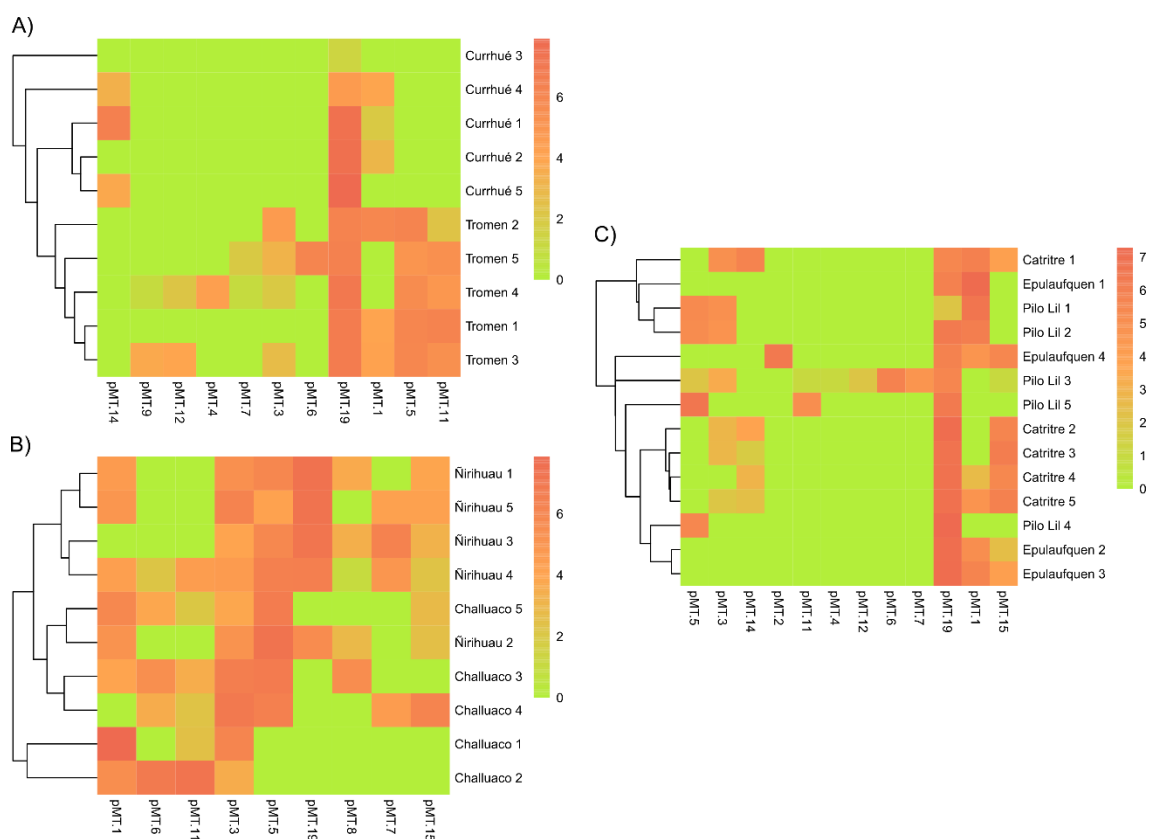


Figura 4.5. Comparaciones de las distintas procedencias de semillas en la abundancia relativa de ectomorfofotipos (pMT) en plantines de la misma especie de *Nothofagus* y mismo ambiente de producción (vivero) de la región Andino Patagónica. En **A)** *N. alpina* INTA, **B)** *N. antarctica* UNRN, y **C)** *N. obliqua* INTA.

2.d) En las comparaciones de las distintas procedencias de semillas y ambientes de producción en una especie dada (tratamiento= procedencia de semilla - vivero; *N. alpina* con tres niveles, *N. dombeyi* con dos niveles, *N. obliqua* con cuatro niveles, *N. pumilio* con dos niveles) se encontraron los siguientes resultados:

Para *N. alpina* se evidenciaron diferencias estadísticamente significativas en todas las variables analizadas ($p < 0.001$ en todos los análisis). La colonización ectomicorrícica fue significativamente mayor en los individuos de INTA-Tromen (74 %) y FBP-Lanín (68 %), en comparación con los individuos INTA-Currhué (32 %; Tabla 4.3). La riqueza de pMT fue significativamente mayor en los individuos de INTA-Tromen (6 pMT), en comparación con los individuos de FBP-Lanín (3 pMT) e INTA-Currhué (2 pMT). La diversidad de Shannon fue significativamente mayor en los individuos de INTA-Tromen (1.4), en comparación con los individuos de INTA-Currhué (0.3), mientras que los provenientes de FBP-Lanín presentaron valores de diversidad intermedios (0.7), y la

diversidad de Simpson fue significativamente mayor en los individuos de FBP-Lanín (0.77) e INTA-Currhué (0.57), en comparación con los individuos de INTA-Tromen (0.29; Tabla 4.8). La similitud entre las distintas combinaciones de pares de procedencia para *N. alpina* fue: 0.25 entre FBP-Lanín/INTA-Currhué, y 0.13 entre las combinaciones INTA-Tromen/INTA-Currhué e INTA-Tromen/FPB-Lanín.

Los análisis de *N. dombeyi* evidenciaron diferencias estadísticamente significativamente en la riqueza de pMT ($p= 0.01$), el índice de Shannon ($p= 0.01$) y de Simpson ($p= 0.03$). La colonización ectomicorrícica no presentó diferencias entre los individuos provenientes de UNRN-Lago Moreno (63 %) y FBP-La Angostura (50 %; $p= 0.05$; Tabla 4.3). La riqueza de pMT y el índice de diversidad de Shannon fueron significativamente mayor en los individuos provenientes de UNRN-Lago Moreno (5 pMT y $H= 1.3$) en comparación con los de FBP-La Angostura (2 pMT y $H= 0.8$). Mientras que, el índice de diversidad de Simpson fue significativamente mayor en los individuos de FBP-La Angostura (0.4) en comparación con los individuos de UNRN-Lago Moreno (0.3; Tabla 4.8). La similitud, medida con el índice de Jaccard, entre UNRN-Lago Moreno/FPB-La Angostura fue de 0.27.

Para *N. obliqua* se evidenció diferencias estadísticamente significativamente en la colonización ectomicorrícica ($p= 0.04$), la colonización fue significativamente mayor en los individuos de INTA-Pilo Lil (76 %) en comparación con los individuos de UNRN-El Bolsón (63 %), INTA-Catritre e INTA-Epulaufquen (61 %; Tabla 4.3). El resto de las variables analizadas no presentaron diferencias entre los distintos viveros-procedencias (La riqueza de pMT: $p= 0.5$; $H: p= 0.7$; $D: p= 0.9$; Tabla 4.8). La similitud entre las distintas combinaciones de pares de procedencia para *N. obliqua* fue: 0.25 entre INTA-Catritre/INTA-Epulaufquen, 0.22 entre INTA-Epulaufquen/INTA-Pilo Lil, 0.21 entre INTA-Catritre/INTA-Pilo Lil y UNRN-El Bolsón/INTA-Epulaufquen, 0.20 entre UNRN-El Bolsón/INTA-Catritre, y 0.19 entre UNRN-El Bolsón/INTA-Pilo Lil.

Los análisis en *N. pumilio* evidenciaron diferencias estadísticamente significativas en la riqueza de pMT ($p= 0.008$) y el índice de diversidad de Shannon ($p= 0.003$). La colonización ectomicorrícica y el índice de diversidad de Simpson no presentaron diferencias entre los individuos provenientes de FBP-San Martín de los Andes e INTA-Challhuaco (% colonización: $p= 0.2$; $D: p= 0.08$; Tabla 4.3 y Tabla 4.8). La riqueza de pMT

y el índice de diversidad de Shannon fueron significativamente mayor en los individuos de individuos provenientes de INTA-Challhuaco (5 pMT y H= 1.2) en comparación con los de FBP-San Martín de los Andes (3 pMT y H= 0.8; Tabla 4.8). Entre ambos viveros-procedencias de semillas, INTA-Challhuaco/FPB-San Martín de los Andes, la similitud fue 0.21.

Tabla 4.8. Media de los parámetros de la comunidad EcM en los plantines de *Nothofagus* producidos en viveros de la región Andino Patagónica analizados entre las distintas procedencias de semillas y ambientes de producción en una especie dada (ítem 2.d). **H**= índice de diversidad de Shannon; **D**= índice de diversidad de Simpson; **N**= medias y desvíos estándar para cada variable. Letras distintas indican diferencias significativas.

Especie	Vivero	Procedencia de semilla	Riqueza de pMT		H		D	
			N	p	N	p	N	p
<i>N. alpina</i>	FBP	Lanín	3 ± 0 b	<0.001	0.7 ± 0.1 b	<0.001	0.57 ± 0.1 a	<0.001
	INTA	Currhué	2 ± 0.8 b		0.3 ± 0.3 c		0.77 ± 0.2 a	
		Tromen	6 ± 1.6 a		1.4 ± 0.1 a		0.29 ± 0.1 b	
<i>N. dombeyi</i>	UNRN	Lago Moreno	5 ± 1 a	0.01	1.3 ± 0.2 a	0.01	0.32 ± 0.1 b	0.03
	FBP	La Angostura	3 ± 0.6 b		0.8 ± 0.2 b		0.49 ± 0.1 a	
<i>N. obliqua</i>	UNRN	El Bolsón	4 ± 0.8	0.5	1 ± 0.2	0.7	0.43 ± 0.1	0.9
	INTA	Catritre	4 ± 0.5		1.1 ± 0.2		0.38 ± 0.1	
		Epulaufquen	3 ± 0.8		0.9 ± 0.3		0.47 ± 0.1	
		Pilo Lil	4 ± 2.7		1.1 ± 0.4		0.38 ± 0.2	
<i>N. pumilio</i>	FBP	S.M. de los Andes	3 ± 0 b	0.008	0.8 ± 0.1 b	0.03	0.47 ± 0.1	0.08
	INTA	Challuaco	5 ± 1.2 a		1.2 ± 0.3 a		0.37 ± 0.1	

En los mapas de calor de las abundancias relativas de los pMT, para las distintas combinaciones vivero-procedencias de semillas en las mismas especies, se observa que: en *N. alpina* se conforman agrupaciones con respecto a los distintos viveros-procedencias, los individuos de INTA-Tromen se caracterizan por los ectomorfitipos pMT3, pMT4, pMT5, pMT6, pMT7, pMT9, pMT11 y pMT12, los individuos FBP-Lanín se caracterizan por los ectomorfitipos pMT1 y pMT15, en tanto que INTA-Currhué se caracteriza por los ectomorfitipos pMT1 y pMT14 (Figura 4.6 A). En el caso de *N. dombeyi* se visualizan agrupaciones con respecto a los distintos viveros-procedencias, los individuos de UNRN-Lago Moreno presentan altas abundancias de los ectomorfitipos pMT1, pMT3, pMT11, pMT15 y pMT19; mientras que los individuos de

FBP-La Angostura presentaron altas abundancias de pMT1 y pMT11 (Figura 4.6 B). Para *N.obliqua* no se visualizan diferencias entre los distintos viveros-procedencias, sin embargo hay un par de grupos bien definidos: uno con cuatro individuos de UNRN-El Bolso que presentan los ectomorfotipos pMT2, pMT9 y pMT11; y otro grupo con cuatro individuos de INTA-Catritre y se caracteriza por los ectomorfotipos pMT3, pMT14 y pMT15 (Figura 4.6 C). En el caso del mapa de calor de *N. pumilio* no se observa una diferenciación entre los distintos viveros-procedencias con respecto a las abundancias relativas de los ectomorfotipos (Figura 4.6 D).

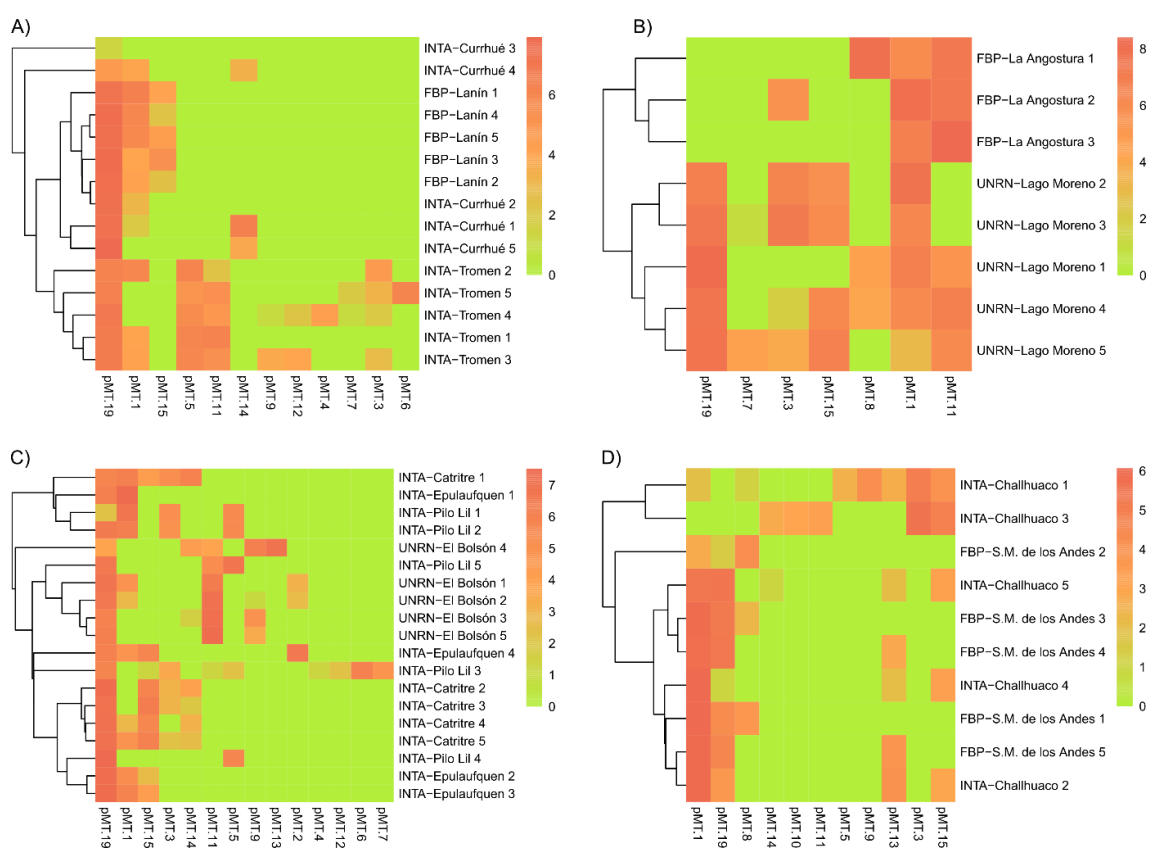


Figura 4.6. Comparaciones de las distintas procedencias de semillas y ambientes de producción en la abundancia relativa de ectomorfotipos (pMT) en plantines de *Nothofagus* producidos en viveros de la región Andino Patagónica. En **A)** *N. alpina*, **B)** *N. dombeyi*, **C)** *N. obliqua*, y **D)** *N. pumilio*.

Interacción Entre El Ambiente Productivo y El Ambiente Natural (Ítem 3)

Del análisis del ensayo interacción de plantines de *N. alpina* - Tromen y *N. obliqua* - Pilo Lili, analizando cinco individuos de ambas especies al momento de retirar del vivero (T1= ambiente productivo), y 14 individuos de *N. alpina* y nueve de *N. obliqua* implantados en condiciones naturales de matorral (T2= ambiente natural) en los cuatro tratamientos de raleo (0, 30, 50 y 70 %) en las parcelas implantadas, se deducen los siguientes resultados:

Supervivencia Y Crecimiento De Los Plantines

Al analizar la supervivencia de los plantines producidos en vivero y luego de crecer por cuatro temporadas en el ambiente natural, *N. alpina* - Tromen presentó tasas de supervivencia superiores a *N. obliqua* - Pilo Lil en todos los raleos. *N. alpina* tuvo mejor desempeño (supervivencia de 100 a 80 %) en las parcelas control y raleos bajos, pero no sobrevivió en el raleo intenso (70 %). Mientras que *N. obliqua* presentó mayor supervivencia (del 60 %) en los raleos bajos e intermedios (30 y 50 %; Tabla 4.9). Respecto del desarrollo, los plantines de *N. alpina* producidos en vivero fueron llevados al campo con cinco años de edad, una altura promedio de 107 cm y 0.30 cm de diámetro (T1); tras cuatro temporadas en el ambiente natural los individuos crecieron a una tasa de 11.75 cm año⁻¹ en altura y 0.055 cm año⁻¹ en diámetro, en promedio crecieron 47 cm en altura y 0.22 cm en diámetro en el transcurso del ensayo (T2; Tabla 4.10). Mientras que los plantines de *N. obliqua* se llevaron al campo con tres años de edad, midiendo en promedio 188 cm de alto y 0.46 cm de diámetro (T1); tras las cuatro temporadas en el campo los plantines supervivientes de *N. obliqua* crecieron a una tasa de 9.25 cm año⁻¹ en altura y 0.078 cm año⁻¹ en diámetro, en promedio crecieron 37 cm de alto y 0.31 cm de diámetro en el transcurso del ensayo (T2). En cuanto a la relación altura / diámetro, en ambas especies, hubo una disminución luego de cuatro temporadas de crecimiento en el ambiente natural (Tabla 4.10).

Tabla 4.9. Supervivencia de plantines de *Nothofagus* proveniente de producción en el vivero de INTA e implantados en el matorral de la región Andino Patagónica con manejo forestal. **T1**= plantines provenientes del ambiente productivo e implantados en el ambiente natural; **T2**= plantines luego de cuatro temporadas en el ambiente natural; **T2-0**= parcela P7 sin raleo implantada; **T2-30**= P6 con 30 % raleo implantada; **T2-50**= P4 con 50 % raleo implantada; **T2-70**= P2 con 70 % raleo implantada.

Raleo (%)	<i>N. alpina</i>			<i>N. obliqua</i>		
	T1	T2	Supervivencia (%)	T1	T2	Supervivencia (%)
T2-0	5	5	100	5	2	40
T2-30	5	5	100	5	3	60
T2-50	5	4	80	5	3	60
T2-70	5	0	0	5	1	20
Total	20	14	70	20	9	45

Tabla 4.10. Crecimiento de los plantines de *Nothofagus* proveniente de producción en el vivero de INTA e implantados en el matorral de la región Andino Patagónica con manejo forestal. **T1**= plantines provenientes del ambiente productivo e implantados en el ambiente natural; **T2**= plantines luego de cuatro temporadas en el ambiente natural; **Δ**= diferencia entre T1 y T2. Se presentan las medias y los desvíos estándar.

Crecimiento	<i>N. alpina</i>			<i>N. obliqua</i>		
	T1 (n= 25)	T2 (n= 14)	Δ	T1 (n= 25)	T2 (n=9)	Δ
Altura (cm)	107 ± 29	154 ± 48	47	188 ± 35	226 ± 75	37
Diámetro (cm)	0.3 ± 0.1	0.52 ± 0.2	0.22	0.46 ± 0.1	0.77 ± 0.2	0.31
A/D	376 ± 71	343 ± 199	-33	425 ± 105	316 ± 82	-109

Micorrización De Los Plantines

En ambas especies forestales, *N. alpina* y *N. obliqua*, se evidenció que la colonización ectomicorrícica total no varió entre el ambiente productivo (T1) y el ambiente natural de matorral (T2) (*N. alpina*: $p= 0.9$; *N. obliqua*: $p= 0.06$; Tabla 4.11). Mientras que, ambas especies la riqueza de pMT evidenció un aumento luego de cuatro temporadas en el ambiente natural ($T1 < T2$; *N. alpina*: $p= 0.008$, *N. obliqua*: $p= 0.005$; Tabla 4.11). Cuando analizamos el índices de diversidad de Shannon (H) se observa una tendencia a aumentar en T2, comparado con T1, en las dos especies de *Nothofagus*, este aumento sólo resultó significativo en *N. obliqua* ($p= 0.01$; *N. alpina*: $p= 0.9$; Tabla 4.11). Cuando analizamos el índice de diversidad de Simpson (D) observamos que en *N. alpina* no hay diferencias entre ambos ambientes (T1 vs T2; $p= 0.6$), mientras que en *N. obliqua*

se evidenció un aumento significativo en T2 comparado T1 ($p= 0.4$; Tabla 4.11). En cuanto al índice de similitud de Jaccard los valores más altos se encontraron entre ambas especies en T1 (0.31) y en T2 (0.33; Tabla 4.12).

Tabla 4.11. Ectomicorrización de los plantines de *Nothofagus* del ensayo de interacción entre el ambiente productivo y el ambiente natural, de matorral de la región Andino Patagónica. **H**= índice de diversidad de Shannon; **D**= índice de diversidad de Simpson; **T1**= plantines provenientes del ambiente productivo e implantados en el ambiente natural; **T2**= plantines luego de cuatro temporadas en el ambiente natural (n= depende de supervivencia; Tabla 4.9); **T2-0**= parcela P7 sin raleo implantada; **T2-30**= P6 con 30 % raleo implantada; **T2-50**= P4 con 50 % raleo implantada; **T2-70**= P2 con 70 % raleo implantada. * Para *N. alpina* T2-70 no hubo individuos supervivientes; ** dato único del individuo de *N. obliqua* T2-70 superviviente. Se presentan las medias y los desvíos estándar. Letras distintas por columna indican diferencias significativas.

Especie	Tratamiento	Colonización total (%)	Riqueza de pMT	H	D
<i>N. alpina</i>	T1	74 ± 6	6 ± 2 b	1.4 ± 1.0	0.7 ± 0.7
	T2	74 ± 5	9 ± 2 a	1.6 ± 1.0	0.7 ± 0.7
	<i>P</i>	0.9	0.008	0.09	0.6
	T2-0	76 ± 5	9 ± 0.1 a	1.8 ± 0.1 a	0.8 ± 0.1
	T2-30	76 ± 3	10 ± 1 a	1.9 ± 0.1 a	0.8 ± 0.1
	T2-50	69 ± 5	7 ± 1 b	1.4 ± 0.1 b	0.7 ± 0.1
	T2-70 *	-	-	-	-
	<i>p</i> (raleo)	0.08	0.01	0.0007	0.2
	<i>p</i> (raleo ²)	0.2	0.0002	0.0006	
	<i>N. obliqua</i>	T1	76 ± 7	4 ± 3 b	1.1 ± 1.1 b
T2		68 ± 7	8 ± 1 a	1.6 ± 1.6 a	0.7 ± 0.7 a
<i>P</i>		0.06	0.005	0.01	0.04
T2-0		67 ± 15	7 ± 1	1.6 ± 0.1	0.8 ± 0.02
T2-30		68 ± 8	8 ± 1	1.5 ± 0.2	0.8 ± 0.08
T2-50		70 ± 4	8 ± 1	1.7 ± 0.1	0.8 ± 0.03
T2-70 **		66	7	1.40	0.68
<i>p</i> (raleo)		0.8	0.7	0.7	0.9
<i>p</i> (raleo ²)	0.7	0.2	0.2	0.1	

Tabla 4.12. Índice de similitud de Jaccard de los plantines los plantines de *Nothofagus* del ensayo de interacción entre el ambiente productivo y el ambiente natural, de matorral de la región Andino Patagónica. **T1**= plantines provenientes del ambiente productivo e implantados en el ambiente natural; **T2**= plantines luego de cuatro temporadas en el ambiente natural.

	<i>N. alpina</i> T1	<i>N. alpina</i> T2	<i>N. obliqua</i> T1	<i>N. obliqua</i> T2
<i>N. alpina</i> T1	-	0.19	0.31	0.20
<i>N. alpina</i> T2			0.19	0.33
<i>N. obliqua</i> T1			-	0.17
<i>N. obliqua</i> T2				-

En el total del ensayo de interacción se registró la presencia de 19 pMT, las características de cada uno de los grupos se detallan en la Tabla suplementaria 4.5. En *N. alpina* se observaron seis pMT en T1 y T2 (pMT1, pMT3, pMT4, pMT9, pMT11 y pMT19), y *N. obliqua* se observaron cinco pMT compartidos entre ambos ambientes (pMT1, pMT3, pMT4, pMT11 y pMT19). De todos los pMT: pMT1, pMT3, pMT4, pMT11 y pMT19 se observaron en ambos ambientes y especies (Tabla 4.13). Se registraron cuatro pMT exclusivos en *N. alpina* T1, cinco pMT exclusivos en *N. obliqua* T1, y nueve pMT exclusivos del ambiente natural en cada especie (Tabla 4.13).

En cuanto a las abundancias relativas de pMT se observó que los grupos morfológicos con mayores abundancias en ambas especies y ambos ambientes (T1 y T2) fueron: pMT 19, pMT 1 y pMT 11; el ectomorfo tipo pMT 5 se observó únicamente en vivero. El mapa de calor de las abundancias de *N. alpina* muestra tres grupos, un grupo con los individuos de T1 y un individuo de T2 con raleo intermedio (T2-30); y dos grupos con la mayoría de los individuos de T2 (Figura 4.7 a). El mismo análisis para *N. obliqua* muestra dos grupos, ambos con individuos de T1 y T2 (Figura 4.7 c). El análisis multivariado muestra que para ambas especies estas diferencias entre los plantines de vivero y del matorral son significativas (*N. alpina*: $r^2= 0.6065$, $p= 0.001$, *N. obliqua*: $r^2= 0.532$, $p= 0.002$; Figura 4.7 b y d).

Tabla 4.13. Abundancias relativas de los ectomorfitipos en los plantines de *Nothofagus* del ensayo de interacción entre el ambiente productivo y el ambiente natural, de matorral de la región Andino Patagónica con manejo forestal. **T1**= plantines provenientes del ambiente productivo e implantados en el ambiente natural; **T2**= plantines luego de cuatro temporadas en el ambiente natural. * X ectomorfitipos compartidos entre vivero y matorral; ** X compartidos en ambas especies en vivero y matorral.

Ectomorfitipo (pMT)	<i>N. alpina</i> de Tromen			<i>N. obliqua</i> de Pilo Lili			Ambas especies**
	T1	T2	Compartidos*	T1	T2	Compartidos*	
pMT 1	7.3	36.2	X	15.7	29.5	X	X
pMT 2	0.0	6.4		0.0	8.3		
pMT 3	3.4	4.2	X	6.4	3.6	X	X
pMT 4	1.6	2.2	X	0.2	2.6	X	X
pMT 5	21.6	0.0		24.9	0.0		
pMT 6	5.3	0.0		5.5	0.0		
pMT 7	2.3	0.0		3.0	0.0		
pMT 8	0.0	3.2		0.0	7.5		
pMT 9	1.2	1.1	X	0.0	0.8		
pMT 10	0.0	3.6		0.0	0.3		
pMT 11	16.7	4.8	X	5.0	9.4	X	X
pMT 12	3.2	0.0		0.5	0.0		
pMT 13	0.0	1.2		0.0	2.0		
pMT 14	0.0	0.8		0.0	1.4		
pMT 15	0.0	0.1		0.2	0.0		
pMT 16	0.0	11.2		0.0	2.3		
pMT 17	0.0	4.1		0.0	4.9		
pMT 18	0.0	2.1		0.0	2.2		
pMT 19	37.5	18.8	X	39.4	25.1	X	X

Efecto Del Manejo Forestal

En *N. alpina* se observa una tendencia a disminuir la simbiosis EcM al aumentar el raleo. Estas diferencias sólo son significativas en la riqueza de ectomorfitipos y la diversidad (riqueza: $p= 0.01$, H: $p= 0.0007$; Tabla 4.11). En cuanto a *N. obliqua* no se evidenciaron diferencias en la simbiosis EcM con el aumento de la intensidad de raleo (Tabla 4.11), estos valores tendieron a ser más bajos que en *N. alpina*. En los análisis multivariados de las abundancias de ectomorfitipos se evidenció un ajuste con la intensidad de raleo únicamente en *N. obliqua* ($r^2= 0.4$, $p= 0.04$; Figura 4.7 d).

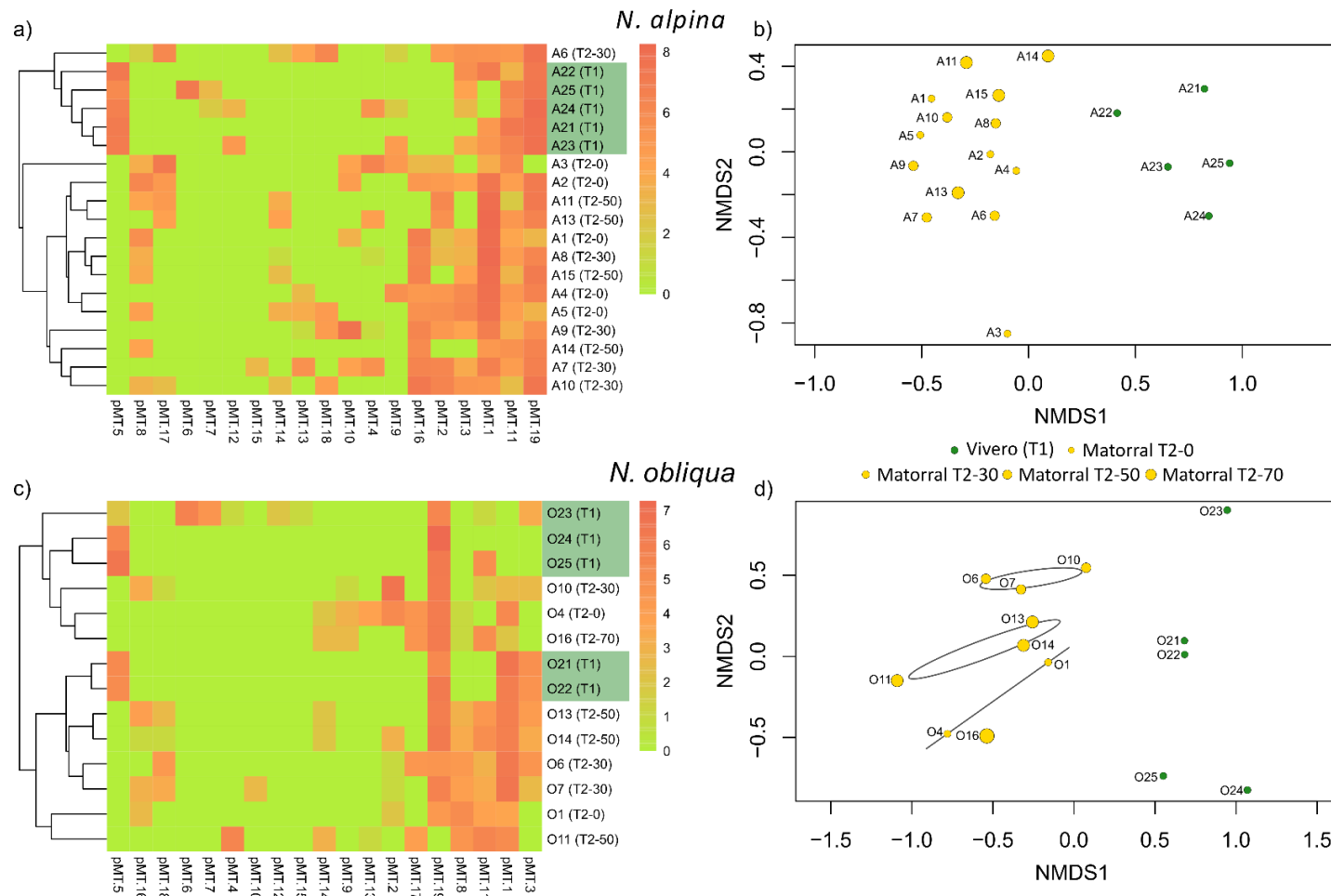


Figura 4.7. Análisis de ectomorfortipos (pMT) en los plantines de *N. alpina* y *N. obliqua* producidos en el vivero de INTA Bariloche y luego de trasplantados y desarrollados por cuatro años en el matorral de la región Andino Patagónica con manejo forestal. Se presentan los **a y d)** mapa de calor y **b y c)** análisis multivariado de las abundancias de pMT. En los mapas de calor se especifica entre paréntesis el tratamiento al que pertenece: **T1=** ambiente productivo; **T2=** ambiente natural; **número=** intensidad de raleo (0, 30, 50 y 70 %). En los gráficos multivariados: **verde=** T1; **amarillo=** T2. El aumento de tamaño de los círculos amarillos (T2) indican mayores intensidades de raleo.

Discusión

Colonización EcM En Adultos De N. antarctica

Al igual que en los ambientes de bosques la especie *N. antarctica*, establecida naturalmente en el matorral, posee colonización EcM. Además, los porcentajes de colonización (84 % promedio en adultos) fueron similares a los encontrados por Diehl *et al.* (2008) en tres bosques de *Nothofagus* de las provincias de Neuquén y Río Negro, con valores de precipitaciones entre 500 y 2250 mm anuales, durante el verano. Las autoras mencionan valores medios de colonización del 75 ± 13 % en *N. antarctica* (950 a 2250 mm anuales). Así mismo en el trabajo citan valores de 73 a 79 % para otras especies del género (*N. pumilio* [800 a 1500 mm anuales], *N. nervosa*, *N. obliqua* y *N. dombeyi* [>1700 mm anuales]). Sin embargo, otros autores han registrado valores de colonizaciones más altos para otras especies de *Nothofagus* en la región. Como es el caso de Fernández *et al.* (2015) y Longo *et al.* (2011) quienes han trabajado en bosques de *N. alpina* y *N. pumilio* de las provincias de Neuquén y Río Negro, respectivamente, y han encontrado porcentajes de colonización entre 89 y 90 % para estas dos especies en las temporadas de otoño y primavera, en ambos trabajos. Como se mencionó anteriormente, los suelos donde se desarrollan estos bosques Andino Patagónicos se caracterizan por presentar baja disponibilidad de P para las plantas (Mazzarino y Gobbi, 2005). En este sentido, los resultados aquí presentados y los ya citados sustentan la hipótesis propuesta por Diehl *et al.* (2008), quienes plantearon que esta asociación simbiótica es posiblemente un mecanismo de adaptación de estas especies de *Nothofagus* a los ambientes Patagónicos facilitando la absorción de nutrientes (principalmente fósforo).

Con respecto a los ectomorfortipos (MT) en los adultos de *N. antarctica*, se encontró que de los 32 ectomorfortipos, la mayoría (56 %) fueron comunes a los tres sitios de matorral, sólo cuatro ectomorfortipos se encontraron en un único sitio (FS= MT8, FN= MT28 y LR= MT3 y MT14). No se observó diferencias en los valores de las abundancias relativas de ectomorfortipos entre los sitios de matorral, pero sí en la riqueza y la distribución de ectomorfortipos. Este comportamiento de los morfotipos podría estar respondiendo a los requerimientos nutricionales y/o ambientales para el desarrollo que tienen las especies de hongos EcM (Colpaert, 1999; Flores *et al.*, 1997; Marín *et al.*, 2018).

Si bien en este trabajo no se realizó las identificaciones moleculares de los ectomorfotipos, algunos de los observados presentan características morfológicas comparables a otros ectomorfotipos encontrados en *Nothofagus* de la región Andino Patagónica y que han sido identificados molecularmente, como por ejemplo el MT27 tiene características morfológicas similar a los ectomorfotipos que se identificaron como *Cenococcum sp. 1* en *N. alpina* (Fernández, 2012), y *Cenococcum geophilum* en *N. antarctica* y *N. pumilio* (Mestre, 2011; Mestre y Fontenla, 2020); el MT31 presentó características morfológicas similares a los ectomorfotipo identificados como *Tricholoma sp. 1* en *N. alpina* (Fernández, 2012) y *Cortinarius macilentus* en *N. antarctica* y *N. pumilio* (Mestre, 2011; Mestre y Fontenla, 2020); y el MT10 presentó características morfológicas similares al ectomorfotipo identificado como *Hymenogastraceae 1* observado en *N. alpina* (Fernández, 2012). Estos tres ectomorfotipos, MT10, MT27 y MT31, se encontraron en los tres sitios de matorral. El material para los análisis moleculares está conservado, y su identificación se realizará en el futuro.

Colonización EcM En Plantines De Especies Forestales Nativas

La colonización ectomicorrícica observada en los plantines de especies de *Nothofagus*, de los tres viveros de la región Andino Patagónica aquí estudiados, estuvieron dentro de los rangos observados por otros autores (Fernández, 2012; Fernández *et al.*, 2013; Fioroní, 2020). Ensayos previos en plantines de *N. alpina* de 24 meses de edad, realizados en el vivero de la EEA INTA Bariloche y con condiciones de cultivo similares a los utilizados en los plantines del mismo vivero de este trabajo, encontraron porcentajes de colonización promedio de 72 en condiciones de invernáculo y 65 % posterior paso a cancha de cría, y se identificaron cuatro ectomorfotipos (Fernández, 2012; Fernández *et al.*, 2013). Mientras que en otro trabajo donde se evaluó el desarrollo de plantines de *N. obliqua* de seis meses de edad cultivados en el mismo vivero, sin fertirriego y utilizando como sustrato una mezcla (1:1) de perlita y suelos de bosque de *N. obliqua*, el porcentaje de colonización promedio fue superior al 40 % y se identificaron seis ectomorfotipos (Fioroni, 2020). Reforzando la hipótesis de que estas especies presentan una alta dependencia con respecto a la micorrización, y destacando

la colonización en estadios de desarrollo muy tempranos, aún en sistemas de producción y sin fuentes de exprofeso de inóculo ectomicorrícico.

Entre los plantines de *Nothofagus* provenientes de los distintos ambientes de producción (viveros) y los implantados en el matorral (ensayo interacción) se registraron 19 ectomorfortipos (pMT). En comparación con otros trabajos, realizados con *N. alpina* (Fernández *et al.*, 2013) y *N. obliqua* (Fioroni, 2020) en invernáculos de viveros de INTA Bariloche, y *N. pumilio* en invernáculos de viveros de INTA Trevelin (Barroetaveña *et al.*, 2009), en este trabajo de tesis se han identificado un número mayor de grupos morfológicos. Este resultado debe confrontarse con la identificación posterior dado que el criterio del operador es variable en este tipo de análisis, sin embargo en plantines suele ser más fidedigno porque se evalúa todo el sistema radical. Por otro lado, observamos que la colonización EcM (colonización total, riqueza de ectomorfortipos e índices de diversidad) varió en los plantines de los distintos viveros (ítem 2.a), y es posible atribuir estas diferencias, principalmente, a las distintas condiciones de cultivo de los viveros. La producción regional tiene diversas metodologías de producción, como se observa en la tabla 4.1. Entre ellos destacan el tipo de sustrato, la frecuencia de riego y la fuente donde proviene el agua, el lugar de cultivo (utilización de macetas y tamaños, cancha de cría), la utilización o no de fertilizantes, el ingreso casual de inóculo natural (de diversas fuentes). Estos aspectos afectan las comunidades de hongos EcM (Fernández *et al.*, 2013; Menkis y Vasaitis, 2011; Rincón *et al.*, 2007; Sousa *et al.*, 2012), y los porcentajes de colonización. El factor edad, es otro aspecto a tener en cuenta; aunque no es claro cómo influye en la micorrización de los plantines en los ambientes productivos.

Así mismo, la colonización ectomicorrícica, la abundancia y la diversidad de ectomorfortipos en los plantines de *Nothofagus*, variaron significativamente entre las distintas especies-procedencia de semillas (2.b), entre las distintas procedencias de semillas dentro de la misma especie en un mismo ambiente de producción (2.c), y entre los distintos ambientes de producción - procedencias de semillas en una misma especie (2.d), encontrando variaciones intra e inter específicas entre las especies de *Nothofagus* cultivadas en distintos viveros de la región. No se han observado diferencias en los siguientes casos: el porcentaje de colonización de *N. dombeyi* y *N. pumilio* entre los

distintos ambientes de producción - procedencias de semillas en una misma especie (2.d); la riqueza de pMT y los índices de diversidad en *N. antarctica* y *N. obliqua* en entre las distintas procedencias de semillas dentro de las mismas especies en un mismo ambiente de producción (2.c); y en *N. obliqua* entre los distintos ambientes de producción - procedencias de semillas en una misma especie (2.d). Esto podría indicarnos que algunos ambientes de producción propician un inóculo común para el desarrollo de EcM, pudiendo tener un efecto destacado en las EcM establecidas en especies cercanas.

En el ensayo de interacción, entre los ambientes de producción y natural, los plantines de *N. alpina*, implantados en el matorral y luego de desarrollarse durante cuatro temporadas en el matorral, presentaron porcentajes de colonización similares a los del vivero (74 %) y una riqueza de EcM mayor en matorral (nueve pMT) en comparación con el vivero (seis pMT). Los valores de colonización aquí mencionados fueron aproximadamente un 20 % menores que los reportados por Fernández *et al.* (2015) en plantines de la misma especie, *N. alpina*, producidos en el mismo vivero (INTA Bariloche) con forma de producción similar y llevados al campo por nueve años dentro de ambientes de bosques en su área de distribución, además también reportaron mayor riqueza de ectomorfortipos, 26 grupos, en comparación con nuestros datos y con los datos de vivero. En el caso de *N. obliqua*, tampoco se evidenciaron diferencias en el porcentaje de colonización entre el vivero y el matorral en esta tesis (76 y 68 % de colonización en vivero y matorral respectivamente), pero sí se evidenciaron diferencias en la riqueza y diversidad de EcM, siendo mayor en el matorral (riqueza= 8, H= 1.6 y D= 0.7) en comparación con el vivero (riqueza= 4, H= 1.1 y D= 0.6). No se encontraron otros trabajos de esta especie en vivero y plantines o juveniles en campo, sin embargo, nuestros resultados son mayores a los obtenidos por Fioroni (2020) que, como ya se mencionó, registró porcentajes de colonización promedio de 40 % y seis ectomorfortipos. Vale recordar que estos plantines tenían seis meses de edad al momento de analizarlos y fueron cultivados sin fertirriego y utilizando otro sustrato, todas estas condiciones pueden explicar la diferencias en la colonización EcM. La procedencia de la semilla, las condiciones de cultivo y la edad de los plantines cuando salen del vivero para su comercialización/distribución son factores importantes a considerar para la producción,

y sugieren una ventana tecnológica a resolver. Así mismo la implantación en ambientes naturales aumenta la diversidad de hongos que colonizan las raíces de estas dos especies de *Nothofagus*, aunque el matorral puede comportarse como un ambiente poco propicio para el desarrollo de estas, y por ende favorecer la riqueza y diversidad de hongos EcM.

Como se mencionó, en este ensayo de interacción se evidenció diferencias entre los ambientes de vivero y campo en el análisis de la simbiosis EcM. En este ensayo se observaron aumentos de la riqueza de ectomorfortipos y abundancias relativas de algunos de ellos, y de los índices de diversidad, desde el ambiente de producción (T1) hacia el ambiente natural (T2). Atribuible, entre otros aspectos, al inóculo disponible en el suelo, que es el responsable de la modificación de la colonización EcM con hongos que se encuentran establecidos naturalmente donde se han implantado los plantines. Las condiciones ambientales del matorral y del suelo en particular no deben descartarse como factores determinantes. La simbiosis EcM está influenciada por las condiciones en la que se desarrollan las plantas, siendo más parecidas en las dos especies (*N. alpina* y *N. obliqua*) en la misma condición (productivo o natural); dado por las condiciones ambientales y de sustrato, y la disponibilidad de inóculo de los dos ambientes. Trabajos realizados en la región Andino Patagónica, analizando la simbiosis EcM en distintas especies de *Nothofagus* han encontrado que hay similitud en los hongos EcM (en riqueza y diversidad) entre distintas especies de este género (*N. alpina*, *N. dombeyi* y *N. obliqua*) y que las diferencias están dadas principalmente por un gradiente altitudinal (Nouhra *et al.*, 2013). Barroetaveña *et al.* (2019) mencionan que la comunidad de hongos EcM de *N. alpina* y *N. obliqua* están estrechamente relacionadas, incluso en aquellas áreas donde la superposición de nicho es baja. El ambiente donde se establecen las plantas (productivo o natural) afecta la colonización EcM, en parte por el aporte del inóculo “natural” disponible para la planta. Además, en las especies del género *Nothofagus* comparten muchos de estos simbioses y tienen la potencialidad de colonización con hongos EcM fuera de su área de distribución natural. Esta potencialidad sería de suma importancia para el establecimiento y desarrollo de los plantines, ya que ayudaría al hospedador a afrontar las condiciones edáficas y ambientales de la región (poco P

disponible en el suelo, condiciones de sequía durante las temporadas de crecimiento, etc).

Supervivencia Y Crecimiento De Los Plantines

En general, *N. alpina* presentó tasas de supervivencia en el matorral total del 70 %, superior a *N. obliqua* que tuvo una supervivencia total del 45 %. Las dos especies presentaron distintos desempeños con relación al raleo; *N. alpina* se desarrolló mejor en las parcelas control y con raleo bajo (30 %), mientras que *N. obliqua* lo hizo con el raleo intermedio. En las parcelas con raleos altos (70 % raleo) ambas especies presentaron muy baja o nula supervivencia (*N. alpina*= nula; *N. obliqua*= 20 %); estos resultados son similares a los reportados por Nacif *et al.* (2020), quienes han realizado un seguimiento de otros plantines de *N. obliqua* implantados en el mismo ambiente y ensayo experimental aquí utilizados, y quienes suponen que en estas parcelas con raleos altos el estrés hídrico, típico de los veranos secos de la región, podría reducir la supervivencia de los árboles. Además, estos resultados reflejan que los matorrales presentan condiciones para el crecimiento y desarrollo de estas dos especies; *N. alpina* crece mejor a la sombra, mientras que *N. obliqua* tiene mayor requerimiento de luz para establecerse y desarrollarse a estratos arbóreos superiores (Chauchard, 1991; Chauchard y Sbrancia, 2003; Donoso, 1993; Loguercio *et al.*, 2018; Nacif *et al.*, 2020).

Las dos especies de *Nothofagus* aquí estudiadas presentan en sus sitios de distribución natural un patrón anamórfico de crecimiento de altura dominante (Loguercio *et al.*, 2018). Los modelos muestran que en general *N. alpina* exhibe un mayor crecimiento en altura comparado con *N. obliqua*, y que esta última presenta mayor incremento de diámetro en edades tempranas (Attis Beltrán *et al.*, 2018). Estos patrones los observamos en nuestro ensayo, donde *N. alpina* creció más en altura que *N. obliqua*, y esta última presentó una tasa de crecimiento en diámetro mayor que la primera. Generalmente estas dos variables presentan una gran variabilidad y se suelen asociar a diversos factores ambientales como el clima, la textura y la densidad aparente del suelo (Echeverría y Lara, 2004; Thiers *et al.*, 2008), las variables topográficas (Thiers *et al.*, 2008), y la autoecología y las características específicas de la especie, así como el tipo y

nivel de perturbación, entre otros factores (Chauchard y Sbrancia, 2003; Donoso, 1993; Echeverría y Lara, 2004; Luebert y Plissock, 2006).

Efecto Del Manejo Forestal En La Simbiosis EcM En Adultos De N. antarctica Y Plantines De N. alpina Y N. obliqua

En el análisis de la simbiosis EcM en el ambiente natural en los adultos de *N. antarctica* se encontraron diferencias entre los distintos sitios con respecto a los porcentajes de colonización, la riqueza y distribución de EcM, esta última variable está asociada significativamente a un gradiente de fósforo. En general, el FS (matorral alto) fue el que presentó niveles de colonización más bajos y valores de P disponible mayores, podría estar asociado a la discusión anterior sobre la importancia de este nutriente en estos sistemas forestales y su relación con el establecimiento de la colonización EcM en estas especies forestales (Diehl *et al.*, 2008, 2003).

En el análisis de la simbiosis EcM en los adultos de *N. antarctica* los efectos de las prácticas de manejo forestal (raleo e implantación) en la colonización EcM fueron iguales en los tres sitios de matorral. En general, se observa que la aplicación de un raleo intermedio puede favorecer la riqueza de EcM en los individuos adultos de *N. antarctica* que quedan en los parches remanentes de matorral. Sin embargo, esta respuesta se modifica con la implantación (y el disturbio asociado a dicha actividad) o no de plantines en las parcelas, presentando una mayor riqueza en las parcelas que han sido implantadas en comparación con las no implantadas. Trabajos en otros sistemas forestales encontraron que la comunidad de hongos EcM y su distribución está afectada negativamente por el manejo forestal (Goldmann *et al.*, 2015; Jones *et al.*, 2003; Varenus *et al.*, 2016). En muchos manejos forestales, el mantenimiento de parches de bosques sin disturbar han sido utilizados como reservorio de la comunidad microbiana (en particular de hongos EcM) para la regeneración o restauración del ambiente (Peay *et al.*, 2007; Varenus *et al.*, 2016). Es por esto que, los efectos aquí encontrados son importantes a la hora de proponer planes y objetivos de manejos forestales, ya que elegir la combinación de prácticas que aseguren el mantenimiento de la simbiosis en los individuos adultos que quedan en pie, puede ser un factor fundamental para asegurar la mantención del matorral y de sus SE.

En cuanto al ensayo de plantines de *N. alpina* y *N. obliqua*, en la primera especie se encontró que el manejo forestal produjo una disminución de los parámetros de la simbiosis EcM en las intensidades de raleo intermedia (50%). Esta diferencia no se evidencio en *N. obliqua*. Considerando que ambas especies se encuentran en la misma condición (expuestas al mismo disturbio), la diferencia en la colonización EcM podría deberse al comportamiento intrínseco de cada especie. A su vez, la disminución en la colonización EcM de *N. alpina* concuerda con la disminución de colonización y riqueza en adultos de *N. antarctica*, y podría estar vinculado a el efecto del manejo forestal sobre los hongos EcM del suelo y su disponibilidad como inóculos.

Conclusiones

N. antarctica presenta simbiosis ectomicorrícica en los ambientes de matorral. La simbiosis EcM siempre presenta valores altos de colonización, aunque presenta diferencias entre los distintos ambientes de matorral y las condiciones de fósforo del suelo.

Ambas variables de manejo (raleo e implantación), aplicadas en los tres sitios de matorral, afectaron los distintos parámetros de la simbiosis EcM en los individuos adultos de *N. antarctica*. Tener en cuenta esta interacción entre las prácticas de manejo forestal es importante para contribuir con el mantenimiento de la simbiosis EcM en los árboles adultos que quedan en pie, y de esta forma facilitar el reservorio de hongos EcM en el suelo y en las plantas hospedadoras.

La simbiosis EcM en plantines de *N. alpina* y *N. obliqua* es similar entre ambas especies y dependen de las condiciones del ambiente donde se desarrollen, sea un ambiente productivo o un ambiente natural. Al trasplantar plantines producidos en viveros a suelos de ambientes naturales se establecen nuevos hongos EcM en las raíces de las plantas. Estas nuevas simbiosis podrían beneficiar la instalación de estas especies arbóreas en áreas de distribución donde no se encuentran en la actualidad, y poder aplicar planes de conservación y desarrollo forestal.

Los ectomorfortipos de adultos de *N. antarctica* y de las distintas especies de plantines de *Nothofagus* fueron conservados en el laboratorio para una posterior identificación molecular. Esta identificación brindaría información sobre cuáles son las

especies de hongos que colonizan las raíces de las plantas en estos ambientes y clarificar algunos aspectos aquí estudiados. Además, futuros estudios en años posteriores, y considerando otros aspectos ambientales, nos permitirán evaluar si algunos de estos cambios son bioindicadores tempranos del uso y manejo sostenibles.

Capítulo 5:
Discusión General

Discusión

Con el propósito de ampliar el conocimiento sobre las comunidades microbianas en los suelos de los matorrales nativos y evaluar cómo estas se ven afectadas por prácticas de manejo forestal, se planteó como objetivo de este trabajo describir estas comunidades edáficas de los matorrales nativos de la región del NO Andino Patagónico y analizar el impacto del manejo forestal. En este trabajo, en el marco de un manejo forestal combinado de raleo e implantación, se caracterizaron y evaluaron: la comunidad de bacterias del suelo (por métodos dependientes de cultivo), la comunidad fúngica del suelo (por métodos independientes de cultivo), y los hongos micorrícicos asociados a plantas naturalmente establecidas y de producción forestal.

Los matorrales de la región Andino Patagónica son ambientes ecofuncionalmente importantes, caracterizados por especies propias de los bosques de la región y de la estepa patagónica. Estos ambientes presentan una alta biodiversidad y una alta productividad silvícola, y están incluidos como zonas utilizables para las actividades forestales actuales. Las actividades forestales, como la extracción de madera para uso leñero y construcción, representan una oportunidad importante para el desarrollo productivo regional. Sin embargo, se conoce poco sobre cuál es la planificación forestal adecuada para estos entornos y los efectos que pueda suponer para el ecosistema. Por ello, es urgente y necesario ampliar la información para la planificación forestal adecuada de estos entornos, asegurando la sustentabilidad del ambiente y sus SE.

Los matorrales presentan una comunidad microbiana edáfica que varía con las condiciones ambientales en función de los distintos sitios y en particular con las propiedades de los suelos. Los resultados de esta tesis sugieren que las abundancias de los grupos bacterianos, que varían entre 10^6 y 10^4 UFC de acuerdo al grupo, suelen ser similares y/o menores a otros sistemas forestales, y similares a suelos agrícolas. La actividad microbiana del matorral (medida como respiración potencial del suelo) fue de $683 \text{ mg CO}_2 \text{ kg}^{-1}$ de suelo; estos valores de actividad microbiana fueron similares a los obtenidos en otros trabajos realizados en la región Patagónica, en ambientes de matorral y estepa. En cuanto a la comunidad fúngica del suelo en estos ambientes se obtuvo una alta diversidad de hongos, y un gran número de secuencias nuevas o no

identificadas. Se encontró una alta abundancia de los phyla Basidiomycota y Ascomycota, y la mayoría pertenecieron a las clases Agaricomycetes (Basidiomycota) y Leotiomycetes (Ascomycota). Los géneros más abundantes fueron *Hygrocybe*, *Mortierella*, *Clitopilus*, *Ilyonectria* y *Cryptococcus*. Los gremios fúngicos dominantes en los suelos de los matorrales fueron: saprótrofos, simbioses y de ellos los hongos ectomicorrícicos en particular. *A priori* estos resultados sugieren que los suelos de los matorrales tienen una alta diversidad microbiana, mayor a la que se ha estimado hasta el momento en otros bosques de la región, y podría ubicar a los matorrales como un reservorio o punto caliente de la diversidad de especies fúngicas de la región Andina.

Los porcentajes de colonización EcM, en los adultos de *N. antarctica* se encontraron entre los valores esperados para la región, mientras que, la riqueza de ectomorfortipos resultó mayor a lo reportado por otros autores para distintas especies de *Nothofagus* en distintos ambientes. En los plantines de *Nothofagus* producidos en viveros (utilizados para la implantación como parte del plan del manejo) también se encontraron porcentajes de colonización similares a los obtenidos por otros autores en la región, mientras que la riqueza de ectomorfortipos resultó mayor a lo reportado en otros trabajos. Estos resultados concuerdan con lo postulado por otros autores quienes expresan que las especies del género *Nothofagus* presentan una alta dependencia por esta simbiosis, facilitando la absorción de nutrientes como el P.

Comunidades Microbianas Del Suelo En Los Sistemas Del Matorral

Las comunidades microbianas del suelo son de suma importancia en los ecosistemas forestales, sobre todo en las funciones referidas al ciclado de los nutrientes, la formación y mantenimiento de la estructura del suelo, y las relaciones microorganismo-planta, en particular aquellas que pueden resultar en una mejora para el desarrollo de la comunidad vegetal. Como hemos descrito en el Capítulo 1, los tres sitios de matorral (que representan un mismo ambiente) presentan distintos grados de cobertura y riqueza de especies vegetales, lo que les confiere particularidades en la comunidad vegetal. También, presentan distintas orientaciones de laderas, y por ende la exposición a la radiación solar, la temperatura, y el contenido de humedad varían entre sitios.

En este trabajo, al igual que en otros sistemas forestales del mundo, evidenciamos que las comunidades microbianas del suelo (la abundancia de bacterias, la actividad microbiana, la composición fúngica y la colonización EcM) se vieron modificadas, de forma directa o indirecta, por las características ambientales de los distintos sitios de matorral, entre las que destacamos las propiedades fisicoquímicas del suelo. Encontramos que las abundancias de los distintos grupos bacterianos están asociados a gradientes de pH, C, N, P disponible y Ca. La comunidad fúngica del suelo, en términos de composición taxonómica y gremios ecológicos, se vio afectada por las propiedades fisicoquímicas del suelo; HG, pH, CE, C y N. Mientras que, la colonización EcM en individuos adultos de *N. antarctica* está asociada por la cantidad de P disponible del suelo.

En cuanto la colonización ectomicorrícica de los plantines de especies leñosas nativas implantadas en los matorrales, en esta tesis se encontró que en cada vivero las especies de *Nothofagus* presentan diferencias en los porcentajes de colonización y riqueza de EcM, posiblemente debido a las condiciones de producción de cada establecimiento, y entre ellas a fuentes de inóculos distintas. Destacando que, independientemente de la especie y edad, todos los plantines están colonizados, aún cuando no se utilicen inóculo ectomicorrícico (agregado de *ex profeso*) como práctica de producción. Los viveros de la región Andino Patagónica aplican diversas metodologías productivas, variando el tipo de sustrato, la frecuencia de riego y fuente de agua, el lugar de cultivo (utilización de macetas y tamaños, cancha de cría), y la utilización o no de fertilizantes. Además, la procedencia de la semilla de los plantines cuando salen del vivero para su comercialización/distribución arrojan diferencias en la colonización y riqueza de EcM. Todos estos factores y prácticas productivas tienen efecto en la micorrización de los plantines, es por ello que resultan de suma importancia y plantean interrogantes técnicos y teóricos a desarrollar.

Efectos Del Manejo Forestal

En este trabajo se encontró que el manejo forestal modificó algunas propiedades fisicoquímicas del suelo y parámetros de las comunidades microbianas del suelo, mostrando diferentes patrones de respuestas en cada uno (Figura 5.1), esta respuesta

depende del tipo de manejo forestal aplicado y el tiempo transcurrido. La intensificación del raleo provocó el aumento del pH, la CE (en las parcelas no implantadas) y el P disponible (en las parcelas implantadas) del suelo; mientras que la CE (en las parcelas implantadas) y el P disponible (en las parcelas no implantadas) disminuyeron con la intensificación del raleo.

Los efectos del manejo forestal en las abundancias de bacterias mesófilas y diazótrofes, a corto y a mediano plazo, fueron más o menos similares en los dos tiempos analizados; habiendo un aumento en las abundancias de estos grupos con los raleos bajos e intermedios, cuando se implanta. Para los grupos de *Pseudomonas* y Enterobacterias el efecto de las prácticas de manejo varió en el tiempo con las distintas prácticas aplicadas. A corto plazo (en las parcelas implantadas y no implantadas) hubo un aumento de la abundancia de ambos grupos bacterianos, mientras que, a mediano plazo la abundancia de *Pseudomonas* aumentó con los raleos intensos, presentando diferentes efectos en los raleos bajos e intermedios entre las parcelas implantadas y no implantadas. Por otro lado, la abundancia de Enterobacterias disminuyó con la intensificación del raleo en ambos tratamientos de implantación. Por su parte, la actividad microbiana no mostró efectos de las prácticas de manejo forestal (raleo e implantación).

Para la comunidad fúngica del suelo la riqueza de OTUs fue el único parámetro afectado por el manejo forestal, aumentando con los raleos bajos e intermedios, dependiendo de la implantación y la aproximación analizada. Mientras que los índices de diversidad (H y D) no se vieron afectados por las prácticas de manejo. En cuanto a la simbiosis EcM en adultos de *N. antarctica* se observa que la aplicación de un raleo intermedio puede favorecer la riqueza de ectomorfortipos en los parches remanentes de matorral, sin embargo no se encontró efecto de estas prácticas en los porcentajes de colonización.

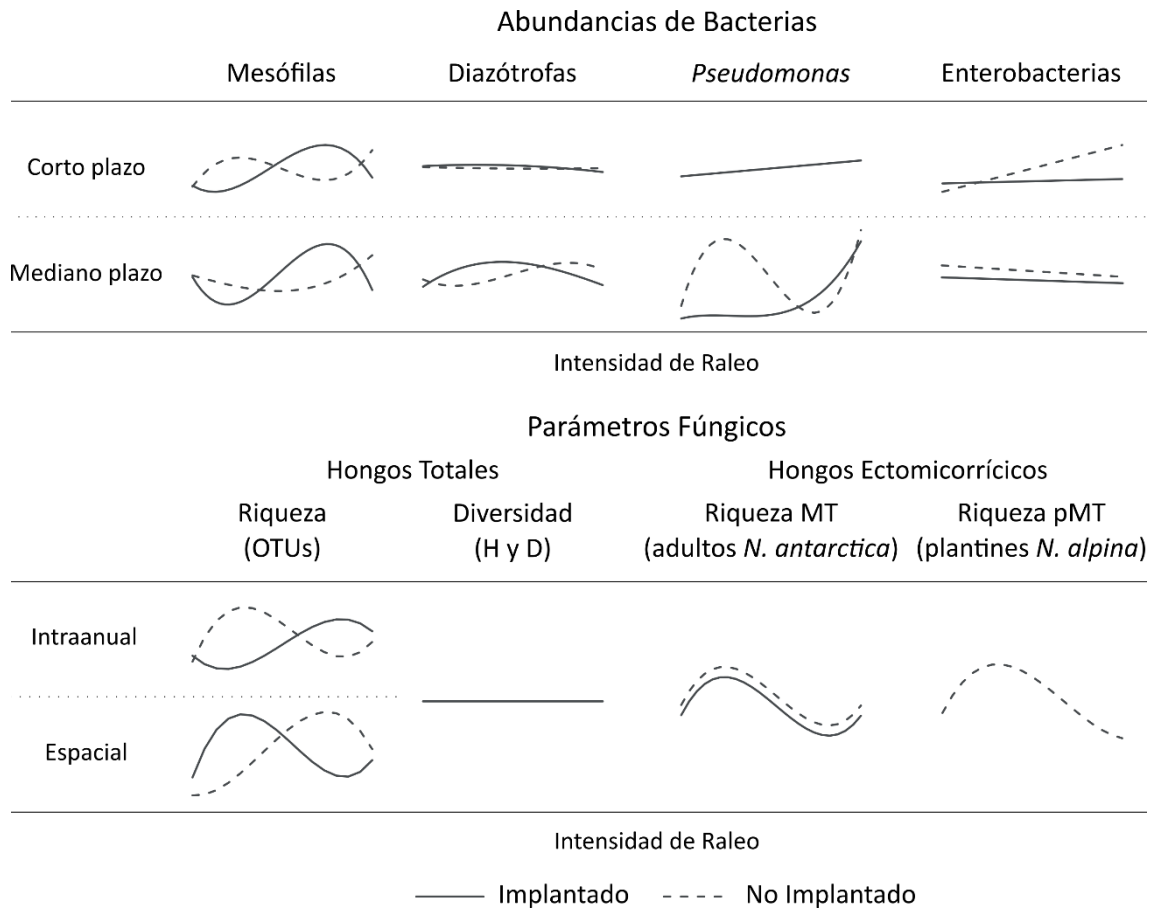


Figura 5.1. Esquema de los efectos de la intensificación del raleo en las comunidades microbianas del suelo de los matorrales en la región Andino Patagónica. **Corto plazo**= a un año de instalado el manejo forestal; **Mediano plazo**= a cuatro años de instalado el manejo forestal; **Intraanual**= comparación entre estaciones (otoño vs verano); **Espacial**= comparaciones entre sitios (FS vs FN); **Riqueza (OTUs)**= riqueza de OTUs de la comunidad fúngica (secuenciación masiva); **Diversidad**= índices de diversidad de la comunidad fúngica (secuenciación masiva); **H**= índice de diversidad de Shannon; **D**= índice de diversidad de Simpson; **Riqueza MT**= riqueza de ectomorfitos en adultos de *N. antarctica*; **Riqueza pMT**= riqueza de ectomorfitos en plantines implantados de *N. alpina* (mayor supervivencia en el matorral).

Los diversos efectos, del manejo forestal en los distintos parámetros estudiados, podrían deberse a que la respuesta de los microorganismos edáficos a los disturbios es compleja, dependiendo no sólo de la práctica de manejo y el tiempo transcurrido, sino también, de cómo se ven afectados los suministros de nutrientes al suelo. Muchas de las respuestas de los microorganismos tienen forma similar a la hipótesis de disturbios intermedios (HDI, aunque no exactamente igual a lo que postula), aumentando los valores de abundancias y riquezas con los niveles de raleos (disturbios) bajos e intermedios. Así mismo, otros parámetros presentaron otros tipos de respuesta, e

incluso algunos (como los índices de diversidad fúngica) no tuvieron efecto del manejo forestal. Esta diversidad de respuestas concuerda con lo expresado por Fox *et al.* (2013), que afirman que hay múltiples mecanismos que determinan los patrones de diversidad y coexistencia de especies, aparte de la HDI.

En cuanto a los plantines implantados en el matorral, de los cuales *N. alpina* fue la que presentó mayor supervivencia, se encontró que el manejo forestal produjo un aumento de los parámetros de la simbiosis EcM en los raleos bajos y una disminución con la intensificación del raleo. Esto concuerda con el efecto del raleo en la de riqueza en *N. antarctica*, y podría estar vinculado a cierto efecto del manejo en la disponibilidad o calidad del inóculo, o a una respuesta de la planta afectada.

Implicancias Locales - Recomendaciones

La interpretación de cómo las comunidades microbianas son modificadas por el manejo forestal es compleja y variada, y posiblemente esté afectada por otras modificaciones del ambiente producidas por el manejo y no medidas en este trabajo. Es necesario conocer estas modificaciones en las comunidades y monitorearlas a lo largo del tiempo, y en lo posible relacionarlas con los roles ecológicos y los SE que tienen estos grupos. Sin embargo, para poder proponer planes de manejos sustentables, que aseguren el mantenimiento del ecosistema, se deben considerar no sólo las respuestas de estas comunidades edáficas, sino que también se deben evaluar otros componentes del ecosistema. Por otro lado y con respecto a la selección de las especies que se van a reforestar (selección de plantines producidos en viveros e implantados en el manejo forestal) es importante reconocer los límites de adaptabilidad de estas especies arbóreas y reconocer las restricciones del ambiente donde se va a implantar. Resulta así mismo importante desarrollar metodología de cultivo de especies nativas para producir plántulas de buena calidad, importante en actividades de reforestación y restauración de manera exitosa, y, a la vez, convertirse en una fuente de ingreso para los productores (Montagnini *et al.*, 2006). Es por esto que la producción y el cultivo de especies nativas con valor forestal podrían mitigar el impacto de esta actividad sobre el bosque nativo.

Como se mencionó en el Capítulo 1, en el mismo manejo forestal se han realizado otros trabajos estudiando diversos componentes del ecosistema y SE. Del conjunto de

estos trabajos se encontró que los raleos bajos e intermedios provocaron un aumento en la composición taxonómica (Chillo *et al.*, 2020) y en la diversidad de plantas en FN y LR (Goldenberg *et al.*, 2020b). La intensificación del raleo aumentó la composición taxonómica y la diversidad de plantas en FS (Goldenberg *et al.*, 2020b), aumentó el crecimiento en los rebrotes y la producción de biomasa vegetal (Goldenberg *et al.*, 2020a), y aumentó la visita de polinizadores (Coulin *et al.*, 2019). En contraste con esto, la intensificación del raleo disminuyó la cobertura del suelo, la acumulación de material combustible vegetal y la humedad del suelo (Goldenberg *et al.*, 2020b). A partir de los resultados de esta tesis se podría suponer que la aplicación de raleos bajos e intermedios, que favorecen ciertos parámetros de la comunidad microbiana (concorda con la HDI), pueden resultar una buena estrategia de manejo para la obtención de leña de los matorrales nativos de la región Andino Patagónica. A su vez, estos raleos brindan condiciones favorables para la reforestación de especies nativas con fines productivos y de restauración. Además, la implementación de raleos bajos e intermedios también favorecen otros parámetros ecológicos, como los obtenidos en los trabajos citados anteriormente (Chillo *et al.*, 2020; Goldenberg *et al.*, 2020b).

Con respecto a la implantación, en otro trabajo se evidenció que en los raleos intermedios aumentaron el daño foliar en plantines de *N. obliqua*, sin embargo esto se contrarrestó con el aumento en la supervivencia y el crecimiento de estos plantines en estos tratamientos (Nacif *et al.*, 2020). Sin embargo, los resultados de esta tesis nos permiten suponer que la implantación de especies forestales nativas y de importancia forestal es posible en estos sitios y puede resultar una buena estrategia de reforestación. Además, en este trabajo se destaca que resulta importante considerar las condiciones de luz y humedad que tolera la especie a implantar para la supervivencia y desarrollo de los plantines, y el éxito de esta práctica. Sin embargo, se debe considerar que estos ensayos se realizaron en un periodo de tiempo corto y muchos de estos datos pueden requerir un seguimiento más extenso.

Implicancias A Nivel Global

En trabajos realizados en distintos ecosistemas forestales se ha observado que, en general, las comunidades microbianas del suelo se ven afectadas negativamente por

las prácticas de manejo; sin embargo estas respuestas no siempre son negativas y dependen del tipo de ecosistema y el clima donde se desarrolle el manejo, el tipo de práctica que se aplique y las acciones posteriores que se tomen. Nuestros resultados concuerdan con que la respuesta de las comunidades del suelo responde de forma diferencial al tipo de práctica que se desarrolle, intensidad de raleo y acción posterior de implantación, teniendo en cuenta un mismo ecosistema. Estos datos representan información de base para sistemas forestales similares (en ecosistema y clima) en otras regiones.

Por otro lado, los microorganismos del suelo, y en particular aquellos que se asocian con las plantas, tienen un rol clave en los sistemas forestales; participando en el mantenimiento de los ciclos geoquímicos, el secuestro del carbono y la aptitud para resistir los efectos del cambio climático (Soudzilovskaia *et al.*, 2019; Steidinger *et al.*, 2019). Resulta importante conocer estas comunidades microbianas y cómo pueden ser afectadas por las transformaciones de los ecosistemas. Las actividades antrópicas desarrolladas en los bosques han reducido la cobertura vegetal y por ende afecta los microorganismos del suelo y las funciones que desarrollan, en particular a las que se relacionan con las reservas de carbono terrestre (Soudzilovskaia *et al.*, 2019). Los resultados de esta tesis aportan datos de distintos grupos microbianos de suelos y de cómo estos grupos son modificados por las características fisicoquímicas del suelo y la aplicación de manejo forestal. Cabe destacar que no todas las prácticas aplicadas resultaron en efectos negativos, esto es clave al momento de considerar las problemáticas ambientales actuales, mencionadas anteriormente, y proponer pautas de manejo que garanticen la sustentabilidad de los sistemas forestales del mundo.

Estudios Futuros

Este trabajo de tesis se realizó al corto y mediano plazo de realizado el manejo forestal (cuyo diseño implicó manejo en un único momento temporal), y aplicando diferentes abordajes metodológicos para cada grupo microbiano. La complementación de estos resultados con otros parámetros de las comunidades microbianas, otros abordajes metodológicos, y otras escalas temporales resultaría de importancia para proponer planes de manejos forestales sustentables en los matorrales, tanto de la

región Andino Patagónica como de otras regiones. Para esto se podría realizar análisis moleculares de la comunidad bacteriana, y en los hongos EcM de los adultos de *N. antarctica* y de los plantines de las distintas especies de *Nothofagus* que permitiría tener una visión amplia de los efectos del manejo forestal en la comunidad microbiana. El estudio de los hongos micorrícicos arbusculares es otro aspecto de interés para estudiar.

Por otro lado, realizar estudios futuros considerando un lapso de tiempo mayor, en años posteriores a la implementación del manejo forestal, permitirán evaluar cómo han respondido y se han desarrollado las comunidades microbianas del suelo. Mientras que, realizar estudios con un abordaje similar al aquí planteado pero en otros sitios de bosques y con diferentes prácticas de manejo (otro tipo de extracción de leña y/o considerando la producción animal) ampliarían la información sobre cómo estas comunidades se ven afectadas por otros tipos de prácticas.

Bibliografía

Bibliografía

- Abril, A., 2003. ¿Son los microorganismos edáficos buenos indicadores de impacto productivo en los ecosistemas? *Ecología Austral* 13, 195-204.
- Acuña, A., Pucci, G., Morales, M.J., Pucci, O., 2010. Biodegradation of Petroleum and its Derivatives by the Bacterial Community in the Soil of the Argentinean Patagonia. *Rev. Sociedad Venezolana de Microbiología* 30. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2014.23-2.11>
- Acuña, J.J., Durán, P., Lagos, L.M., Ogram, A., de la Luz Mora, M., Jorquera, M.A., 2016. Bacterial alkaline phosphomonoesterase in the rhizospheres of plants grown in Chilean extreme environments. *Biology and Fertility of Soils* 52, 763-773. <https://doi.org/10.1007/s00374-016-1113-9>
- Agaras, B., Wall, L.G., Valverde, C., 2012. Specific enumeration and analysis of the community structure of culturable pseudomonads in agricultural soils under no-till management in Argentina. *Applied Soil Ecology* 61, 305-319. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2011.11.016>
- Agaras, B.C., Scandiani, M., Luque, A., Fernández, L., Farina, F., Carmona, M., Gally, M., Romero, A., Wall, L., Valverde, C., 2015. Quantification of the potential biocontrol and direct plant growth promotion abilities based on multiple biological traits distinguish different groups of *Pseudomonas* spp. isolates. *Biological Control* 90, 173-186. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2015.07.003>
- Agaras, B.C., Wall, L.G., Valverde, C., 2014. Influence of agricultural practices and seasons on the abundance and community structure of culturable pseudomonads in soils under no-till management in Argentina. *Plant and Soil* 382, 117-131. <https://doi.org/10.1007/s11104-014-2095-8>
- Agerer, R., 1987. *Colour Atlas of Ectomycorrhizae*. Einhorn-Verlag, Munich, Alemania.
- Aguirre-Calderón, O.A., 2015. Forest management in the XXI century. *Madera Bosques* 21, 17-28.
- Ahemad, M., Khan, M.S., 2010. Plant growth promoting activities of phosphate-solubilizing *Enterobacter asburiae* as influenced by fungicides. *EurAsian Journal of Biosciences* 95, 88-95. <https://doi.org/10.5053/ejobios.2010.4.0.11>
- Ahmad, I., Akhtar, M.J., Asghar, H.N., Ghafoor, U., Shahid, M., 2015. Differential Effects of Plant Growth-Promoting Rhizobacteria on Maize Growth and Cadmium Uptake. *Journal of Plant Growth Regulation* 35, 303-315. <https://doi.org/10.1007/s00344-015-9534-5>
- Aislabie, J., Davison, A.D., Boul, H.L., Franzmann, P.D., Jardine, D.R., Karuso, P., 1999. Isolation of *Terrabacter* sp. strain DDE-1 which metabolises DDE when induced with biphenyl. *Applied and Environmental Microbiology* 65, 5607-5611.
- Aislabie, J., Deslippe, J.R., Dymond, J., 2013. Soil microbes and their contribution to soil services, en: Dymond, J.R. (Ed.), *Ecosystem services in New Zealand—conditions and trends*. Manaaki Whenua Press, Lincoln, New Zealand, pp. 143-161.
- Alauzis, M.V., Mazzarino, M.J., Raffaele, E., Roselli, L., 2004. Wildfires in NW Patagonia: long-term effects on a *Nothofagus* forest soil. *Forest Ecology and Management* 192, 131-142. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2003.11.014>
- Alef, K., 1995. Soil respiration, en: Alef, K., Nannipieri, P. (Eds.), *Methods in Applied Soil Microbiology and Biochemistry*. Academic Press., pp. 214-218.
- Altaf, M.M., Khan, M.S.A., Abulreesh, H.H., Ahmad, I., 2017. Quorum Sensing in Plant Growth- Promoting Rhizobacteria and Its Impact on Plant-Microbe Interaction, en:

- Singh, D.P., Singh, H.B., Prabha, R. (Eds.), *Plant-Microbe Interactions in Agro-Ecological Perspectives*. Springer, Singapore, pp. 311–331. <https://doi.org/10.1007/978-981-10-5813-4>
- Anderson, J.P.E., 1982. Soil respiration. *Methods of soil analysis. Part 2. Chemical and microbiological properties* 9, 831-871. <https://doi.org/10.2134/agronmonogr9.2.2ed.c41>
- Antequera, S.H., Trhren, M., Bava, J.O., Hampel, H., Akca, A.C.N., 1999. Estudio comparativo de cuatro tratamientos silvícolas en un bosque de lenga de Chubut. *Patagonia Forestal* 5, 7-10 ST-Estudio comparativo de cuatro tratamien.
- Antoun, H., Prevost, D., 2006. Ecology of plant growth promoting rhizobacteria, en: Siddiqui, Z.A. (Ed.), *PGPR: Biocontrol and biofertilization*. Springer, Netherlands, pp. 1-38.
- APN/Miembros Argentinos de la Comisión de Parques Nacionales de UICN, 1997. *Las Áreas Protegidas de la Argentina - Informe Nacional al Primer Congreso Latinoamericano de Parques Nacionales y otras áreas protegidas*.
- Araujo, P.I., Austin, A.T., 2020. Exotic pine forestation shifts carbon accumulation to litter detritus and wood along a broad precipitation gradient in Patagonia, Argentina. *Forest Ecology and Management* 460, 117902. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.117902>
- Atlas, R., 1984. Use of microbial diversity measurements to assess environmental stress, en: Klug, M.J., Reddym, C.A. (Eds.), *Current perspectives in microbial ecology*. American Society for Microbiology, Washington, DC., pp. 540-545.
- Attis Beltrán, H., Chauchard, L., Dezzotti, A., Martínez Pastur, G., 2018. Modelo de crecimiento diamétrico de *Nothofagus alpina* y su relación con el de *Nothofagus obliqua* y *Nothofagus dombeyi* en los bosques naturales de la Patagonia argentina. *Bosque* 39, 107-117. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002018000100107>
- Augé, R.M., 2001. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza* 11, 3-42. <https://doi.org/10.1007/s005720100097>
- Baldani, J.I., Caruso, L., Baldani, V.L.D., Goi, S.R., Dobereiner, J., 1997. Recent advances in BNF with non-legume plants. *Soil Biology and Biochemistry* 29, 911-922. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(96\)00218-0](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(96)00218-0)
- Baldani, V.L.D., Baldani, J.I., Döbereiner, J., 1987. Inoculation of field-grown wheat (*Triticum aestivum*) with *Azospirillum* spp. in Brazil. *Biology and Fertility of Soils* 4, 37-40. <https://doi.org/10.1007/BF00280348>
- Baldrian, P., 2017a. Forest microbiome: Diversity, complexity and dynamics. *FEMS Microbiology Reviews* 41, 109-130. <https://doi.org/10.1093/femsre/fuw040>
- Baldrian, P., 2017b. Microbial activity and the dynamics of ecosystem processes in forest soils. *Current Opinion in Microbiology* 37, 128-134. <https://doi.org/10.1016/j.mib.2017.06.008>
- Baldrian, P., 2012. Exploring the activity of microorganisms in the forest soil using metatranscriptomics, en: *EMBnet journal*. p. 811.
- Baldrian, P., Kolařík, M., Štursová, M., Kopecký, J., Valášková, V., Větrovský, T., Žifčáková, L., Šnajdr, J., Rídl, J., Vlček, Č., Voříšková, J., 2012. Active and total microbial communities in forest soil are largely different and highly stratified during decomposition. *The ISME Journal* 6, 248-258. <https://doi.org/10.1038/ismej.2011.95>
- Barea, J., Azcón, R., Azcón-Aguilar, C., 2002. Mycorrhizosphere interactions to improve

- plant fitness and soil quality. *Antonie van Leeuwenhoek* 81, 343-351.
- Barnett, S.E., Youngblut, N.D., Buckley, D.H., 2020. Soil characteristics and land-use drive bacterial community assembly patterns. *FEMS Microbiology Ecology* 96. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiz194>
- Barrios, E., 2007. Soil biota, ecosystem services and land productivity. *Ecological Economics* 64, 269-285. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2007.03.004>
- Barroetaveña, C., Salgado Salomón, M.E., Bassani, V., 2019. Rescuing the ectomycorrhizal biodiversity associated with South American Nothofagaceae forest, from the 19th century naturalists up to molecular biogeography. *Forestry: An International Journal of Forest Research* 92, 500-511. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpz047>
- Barroetaveña, C., Shinelli Casares, T., Bassani, V.N., Tejera, L., Gallo, L., 2009. Inoculación ectomicorrízica de *Nothofagus* spp . creciendo bajo fertirriego. Informe técnico Proyecto Domesticación de especies Forestales Nativas, INTA 1-18.
- Bartón, K., 2019. MuMIn: Multi-model inference. R package version 1.40.4.
- Bashan, Y., De-Bashan, L.E., 2005. Plant growth-promoting, *Encyclopedia of soils in the environment*.
- Bashan, Y., de-Bashan, L.E., Prabhu, S.R., Hernandez, J.P., 2014. Advances in plant growth-promoting bacterial inoculant technology: Formulations and practical perspectives (1998-2013). *Plant and Soil* 378, 1-33. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1956-x>
- Bashan, Y., Holguin, G., 1998. Proposal for the division of plant growth-promoting rhizobacteria into two classifications: Biocontrol-PGPB (plant growth-promoting bacteria) and PGPB. *Soil Biology and Biochemistry* 30, 1225-1228. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(97\)00187-9](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(97)00187-9)
- Baskaran, P., Hyvönen, R., Berglund, S.L., Clemmensen, K.E., Ågren, G.I., Lindahl, B.D., Manzoni, S., 2017. Modelling the influence of ectomycorrhizal decomposition on plant nutrition and soil carbon sequestration in boreal forest ecosystems. *New Phytologist* 213, 1452-1465. <https://doi.org/10.1111/nph.14213>
- Bastida, F., López-Mondéjar, R., Baldrian, P., Andrés-Abellán, M., Jehmlich, N., Torres, I.F., García, C., López-Serrano, F.R., 2019. When drought meets forest management: Effects on the soil microbial community of a Holm oak forest ecosystem. *Science of the Total Environment* 662, 276-286. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.01.233>
- Bastida, F., Torres, I.F., Andrés-Abellán, M., Baldrian, P., López-Mondéjar, R., Větrovský, T., Richnow, H.H., Starke, R., Ondoño, S., García, C., López-Serrano, F.R., Jehmlich, N., 2017. Differential sensitivity of total and active soil microbial communities to drought and forest management. *Global Change Biology* 23, 4185-4203. <https://doi.org/10.1111/gcb.13790>
- Bella, V.D., 2019. Caracterización fisiológica y molecular de microorganismos endófitos radicales de especies forestales relevantes, cultivadas en un vivero forestal de Patagonia. Universidad de Morón.
- Benson, D.R., Dawson, J.O., 2007. Recent advances in the biogeography and genecology of symbiotic *Frankia* and its host plants. *Physiologia Plantarum* 130, 318-330. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2007.00934.x>
- Berenstecher, P., Gangi, D., González-Arzac, A., Martínez, M.L., Chaves, E.J., Mondino, E.A., Austin, A.T., 2017. Litter microbial and soil faunal communities stimulated in

- the wake of a volcanic eruption in a semi-arid woodland in Patagonia, Argentina. *Functional Ecology* 31, 245-259. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12683>
- Berg, M.P., Kniese, J.P., Verhoef, H.A., 1998. Dynamics and stratification of bacteria and fungi in the organic layers of a scots pine forest soil. *Biology and Fertility of Soils* 26, 313-322. <https://doi.org/10.1007/s003740050382>
- Berrios, V., Casas, C., Mayoral, L., Alvarez Soria, H.L., Perren, G., Garibaldi, L.A., 2014. Árboles Nativos Con Potencial Productivo Controlan El Ambiente Edáfico Del Matorral Alto, XXIV Congreso Argentino de la Ciencia del Suelo II Reunión Nacional "Materia Orgánica y Sustancias Húmicas".
- Bertiller, M.B., Sain, C.L., Carrera, A.L., Vargas, D.N., 2005. Patterns of nitrogen and phosphorus conservation in dominant perennial grasses and shrubs across an aridity gradient in Patagonia, Argentina. *Journal of Arid Environments* 62, 209-223. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2004.11.011>
- Bishop, T., Minasny, B., 2005. Digital soil-terrain modeling: the predictive potential and uncertainty. *Environmental Soil-Landscape Modeling* 185-213. <https://doi.org/https://doi.org/10.1201/9781420028188.sec3>.
- Blagodatskaya, E., Dannenmann, M., Gasche, R., Butterbach-Bahl, K., 2010. Microclimate and forest management alter fungal-to-bacterial ratio and N₂O-emission during rewetting in the forest floor and mineral soil of mountainous beech forests. *Biogeochemistry* 97, 55-70.
- Blouin, M., Hodson, M.E., Delgado, E.A., Baker, G., Brussaard, L., Butt, K.R., Dai, J., Dendooven, L., Peres, G., Tondoh, J.E., Cluzeau, D., Brun, J.J., 2013. A review of earthworm impact on soil function and ecosystem services. *European Journal of Soil Science* 64, 161-182. <https://doi.org/10.1111/ejss.12025>
- Boa, E., 2004. Wild edible fungi, a global overview of their use and importance to people, non- wood forest products. Rome.
- Bonito, G., Reynolds, H., Robeson, M.S., Nelson, J., Hodkinson, B.P., Tuskan, G., Schadt, C.W., Vilgalys, R., 2014. Plant host and soil origin influence fungal and bacterial assemblages in the roots of woody plants. *Molecular Ecology* 23, 3356-3370. <https://doi.org/10.1111/mec.12821>
- Bosco Imbert, J., Blanco, J.A., Castillo, F.J., 2004. CAPÍTULO 17: Gestión forestal y ciclos de nutrientes en el marco del cambio global, en: Valladares, F. (Ed.), *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S.A., Madrid, pp. 479-506.
- Bowden, R.D., Nadelhoffer, K.J., Boone, R.D., Melillo, J.M., Garrison, J.B., 1993. Contributions of aboveground litter, belowground litter, and root respiration to total soil respiration in temperate mixed hardwood forest. *Canadian Journal of Forest Research* 23, 1402-1407.
- Bray, J.R., Curtis, J.T., 1957. An Ordination of the Upland Forest Communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs* 27, 325-349. <https://doi.org/10.2307/1942268>
- Brisse, S., Grimont, F., Grimont, P.A.D., 2006. The Genus *Klebsiella*, en: Dworkin, M., Falkow, S., Rosenberg, E., Schleifer, K.-H., Stackebrandt, E. (Eds.), *The Prokaryotes*. Volume 6: Proteobacteria: Gamma Subclass. Springer, Singapore, pp. 159-196. <https://doi.org/10.1007/0-387-30741-9>.
- Broquen, P., Candan, F., Lobartini, J.C., Girardin, J.L., 2005. Relaciones entre el carbono orgánico y propiedades edáficas y del sitio en suelos derivados de cenizas

- volcánicas, Sudoeste de Neuquén (Argentina). *Ciencia Del Suelo* 22.
- Brundrett, M., 2004. Diversity and classification of mycorrhizal associations. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 79, 473-495. <https://doi.org/10.1017/S1464793103006316>
- Brundrett, M.C., Tedersoo, L., 2018. Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. *New Phytologist* 220, 1108-1115. <https://doi.org/10.1111/nph.14976>
- Buckling, A., Kassen, R., Bell, G., Rainey, P.B., 2000. Disturbance and diversity in experimental microcosms. *Nature* 408, 961-964.
- Buée, M., Reich, M., Murat, C., Morin, E., Nilsson, R.H., Uroz, S., Martin, F., 2009. 454 Pyrosequencing analyses of forest soils reveal an unexpectedly high fungal diversity. *The New phytologist* 184, 449-56. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03003.x>
- Bueno, C.G., Marín, C., Silva-Flores, P., Aguilera, P., Godoy, R., 2017. Think globally, research locally: emerging opportunities for mycorrhizal research in South America: First international mycorrhizal meeting in South America, 'Mycorrhizal symbiosis in the southern cone of South America', Valdivia, Chile, 6–9 March 2017. *New Phytologist* 215, 1306-1309. <https://doi.org/10.1111/nph.14709>
- Buotte, P.C., Law, B.E., Ripple, W.J., Berner, L.T., 2020. Carbon sequestration and biodiversity co-benefits of preserving forests in the western United States. *Ecological Applications* 30, 1-11. <https://doi.org/10.1002/eap.2039>
- Burgess, T., Malajczuk, N., Groves, T., 1993. The ability of 16 ectomycorrhizal fungi to increase growth and phosphorus up- take of *Eucalyptus globulus* Labill. and *E. diversicolor*. *Plant Soil* 153, 155–164.
- Cabral, A., Groenewald, J.Z., Rego, C., Oliveira, H., Crous, P.W., 2012. *Cylindrocarpus* root rot: multi-gene analysis reveals novel species within the *Ilyonectria radicola* species complex. *Myc* 11, 655-688. <https://doi.org/10.1007/s11557-011-0777-7>
- Cabrera, A.L., 1971. *Fitogeografía De La Republica Argentina*, Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica.
- Calvaruso, C., Turpault, M., Leclerc, E., Frey-Klett, P., 2007. Impact of ectomycorrhizosphere on the functional diversity of soil bacterial and fungal communities from a forest stand in relation to nutrient mobilization processes. *Microbial Ecology* 54, 567-577.
- Cameron, E.K., Martins, I.S., Lavelle, P., Mathieu, J., Tedersoo, L., Gottschall, F., Guerra, C.A., Hines, J., Patoine, G., Siebert, J., Winter, M., Cesarz, S., Delgado-Baquerizo, M., Ferlian, O., Fierer, N., Kreft, H., Lovejoy, T.E., Montanarella, L., Orgiazzi, A., Pereira, H.M., Phillips, H.R.P., Settele, J., Wall, D.H., Eisenhauer, N., 2018. Global gaps in soil biodiversity data. *Nature Ecology and Evolution* 2, 1042-1043. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0573-8>
- Campbell, B.J., Polson, S.W., Hanson, T.E., Mack, M.C., Schuur, E.A.G., 2010. The effect of nutrient deposition on bacterial communities in Arctic tundra soil. *Environmental Microbiology* 12, 1842-1854. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2010.02189.x>
- Caporaso, J.G., Kuczynski, J., Stombaugh, J., Bittinger, K., Bushman, F.D., Costello, E.K., Fierer, N., Peña, A.G., Goodrich, J.K., Gordon, J.I., Huttley, G. a, Kelley, S.T., Knights, D., Koenig, J.E., Ley, R.E., Lozupone, C. a, Mcdonald, D., Muegge, B.D., Pirrung, M., Reeder, J., Sevinsky, J.R., Turnbaugh, P.J., Walters, W. a, Widmann, J., Yatsunen-

- T., Zaneveld, J., Knight, R., 2010. QIIME allows analysis of high-throughput community sequencing data. *Nature Publishing Group* 7, 335-336. <https://doi.org/10.1038/nmeth0510-335>
- Caravaca, F., Barea, J.M., Figuerola, D., Roldán, A., 2002. Assessing the effectiveness of mycorrhizal inoculation and soil compost addition for enhancing reforestation with *Olea europaea* subsp. *sylvestris* through changes in soil biological and physical parameters. *Applied Soil Ecology* 20, 107-118. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(02\)00015-X](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(02)00015-X)
- Carrera, A.L., Sain, C.L., Bertiller, M.B., 2000. Patterns of nitrogen conservation in shrubs and grasses in the Patagonian Monte, Argentina. *Plant and Soil* 224, 185-193. <https://doi.org/10.1023/A:1004841917272>
- Carrera, A.L., Vargas, D.N., Campanella, M.V., Bertiller, M.B., Sain, C.L., Mazzarino, M.J., 2005. Soil nitrogen in relation to quality and decomposability of plant litter in the Patagonian Monte, Argentina. *Plant Ecology* 181, 139-151. <https://doi.org/10.1007/s11258-005-5322-9>
- Carron, A.I., Garibaldi, L.A., Marquez, S., Fontenla, S., 2020. The soil fungal community of native woodland in Andean Patagonian forest: A case study considering experimental forest management and seasonal effects. *Forest Ecology and Management* 461, 117955. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.117955>
- Carvalho, L.C., Dennis, P.G., Fan, B., Fedoseyenko, D., Kierul, K., Becker, A., von Wieren, N., Borri, R., 2013. Linking Plant Nutritional Status to Plant-Microbe Interactions. *PLoS ONE* 8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0068555>
- Castaño, C., Alday, J.G., Lindahl, B.D., Martínez de Aragón, J., de-Miguel, S., Colinas, C., Parladé, J., Pera, J., Bonet, J.A., 2018. Lack of thinning effects over inter-annual changes in soil fungal community and diversity in a Mediterranean pine forest. *Forest Ecology and Management* 424, 420-427. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.05.004>
- Chaia, E.E., Fontenla, S.B., Vobis, G., Wall, L.G., 2006. Infectivity of soilborne *Frankia* and mycorrhizae in *Discaria trinervis* along a vegetation gradient in Patagonian soil. *Journal of basic microbiology* 46, 263-74. <https://doi.org/10.1002/jobm.200510095>
- Chakravarty, P., Chatarpaul, L., 1990. Effect of fertilization on seedling growth, ectomycorrhizal symbiosis, and nutrient uptake in *Larix laricina*. *Forestry Canada* 20, 245-248.
- Chao, A., 1984. Non-parametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics* 11, 265-270.
- Chao, A., Chazdon, R.L., Colwell, R.K., Shen, T.-J., 2005. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology Letters* 8, 148-159. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00707.x>
- Chauchard, L., 1991. Modelos de crecimiento individual del raulí (*Nothofagus alpina* (Poepp. et Endl.) Oerst).
- Chauchard, L., Sbrancia, R., 2003. Modelos de crecimiento diamétrico para *Nothofagus obliqua*. *Bosque* 24, 3-16. <https://doi.org/10.4067/s0717-92002003000300001>
- Chauvat, M., Zaitsev, A.S., Wolters, V., 2003. Successional changes of Collembola and soil microbiota during forest rotation. *Oecologia* 137, 269-276. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1310-8>
- Chaverri, P., Salgado, C., Hirooka, Y., Rossman, A.Y., Samuels, G.J., 2011. Delimitation of

- Neonectria and *Cylindrocarpon* (Nectriaceae, Hypocreales, Ascomycota) and related genera with *Cylindrocarpon*-like anamorphs. *Studies in Mycology* 68, 57-78. <https://doi.org/10.3114/sim.2011.68.03>
- Checucci, A., diCenzo, G.C., Perrin, E., Bazzicalupo, M., Mengoni, A., 2019. Genomic Diversity and Evolution of Rhizobia, *Microbial Diversity in the Genomic Era*. Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-814849-5.00003-4>
- Chillo, V., Goldenberg, M., Pérez-Méndez, N., Garibaldi, L.A., 2020. Diversity, functionality, and resilience under increasing harvesting intensities in woodlands of northern Patagonia. *Forest Ecology and Management* 474, 118349. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118349>
- Cho, H., Kim, M., Tripathi, B., Adams, J., 2017. Changes in Soil Fungal Community Structure with Increasing Disturbance Frequency. *Microbial Ecology* 74, 62-77. <https://doi.org/10.1007/s00248-016-0919-1>
- Cho, J.C., Tiedje, J.M., 2000. Biogeography and degree of endemism of fluorescent *Pseudomonas* strains in soil. *Applied and Environmental Microbiology* 66, 5448-5456. <https://doi.org/10.1128/AEM.66.12.5448-5456.2000>
- CIEFAP - MAYDS, 2016. Actualización de la Clasificación de Tipos Forestales y Cobertura del Suelo de la Región Bosque Andino Patagónico. Informe.
- Clark, I.M., Hirsch, P.R., 2008. Survival of bacterial DNA and culturable bacteria in archived soils from the Rothamsted Broadbalk experiment. *Soil Biology and Biochemistry* 40, 1090-1102. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.11.021>
- Cline, E.T., Ammirati, J.F., Edmonds, R.L., 2005. Does proximity to mature trees influence ectomycorrhizal fungus communities of Douglas-fir seedlings? *New Phytologist* 166, 993-1009. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01387.x>
- Cloete, K.J., Valentine, A.J., Stander, M.A., Blomerus, L.M., Botha, A., 2009. Evidence of Symbiosis Between the Soil Yeast *Cryptococcus laurentii* and a Sclerophyllous Medicinal Shrub, *Agathosma betulina* (Berg.) Pillans. *Microbial Ecology* 57, 624-632. <https://doi.org/10.1007/s00248-008-9457-9>
- Cocking, E.C., 2003. Endophytic colonization of plant roots by nitrogen-fixing bacteria. *Plant and Soil* 252, 169-175. <https://doi.org/10.1023/A:1024106605806>
- Colmet Daage, F., Marcolin, A., Lopez, C., Lanciotti, M.L., Ayesa, J., Bran, D., Andenmatten, E., Broquen, P., Girardin, J.L., Cortes, G., Irisarri, J., Besoain, E., Sadzawka, G., Sepúlveda, S., Massaro, S., Millot, P., Bouleau, P., 1988. Características de suelos derivados de cenizas volcánicas de la cordillera y precordillera del norte de la Patagonia.
- Colpaert, J.V., 1999. *Thelephora*, en: Cairney, J.W.G., Chambers, S.M. (Eds.), *Ectomycorrhizal fungi: key genera in profile*. Springer, Berlin, Alemania, pp. 325-346.
- Compant, S., Duffy, B., Nowak, J., Cle, C., Barka, E., 2005a. Use of Plant Growth-Promoting Bacteria for Biocontrol of Plant Diseases : Principles , Mechanisms of Action , and Future Prospects *MINIREVIEW Use of Plant Growth-Promoting Bacteria for Biocontrol of Plant Diseases : Principles , Mechanisms of Action , and*. *Applied and environmental microbiology* 71, 4951-4959. <https://doi.org/10.1128/AEM.71.9.4951>
- Compant, S., Reiter, B., Sessitsch, A., Nowak, J., Clément, C., Barka, E., 2005b. Endophytic Colonization of *Vitis vinifera* L. by Plant Growth- Promoting Bacterium *Burkholderia* sp. Strain PsJN. *Applied and environmental microbiology* 71, 1685-1693.

- <https://doi.org/10.1128/AEM.71.4.1685>
- Connell, J.H., 1978. Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. *Science* 199, 1302-1310.
- Corrales, A., Turner, B.L., Tedersoo, L., Anslan, S., Dalling, J.W., 2017. Nitrogen addition alters ectomycorrhizal fungal communities and soil enzyme activities in a tropical montane forest. *Fungal Ecology* 27, 14-23. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2017.02.004>
- Cortés, D., Pérez, J., Camacho Tamayo, J., 2013. Relación espacial entre la conductividad eléctrica y algunas propiedades químicas del suelo. *Revista U.D.C.A Actualidad & Divulgación Científica* 16, 401-408. <https://doi.org/10.31910/rudca.v16.n2.2013.912>
- Cosgrove, L., McGeechan, P.L., Robson, G.D., Handley, P.S., 2007. Fungal communities associated with degradation of polyester polyurethane in soil. *Applied and Environmental Microbiology* 73, 5817-5824. <https://doi.org/10.1128/AEM.01083-07>
- Costanza, R., Fisher, B., Mulder, K., Liu, S., Christopher, T., 2007. Biodiversity and ecosystem services: A multi-scale empirical study of the relationship between species richness and net primary production. *Ecological Economics* 61, 478-491. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2006.03.021>
- Coulin, C., Aizen, M.A., Garibaldi, L.A., 2019. Contrasting responses of plants and pollinators to wood-land disturbance. *Austral ecology* 44, 1040-1051. <https://doi.org/10.1111/aec.12771>
- Courty, P.E., Buee, M., Diedhiou, A.G., Frey-Klett, P., Le Tacon, F., Rineau, F., Turpault, M.P., Uroz, S., Garbaye, J., 2010. The role of ectomycorrhizal communities in forest ecosystem processes: New perspectives and emerging concepts. *Soil Biology & Biochemistry* 42, 679-698. <https://doi.org/10.1016/J.Soilbio.2009.12.006>
- Cox, F., Barsoum, N., Lilleskov, E.A., Bidartondo, M.I., 2010. Nitrogen availability is a primary determinant of conifer mycorrhizas across complex environmental gradients. *Ecology Letters* 13, 1103-1113. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01494.x>
- Dang, P., Gao, Y., Liu, J., Yu, S., Zhao, Z., 2018. Effects of thinning intensity on understory vegetation and soil microbial communities of a mature Chinese pine plantation in the Loess Plateau. *Science of the Total Environment* 171-180.
- Davey, M.L., Heegaard, E., Halvorsen, R., Ohlson, M., Kauserud, H., 2012. Seasonal trends in the biomass and structure of bryophyte-associated fungal communities explored by 454 pyrosequencing. *New Phytologist* 195, 844-856. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04215.x>
- de Garcia, V., Zalar, P., Brizzio, S., Gunde-Cimerman, N., van Broock, M., 2012. *Cryptococcus* species (Tremellales) from glacial biomes in the southern (Patagonia) and northern (Svalbard) hemispheres. *FEMS microbiology ecology* 82, 523-39. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2012.01465.x>
- De Silva, D.D., Rapior, S., Sudarman, E., Stadler, M., Xu, J., Aisyah Alias, S., Hyde, K.D., 2013. Bioactive metabolites from macrofungi: Ethnopharmacology, biological activities and chemistry. *Fungal Diversity* 62, 1-40. <https://doi.org/10.1007/s13225-013-0265-2>
- de Souza, R., Beneduzi, A., Ambrosini, A., da Costa, P.B., Meyer, J., Vargas, L.K., Schoenfeld, R., Passaglia, L.M.P., 2012. The effect of plant growth-promoting

- rhizobacteria on the growth of rice (*Oryza sativa* L.) cropped in southern Brazilian fields. *Plant and Soil* 366, 585-603. <https://doi.org/10.1007/s11104-012-1430-1>
- de Souza Rocha, A.F., Vitorino, L.C., Bessa, L.A., Guedes Fonseca Costa, R.R., Silva Brasil, M. da, Souchie, E.L., 2020. Soil parameters affect the functional diversity of the symbiotic microbiota of *Hymenaea courbaril* L., a Neotropical fruit tree. *Rhizosphere* 16. <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2020.100237>
- DeAngelis, K.M., Pold, G., Topçuoğlu, B.D., van Diepen, L.T.A., Varney, R.M., Blanchard, J.L., Melillo, J., Frey, S.D., 2015. Long-term forest soil warming alters microbial communities in temperate forest soils. *Frontiers in Microbiology* 6, 1-13. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.00104>
- Defrieri, R.L., Sarti, G., Tortarolo, M.F., Escobar-Ortega, J., García de Salamone, I., D'Auria, F., Efron, D., 2011. Biochemical and microbiological properties of Argentinean Patagonia soil with implanted forest species. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition* 11, 111-124. <https://doi.org/10.4067/S0718-95162011000300009>
- Dell'Amico, E., Cavalca, L., Andreoni, V., 2005. Analysis of rhizobacterial communities in perennial Gramineae from polluted water meadow soil, and screening of metal-resistant, potentially plant growth-promoting bacteria. *FEMS Microbiology Ecology* 52, 153-162. <https://doi.org/10.1016/j.femsec.2004.11.005>
- Díaz, S., Fargione, J., Chapin, F.S., Tilman, D., 2006. Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biology* 4, 1300-1305. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040277>
- Dickie, I.A., Reich, P.B., 2005. Ectomycorrhizal fungal communities at forest edges. *Journal of Ecology* 93, 244-255. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.00977.x>
- Dickie, I.A., Richardson, S.J., Wisser, S.K., 2009. Ectomycorrhizal fungal communities and soil chemistry in harvested and unharvested temperate *Nothofagus* rainforests. *Canadian Journal of Forest Research* 39, 1069-1079. <https://doi.org/10.1139/x09-036>
- Diehl, P., Mazzarino, M.J., Fontenla, S., 2008. Plant limiting nutrients in Andean-Patagonian woody species: Effects of interannual rainfall variation, soil fertility and mycorrhizal infection. *Forest Ecology and Management* 255, 2973-2980. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.02.003>
- 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.
- Dighton, J., White, J.F., Oudemans, P., 2005. *The Fungal Community. Its Organization and Role in the Ecosystem*. CRC Press.
- Donegan, K.K., Watrud, L.S., Seidler, R.J., Maggard, S.P., Shiroyama, T., Porteous, L.A., Digiovanni, G., 2001. Soil and litter organisms in Pacific northwest forests under different management practices. *Applied Soil Ecology* 18, 159-175.
- Donoso, C., González, M.E., Lara, A., 2014. *Ecología forestal. Bases para el manejo sustentable y conservación de los Bosques Nativos de Chile.*, Primera ed. ed. Ediciones UAC.
- Donoso Zegers, C., 1993. *Bosques templados de Chile y Argentina. Variación, Estructura y Dinámica.*, Segunda. ed. Editorial Universitaria, Santiago de Chile.
- Doran, J., Safley, M., 1997. Defining and assessing soil health and sustainable productivity., en: Pankhurst, C., Doube, B.M., Gupta, V.V.S.R. (Eds.), *Biological*

- indicators of soil health. CAB INTERNATIONAL, Wallingford, UK, pp. 1-28.
- Dube, F., Zagal, E., Stolpe, N., Espinosa, M., 2009. The influence of land-use change on the organic carbon distribution and microbial respiration in a volcanic soil of the Chilean Patagonia. *Forest Ecology and Management* 257, 1695-1704. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.01.044>
- Dubey, R.K., Tripathi, V., Prabha, R., Chaurasia, R., Singh, D.P., Rao, C.S., El-Keblawy, A., Abhilash, P.C., 2020a. Unravelling the Soil Microbiome: Perspectives For Environmental Sustainability. Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-15516-2>
- Dubey, R.K., Tripathi, V., Prabha, R., Chaurasia, R., Singh, D.P., Rao, C.S., El-Keblawy, A., Abhilash, P.C., 2020b. Belowground Microbial Communities: Key Players for Soil and Environmental Sustainability, en: Dubey, R.K., Tripathi, V., Prabha, R., Chaurasia, R., Singh, D.P., Rao, C.S., El-Keblawy, A., Abhilash, P.C. (Eds.), *Unravelling the Soil Microbiome: Perspectives For Environmental Sustainability*. Springer, pp. 5-22. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-15516-2>.
- Dumbrell, A.J., Ashton, P.D., Aziz, N., Feng, G., Nelson, M., Dytham, C., Fitter, A.H., Helgason, T., 2011. Distinct seasonal assemblages of arbuscular mycorrhizal fungi revealed by massively parallel pyrosequencing. *New Phytologist* 190, 794-804. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03636.x>
- Duo Saito, R.A., Connell, L., Rodriguez, R., Redman, R., Libkind, D., de Garcia, V., 2018. Metabarcoding analysis of the fungal biodiversity associated with Castaño Overa Glacier – Mount Tronador, Patagonia, Argentina. *Fungal Ecology* 36, 8-16. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2018.07.006>
- Echeverría, C., Lara, A., 2004. Growth patterns of secondary *Nothofagus obliqua*-*N. alpina* forests in southern Chile. *Forest Ecology and Management* 195, 29-43. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.02.034>
- Edgar, R.C., 2004. MUSCLE: Multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research* 32, 1792-1797. <https://doi.org/10.1093/nar/gkh340>
- Effron, D.N., Defrieri, R.L., Sarti, G.C., Ortega, J.E., Salamone, I.G.D.E., 2012. Propiedades microbiológicas en un suelo de la Patagonia Argentina bajo la influencia de diferentes especies forestales. *Ciencia del suelo* 29, 191-197.
- Eilers, K.G., Lauber, C.L., Knight, R., Fierer, N., 2010. Shifts in bacterial community structure associated with inputs of low molecular weight carbon compounds to soil. *Soil Biology and Biochemistry* 42, 896-903. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.02.003>
- Elíades, L.A., Cabello, M.N., Pancotto, V., Moretto, A., Ferreri, N.A., Saparrat, M.C.N., Barrera, M.D., 2019. Soil mycobiota under managed and unmanaged forests of *nothofagus pumilio* in tierra del fuego, Argentina. *New Zealand Journal of Forestry Science* 49. <https://doi.org/10.33494/nzjfs492019x53x>
- Enríquez-de-Salamanca, Á., 2020. Contribution to climate change of forest fires in Spain: emissions and loss of sequestration. *Journal of Sustainable Forestry* 39, 417-431. <https://doi.org/10.1080/10549811.2019.1673779>
- Erlandson, S.R., Savage, J.A., Cavender-Bares, J.M., Peay, K.G., 2016. Soil moisture and chemistry influence diversity of ectomycorrhizal fungal communities associating with willow along an hydrologic gradient. *FEMS Microbiology Ecology* 92, 1-9. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiv148>

- FAO, 2010. Evaluación de los recursos forestales mundiales 2010.
- FAO, 2007. Situación de los bosques en el mundo.
- Fernández, L., Agaras, B., Zalba, P., Wall, L.G., Valverde, C., 2012. *Pseudomonas* spp. isolates with high phosphate-mobilizing potential and root colonization properties from agricultural bulk soils under no-till management. *Biology and Fertility of Soils* 48, 763-773. <https://doi.org/10.1007/s00374-012-0665-6>
- Fernández, N. V., 2012. Micorrizas y levaduras asociadas a *Nothofagus nervosa* (Phil.) Dim. et Mil. (Raulí) en poblaciones naturales y en plantas cultivadas en vivero.
- Fernández, N. V., Cecilia Mestre, M., Marchelli, P., Fontenla, S.B., 2012. Yeast and yeast-like fungi associated with dry indehiscent fruits of *Nothofagus nervosa* in Patagonia, Argentina. *FEMS Microbiology Ecology* 80, 179-192. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2011.01287.x>
- Fernández, N. V., Fontenla, S.B., Moguilevsky, D., Meie, S., Rilling, J., Cornejo, P., 2018. *Nothofagus pumilio* forest affected by recent tephra deposition in northern Patagonia. II- Shifts in diversity and structure of rhizosphere fungal communities. *Journal of soil science and plant nutrition* 18, 499-511. <https://doi.org/10.4067/S0718-95162018005001503>
- Fernández, N. V., Marchelli, P., Fontenla, S.B., 2013. Ectomycorrhizas naturally established in *Nothofagus nervosa* seedlings under different cultivation practices in a forest nursery. *Microbial ecology* 66, 581-92. <https://doi.org/10.1007/s00248-013-0229-9>
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2015.05.011>
- Fernández, N. V., Marchelli, P., Tenreiro, R., Chaves, S., Fontenla, S.B., 2020. Are the rhizosphere fungal communities of *Nothofagus alpina* established in two different environments influenced by plant genetic diversity? *Forest Ecology and Management* 473, 118269. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118269>
- Fierer, N., Jackson, R.B., 2006. The diversity and biogeography of soil bacterial communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103, 626-631. <https://doi.org/10.1073/pnas.0507535103>
- Fioroní, F., 2020. Efecto de distintas estrategias de cultivo sobre las comunidades fúngicas radicales y el desarrollo vegetal de *Nothofagus obliqua* y *Pinus ponderosa*. Universidad Nacional del Comahue.
- Flores, R., Godoy, R., Palfner, G., 1997. Morfo-anatomía de la ectomicorriza *Cenococcum geophilum* FR. en *Nothofagus alessandrii* Esp. *Gayana Botanica* 54, 157-162.
- Fontenla, S., Godoy, R., Rosso, P., Havrylenko, M., 1998. Root associations in *Austrocedrus* forests and seasonal dynamics of arbuscular mycorrhizas. *Mycorrhiza* 8, 29-33.
- Fontenla, S., Puntieri, J., Ocampo, J.A., 2001. Mycorrhizal associations in the Patagonian steppe, Argentina. *Plant and Soil* 233, 13-29.
- Fox, J.W., 2013. The intermediate disturbance hypothesis should be abandoned. *Trends in Ecology and Evolution* 28, 86-92. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.08.014>
- Fox, T.R., 2000. Sustained productivity in intensively managed forest plantations. *Forest Ecology and Management* 138, 187-202.

- Franche, C., Lindström, K., Elmerich, C., 2009. Nitrogen-fixing bacteria associated with leguminous and non-leguminous plants. *Plant and Soil* 321, 35-59. <https://doi.org/10.1007/s11104-008-9833-8>
- Fuchslueger, L., Bahn, M., Fritz, K., Hasibeder, R., Richter, A., 2014. Experimental drought reduces the transfer of recently fixed plant carbon to soil microbes and alters the bacterial community composition in a mountain meadow. *New Phytologist* 201, 916-927. <https://doi.org/10.1111/nph.12569>
- Fuentes Molina, N., Rodríguez Barrios, J., Ilenia Leon, S., 2018. Caída y descomposición de hojarasca en los bosques ribereños del manantial de cañaverales, guajira, Colombia. *Acta Biologica Colombiana* 23, 115-123. <https://doi.org/10.15446/abc.v23n1.62342>
- Funnell-Harris, D.L., Pedersen, J.F., Sattler, S.E., 2010. Soil and root populations of fluorescent *Pseudomonas* spp. associated with seedlings and field-grown plants are affected by sorghum genotype. *Plant and Soil* 335, 439-455. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0432-0>
- Gaiero, J.R., McCall, C.A., Thompson, K.A., Day, N.J., Best, A.S., Dunfield, K.E., 2013. Inside the root microbiome: Bacterial root endophytes and plant growth promotion. *American Journal of Botany* 100, 1738-1750. <https://doi.org/10.3732/ajb.1200572>
- Gallo, L., 2009. Proyecto Específico: Domesticación de especies forestales nativas patagónicas. Programa Nacional – FORESTALES.
- Gallo, L., 2006. Domesticación de especies forestales nativas patagónicas de aptitud comercial (PNFOR4232). Proyecto Específico INTA.
- Gans, J., Wolinsky, M., Dunbar, J., 2005. Microbiology: Computational improvements reveal great bacterial diversity and high toxicity in soil. *Science* 309, 1387-1390. <https://doi.org/10.1126/science.1112665>
- Garbeva, P., Van Veen, J.A., Van Elsas, J.D., 2004. Assessment of the diversity, and antagonism towards *Rhizoctonia solani* AG3, of *Pseudomonas* species in soil from different agricultural regimes. *FEMS Microbiology Ecology* 47, 51-64. [https://doi.org/10.1016/S0168-6496\(03\)00234-4](https://doi.org/10.1016/S0168-6496(03)00234-4)
- Garbisu, C., Alkorta, I., Epelde, L., 2011. Assessment of soil quality using microbial properties and attributes of ecological relevance. *Applied Soil Ecology* 49, 1-4. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2011.04.018>
- Gardes, M., Bruns, T.D., 1996. Community structure of ectomycorrhizal fungi in a *Pinus muricata* forest: above-and below-ground views. *Canadian Journal of Botany* 74, 1572-1583.
- Gentile, I., 2016. Ocurrencia de microorganismos endófitos radicales y sus características promotoras del crecimiento vegetal en plantines viverizados de *Nothofagus obliqua*, *Populus nigra* y *Populus trichocarpa*. Universidad Nacional del Comahue.
- Germani, Y., Sansonetti, P.J., 2006. The Genus *Shigella*, en: Dworkin, M., Falkow, S., Rosenberg, E., Schleifer, K.-H., Stackebrandt, E. (Eds.), *The Prokaryotes*. Volume 6: Proteobacteria: Gamma Subclass. Springer, Singapore, pp. 99-122. <https://doi.org/10.1007/0-387-30741-9>.
- Giller, P.S., 1996. The diversity of soil communities, the «poor man's tropical rainforest». *Biodiversity and Conservation* 5, 135-168. <https://doi.org/10.1007/BF00055827>
- Godoy, R., Marín, C., 2019. Chapter 16: Mycorrhizal Studies in Temperate Rainforests of

- Southern Chile., en: Pagano, M.C., Lugo, M.A. (Ed.), *Mycorrhizal Fungi in South America*. Springer Editorial, New York, pp. 315-341.
- Godoy, R., Romero, R., 1994. Estatus micotrófico de la flora vascular en bosques de coníferas nativas del sur de Chile . 209-220.
- Goldenberg, M.G., Gowda, J.H., Casas, C., Garibaldi, L.A., 2018. Efecto de la tasa de descuento sobre la priorización de alternativas de manejo del matorral Norpatagónico argentino. *Bosque* 39, 217-226. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002018000200217>
- Goldenberg, M.G., Oddi, F.J., Amoroso, M.M., Garibaldi, L.A., 2020a. Effects of harvesting intensity and site conditions on biomass production of northern Patagonia shrublands. *European Journal of Forest Research*. <https://doi.org/10.1007/s10342-020-01292-6>
- Goldenberg, M.G., Oddi, F.J., Gowda, J.H., Garibaldi, L.A., 2020b. Effects of firewood harvesting intensity on biodiversity and ecosystem services in shrublands of northern Patagonia. *Forest Ecosystems* 7. <https://doi.org/10.1186/s40663-020-00255-y>
- Goldmann, K., Schöning, I., Buscot, F., Wubet, T., 2015. Forest management type influences diversity and community composition of soil fungi across temperate forest ecosystems. *Frontiers in Microbiology* 6, 1-11. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.01300>
- Gonzalez-Polo, M., Bahamonde, H.A., Peri, P.L., Mazzarino, M.J., Fariña, C., Caballé, G., 2019. Soil microbial processes in a pine silvopastoral system in NW Patagonia. *Agroforestry Systems* 93, 255-266. <https://doi.org/10.1007/s10457-018-0210-1>
- González, M.E., Amoroso, M., Lara, A., Veblen, T.T., Donoso, C., Kitzberger, T., Mundo, I., Holz, A., Casteller, A., Paritsis, J., Muñoz, A.A., Suárez, M.L., Promis, A., 2014. Ecología de Disturbios y su Influencia en los Bosques Templados de Chile y Argentina, en: Donoso, C., González, M.E., Lara, A. (Eds.), *Ecología Forestal. Bases para el Manejo Sustentable y Conservación de los Bosques Nativos de Chile*. Ediciones Universidad Austral de Chile (UACH), pp. 411-502.
- González, M.E., Veblen, T.T., Sibold, J.S., 2005. Fire history of Araucaria-Nothofagus forests in Villarrica National Park, Chile. *Journal of Biogeography* 32, 1187-1202. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01262.x>
- Grand, L., Harvey, A., 1982. Quantitative measurement of ectomycorrhizae on plant roots., en: Schenck, N.C. (Ed.), *Methods and Principles of Mycorrhizal Research*. Society Saint Paul: American Phytopathological, pp. 157-164.
- Grandy, A.S., Strickland, M.S., Lauber, C.L., Bradford, M.A., Fierer, N., 2009. The influence of microbial communities, management, and soil texture on soil organic matter chemistry. *Geoderma* 150, 278-286. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2009.02.007>
- Grigal, D., 2000. Effects of extensive forest management on soil productivity. *Forest Ecology and Management* 138, 167-185.
- Grilli, G., Longo, S., Huais, P.Y., Pereyra, M., Verga, E., Urcelay, C., Galetto, L., 2017. Fungal diversity is negatively affected by habitat fragmentation: a meta-analysis. *Current Opinion in Microbiology* 37, 61-66. <https://doi.org/10.1016/j.mib.2017.03.015>
- Grimont, F., Grimont, P.A.D., 2006a. The Genus *Enterobacter*, en: Dworkin, M., Falkow, S., Rosenberg, E., Schleifer, K.-H., Stackebrandt, E. (Eds.), *The Prokaryotes*. Volume

- 6: Proteobacteria: Gamma Subclass. Springer, Singapore, pp. 197-214. <https://doi.org/10.1007/0-387-30741-9>.
- Grimont, F., Grimont, P.A.D., 2006b. The Genus *Serratia*, en: Dworkin, M., Falkow, S., Rosenberg, E., Schleifer, K.-H., Stackebrandt, E. (Eds.), *The Prokaryotes*. Volume 6: Proteobacteria: Gamma Subclass. Springer, Singapore, pp. 219-244. <https://doi.org/10.1007/0-387-30741-9>.
- Grossart, H.P., Wurzbacher, C., James, T.Y., Kagami, M., 2016. Discovery of dark matter fungi in aquatic ecosystems demands a reappraisal of the phylogeny and ecology of zoosporic fungi. *Fungal Ecology* 19, 28-38. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2015.06.004>
- Grossberg, S.P., 2009. *Forest management.*, Nova Science Publishers.
- Gyenge, J., Fernández, M.E., Sarasola, M., Urquiza, M. De, Schlichter, T., 2009. Ecuaciones para la estimación de biomasa aérea y volumen de fuste de algunas especies leñosas nativas en el valle del río Foyel , NO de la Patagonia argentina. *Bosque* 30, 95-101.
- Haas, B.J., Gevers, D., Earl, A.M., Feldgarden, M., Ward, D. V., Giannoukos, G., Ciulla, D., Tabbaa, D., Highlander, S.K., Sodergren, E., Methé, B., DeSantis, T.Z., Petrosino, J.F., Knight, R., Birren, B.W., 2011. Chimeric 16S rRNA sequence formation and detection in Sanger and 454-pyrosequenced PCR amplicons. *Genome Research* 21, 494-504. <https://doi.org/10.1101/gr.112730.110>
- Hackl, E., Zechmeister-boltenstern, S., Bodrossy, L., Sessitsch, A., 2004. Comparison of Diversities and Compositions of Bacterial Populations Inhabiting Natural Forest Soils. *Applied and Environmental Microbiology* 70, 5057-5065. <https://doi.org/10.1128/AEM.70.9.5057>
- Haichar, F. el Z., Santaella, C., Heulin, T., Achouak, W., 2014. Root exudates mediated interactions belowground. *Soil Biology and Biochemistry* 77, 69-80. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.06.017>
- Halbwachs, H., Karasch, P., Griffith, G.W., 2013. The diverse habitats of *Hygrocybe* – peeking into an enigmatic lifestyle. *Mycosphere* 4, 773-792. <https://doi.org/10.5943/mycosphere/4/4/14>
- Hansen, N., Fertig, M., Tejera, L., 2008. Silvopastoreo en ñire. *Patagonia Forestal* Mar, 7-9.
- Harms, H., Schlosser, D., Wick, L.Y., 2011. Untapped potential: Exploiting fungi in bioremediation of hazardous chemicals. *Nature Reviews Microbiology* 9, 177-192. <https://doi.org/10.1038/nrmicro2519>
- Hartmann, M., Brunner, I., Hagedorn, F., Bardgett, R.D., Stierli, B., Herzog, C., Chen, X., Zingg, A., Graf-Pannatier, E., Rigling, A., Frey, B., 2017. A decade of irrigation transforms the soil microbiome of a semi-arid pine forest. *Molecular Ecology* 26, 1190-1206. <https://doi.org/10.1111/mec.13995>
- Hassan, A., Pariatamby, A., Ahmed, A., Innocent, O., Hamid, F.S., 2019. Effective bioremediation of heavy metal-contaminated landfill soil through bioaugmentation using consortia of fungi. *Journal of Soils and Sediments* 230. <https://doi.org/10.1007/s11270-019-4227-5>
- Hawksworth, D.L., Lücking, R., 2017. Fungal diversity revisited: 2.2 to 3.8 million species. *Microbial Spectrum* 5. <https://doi.org/10.1128/microbiolspec.FUNK-0052-2016>
- Hector, A., Bagchi, R., 2007. Biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Nature* 448, 188-190. <https://doi.org/10.1038/nature05947>

- Heilmann-Clausen, J., Barron, E.S., Boddy, L., Dahlberg, A., Griffith, G.W., Nordén, J., Ovaskainen, O., Perini, C., Senn-Irlet, B., Halme, P., 2015. A fungal perspective on conservation biology. *Conservation Biology* 29, 61-68. <https://doi.org/10.1111/cobi.12388>
- Hendrickson, O., Chatarpaul, L., Robinson, J., 1985. Effects of two methods of timber harvesting on microbial processes in forest soil. *Soil Science Society of America Journal* 49, 739-746.
- Henrik Nilsson, R., Tedersoo, L., Lindahl, B.D., Kjølner, R., Carlsen, T., Quince, C., Abarenkov, K., Pennanen, T., Stenlid, J., Bruns, T., Larsson, K.H., Kõljalg, U., Kauserud, H., 2011. Towards standardization of the description and publication of next-generation sequencing datasets of fungal communities. *New Phytologist* 191, 314-318. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03755.x>
- Hewitt, R.E., Taylor, D.L., Hollingsworth, T.N., Anderson, C.B., Pastur, G.M., 2018. Variable retention harvesting influences belowground plant-fungal interactions of *Nothofagus pumilio* seedlings in forests of southern Patagonia. *PeerJ* 2018, 1-25. <https://doi.org/10.7717/peerj.5008>
- Hibbett, D., Gilbert, L., Donoghue, M., 2000. Evolutionary instability of ectomycorrhizal symbioses in basidiomycetes. *Nature* 407, 506-508.
- Higman, S., 2013. *The sustainable forestry handbook: a practical guide for tropical forest managers on implementing new standards*. Earthscan.
- Holden, S.R., Treseder, K.K., 2013. A meta-analysis of soil microbial biomass responses to forest disturbances. *Frontiers in Microbiology* 4, 1-17. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2013.00163>
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., LAVOREL, S., LAWTON, J.H., LODGE, D.M., LOREAU, M., NAEEM, S., SCHMID, B., SETÄLÄ, H., SYMSTAD, A.J., VANDERMEER, J., WARDLE, D.A., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75, 3-35. <https://doi.org/10.1890/04-0922>
- Hooper, D.U., Solan, M., Symstad, A., Díaz, A., Gessner, M.O., Buchmann, N., Degrange, V., Grime, P., Hulot, F., Mermillod-Blondin, F., Roy, J., Spehn, E., van Peer, L., 2002. Chapter 17: Species diversity, functional diversity and ecosystem functioning, en: Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P. (Eds.), *Biodiversity and Ecosystem functioning. Synthesis and Perspectives*. Oxford University Press, Oxford, pp. 195-208. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091917>
- Hopkins, A.J., Ruthrof, K.X., Fontaine, J.B., Matusick, G., Dundas, S.J., Hardy, G.E., 2018. Forest die-off following global-change-type drought alters rhizosphere fungal communities. *Environmental Research Letters* 13, 095006.
- Horton, B.M., Glen, M., Davidson, N.J., Ratkowsky, D.A., Close, D.C., Wardlaw, T.J., Mohammed, C., 2017. An assessment of ectomycorrhizal fungal communities in Tasmanian temperate high-altitude *Eucalyptus delegatensis* forest reveals a dominance of the Cortinariaceae. *Mycorrhiza* 27, 67-74. <https://doi.org/10.1007/s00572-016-0725-0>
- Hurek, T., Handley, L.L., Reinhold-Hurek, B., Piché, Y., 2002. *Azoarcus* grass endophytes contribute fixed nitrogen to the plant in an unculturable state. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 15, 233-242. <https://doi.org/10.1094/MPMI.2002.15.3.233>
- Huston, M.A., 2014. Disturbance, productivity, and species diversity: empiricism versus logic in ecological theory. *Ecology* 95, 2382-2396.

- Hyde, K.D., Xu, J., Rapior, S., Jeewon, R., Lumyong, S., Niego, A.G.T., Abeywickrama, P.D., Aluthmuhandiram, J.V.S., Brahamanage, R.S., Brooks, S., Chaiyasen, A., Chethana, K.W.T., Chomnunti, P., Chepkirui, C., Chuankid, B., de Silva, N.I., Doilom, M., Faulds, C., Gentekaki, E., Gopalan, V., Kakumyan, P., Harishchandra, D., Hemachandran, H., Hongsanan, S., Karunarathna, A., Karunarathna, S.C., Khan, S., Kumla, J., Jayawardena, R.S., Liu, J.-K., Liu, N., Luangharn, T., Macabeo, A.P.G., Marasinghe, D.S., Meeks, D., Mortimer, P.E., Mueller, P., Nadir, S., Nataraja, K.N., Nontachaiyapoom, S., O'Brien, M., Penkhrue, W., Phukhamsakda, C., Ramanan, U.S., Rathnayaka, A.R., Sadaba, R.B., Sandargo, B., Samarakoon, B.C., Tennakoon, D.S., Siva, R., Sriprom, W., Suryanarayanan, T.S., Sujarit, K., Suwannarach, N., Suwunwong, T., Thongbai, B., Thongklang, N., Wei, D., Wijesinghe, S.N., Winiski, J., Yan, J., Yasanthika, E., Stadler, M., 2019. The amazing potential of fungi: 50 ways we can exploit fungi industrially. *Fungal Diversity*. <https://doi.org/10.1007/s13225-019-00430-9>
- Janda, J.M., 2006. New members of the family Enterobacteriaceae, en: Dworkin, M., Falkow, S., Rosenberg, E., Schleifer, K.-H., Stackebrandt, E. (Eds.), *The Prokaryotes: A Handbook on the Biology of Bacteria*. Volume 6. Springer, Singapore, pp. 5-40.
- Jennings, D.H., 1995. *The physiology of fungal nutrition*. Cambridge University Press.
- Jimtha, C.J., Jishma, P., Sreelekha, S., Chithra, S., Radhakrishnan, E., 2017. Antifungal properties of prodigiosin producing rhizospheric *Serratia* sp. *Rhizosphere* 3, 105-108. <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2017.02.003>
- Jimtha, J.C., Kumar, S., Ge, M., 2020. Probiotic prospects of PGPR for green and sustainable agriculture. *Archives of Phytopathology and Plant Protection* 1-16. <https://doi.org/10.1080/03235408.2020.1805901>
- Jin, Y., Zhu, H., Luo, S., Yang, W., Zhang, L., Li, S., Jin, Q., Cao, Q., Sun, S., Xiao, M., 2019. Role of Maize Root Exudates in Promotion of Colonization of *Bacillus velezensis* Strain S3-1 in Rhizosphere Soil and Root Tissue. *Current Microbiology* 76, 855-862. <https://doi.org/10.1007/s00284-019-01699-4>
- Jones, M.D., Durall, D.M., Cairney, J.W.G., 2003. Ectomycorrhizal fungal communities in young forest stands regenerating after clearcut logging. *New Phytologist* 157, 399-422. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00698.x>
- Jones, M.D., Twieg, B.D., Durall, D.M., Berch, S.M., 2008. Location relative to a retention patch affects the ECM fungal community more than patch size in the first season after timber harvesting on Vancouver Island, British Columbia. *Forest Ecology and Management* 255, 1342-1352. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.10.042>
- Jones, P., Garcia, B.J., Furches, A., Tuskan, G.A., Jacobson, D., 2019. Plant host-associated mechanisms for microbial selection. *Frontiers in Plant Science* 10, 1-14. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00862>
- Jumpponen, A., Jones, K.L., Mattox, J.D., Yaege, C., 2010. Massively parallel 454-sequencing of fungal communities in *Quercus* spp. ectomycorrhizas indicates seasonal dynamics in urban and rural sites. *Molecular Ecology* 19, 41-53. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04483.x>
- Kardol, P., Wardle, D. a, 2010. How understanding aboveground-belowground linkages can assist restoration ecology. *Trends in ecology & evolution* 25, 670-9. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.09.001>
- Kaur, G., Kalia, A., Sodhi, H.S., 2018. Selenium biofortification of *Pleurotus* species and its effect on yield, phytochemical profiles, and protein chemistry of fruiting bodies.

- Journal of Food Biochemistry 42. <https://doi.org/10.1111/jfbc.12467>
- Kausrud, H., Heegaard, E., Halvorsen, R., Boddy, L., Høiland, K., Stenseth, N.C., 2011. Mushroom 's spore size and time of fruiting are strongly related : is moisture important ? *Biology Letters* 7, 273-276. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2010.0820>
- Kenawy, A., Dailin, D.J., Abo-Zaid, G.A., Malek, R.A., Ambehatabi, K.K., Zakaria, K.H.N., Sayyed, R.Z., Enshasy, H.A. El, 2019. Biosynthesis of Antibiotics by PGPR and Their Roles in Biocontrol of Plant Diseases, en: Sayyed, R.Z. (Ed.), *Plant Growth Promoting Rhizobacteria for Sustainable Stress Management*. Springer, pp. 1-35. <https://doi.org/10.1007/978-981-13-6536-2>.
- Kernaghan, G., Sigler, L., Khasa, D., 2003. Mycorrhizal and root endophytic fungi of containerized *Picea glauca* seedlings assessed by rDNA sequence analysis. *Microbial Ecology* 45, 128-136. <https://doi.org/10.1007/s00248-002-1024-1>
- Kershaw, H.M., Mallik, A.U., 2013. Predicting Plant Diversity Response to Disturbance: Applicability of the Intermediate Disturbance Hypothesis and Mass Ratio Hypothesis. *Critical Reviews in Plant Sciences* 32, 383-395. <https://doi.org/10.1080/07352689.2013.791501>
- Khan, S., Afzal, M., Iqbal, S., Khan, Q.M., 2013. Plant-bacteria partnerships for the remediation of hydrocarbon contaminated soils. *Chemosphere* 90, 1317-1332. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2012.09.045>
- Klein, D., Fuentes, J.P., Schmidt, A., Schmidt, H., Schulte, A., 2008. Soil organic C as affected by silvicultural and exploitative interventions in *Nothofagus pumilio* forests of the Chilean Patagonia. *Forest Ecology and Management* 255, 3549-3555. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.03.002>
- Kloepper, J.W., Rodríguez-Kábana, R., Zehnder, G.W., Murphy, J.F., Sikora, E., Fernández, C., 1999. Plant root-bacterial interactions in biological control of soilborne diseases and potential extension to systemic and foliar diseases. *Australasian Plant Pathology* 28, 21-26. <https://doi.org/10.1071/AP99003>
- Kowaljaw, E., Mazzarino, M.J., 2007. Soil restoration in semiarid Patagonia: Chemical and biological response to different compost quality. *Soil Biology & Biochemistry* 39, 1580-1588. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.01.008>
- Kragelund, L., Leopold, K., Nybroe, O., 1996. Outer membrane protein heterogeneity within *Pseudomonas fluorescens* and *P. putida* and use of an OprF antibody as a probe for rRNA homology group I pseudomonads. *Applied and environmental microbiology* 62, 480-485.
- Kreyling, J., Peršoh, D., Werner, S., Benzenberg, M., Wöllecke, J., 2012. Short-term impacts of soil freeze-thaw cycles on roots and root-associated fungi of *Holcus lanatus* and *Calluna vulgaris*. *Plant and Soil* 353, 19-31. <https://doi.org/10.1007/s11104-011-0970-0>
- Kuo, S., 1996. Chapter 32: Phosphorus, en: Bigham, J.M., Bartels, J.M. (Eds.), *Methods of Soil Analysis. Part 3: Chemical Methods*. Soil Science Society of America, Madison, WI, pp. 869-919.
- Laclau, P., 1997. *Los Ecosistemas Forestales Y El Hombre En El Sur De Chile Y Argentina*. Buenos Aires.
- Lambert, S., Reid, W.H., 1981. Biogeography of the Colorado Herpetofauna. *American Midland Naturalist* 106, 145. <https://doi.org/10.2307/2425144>
- Landa, B.B., De Werd, H.A.E., McSpadden Gardener, B.B., Weller, D.M., 2002. Comparison of three methods for monitoring populations of different genotypes of

- 2,4-diacetylphloroglucinol-producing *Pseudomonas fluorescens* in the rhizosphere. *Phytopathology* 92, 129-137. <https://doi.org/10.1094/PHYTO.2002.92.2.129>
- Lauber, C.L., Strickland, M.S., Bradford, M.A., Fierer, N., 2008. The influence of soil properties on the structure of bacterial and fungal communities across land-use types. *Soil Biology and Biochemistry* 40, 2407-2415. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.05.021>
- Lee Taylor, D., Sinsabaugh, R.L., 2015. Chapter 4 – The Soil Fungi: Occurrence, Phylogeny, and Ecology, en: Paul, E. (Ed.), *Soil Microbiology, Ecology and Biochemistry*. Elsevier Inc., pp. 77-109. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-415955-6.00004-9>
- Lencinas, M., Gallo, E., Martínez Pastur, G., 2005. Modificación de la biodiversidad por el manejo forestal: plantas, aves e insectos. Módulo Lengua- Subproyecto 4- Sotobosqu PIARFON BAP - 2004 1-24.
- Libkind Frati, D., 2006. Levaduras carotenogénicas de ambientes acuáticos de la Patagonia noroccidental argentina. *Aplicaciones biotecnológicas*.
- Lim, Y.W., Kim, B.K., Kim, C., Jung, H.S., Kim, B.S., Lee, J.H., Chun, J., 2010. Assessment of soil fungal communities using pyrosequencing. *Journal of Microbiology* 48, 284-289. <https://doi.org/10.1007/s12275-010-9369-5>
- Lindahl, B.D., Nilsson, R.H., Tedersoo, L., Abarenkov, K., Carlsen, T., Kjøller, R., Kõljalg, U., Pennanen, T., Rosendahl, S., Stenlid, J., Kauserud, H., 2013. Fungal community analysis by high-throughput sequencing of amplified markers--a user's guide. *The New phytologist* 199, 288-99. <https://doi.org/10.1111/nph.12243>
- Lodge, D.J., Padamsee, M., Matheny, P.B., Aime, M.C., Cantrell, S.A., Boertmann, D., Kovalenko, A., Vizzini, A., Dentinger, B.T.M., Kirk, P.M., Ainsworth, A.M., Moncalvo, J., Vilgalys, R., Larsson, E., Lücking, R., Griffith, G.W., Smith, M.E., Norvell, L.L., Desjardin, D.E., Redhead, S.A., Ovrebo, C.L., Lickey, E.B., Ercole, E., Hughes, K.W., Courtecuisse, R., Young, A., Binder, M., Minnis, A.M., Lindner, D.L., Ortiz-santana, B., Haight, J., Læssøe, T., Baroni, T.J., Geml, J., Hattori, T., 2014. Molecular phylogeny, morphology, pigment chemistry and ecology in *Hygrophoraceae* (Agaricales). *Fungal Diversity* 64, 1-99. <https://doi.org/10.1007/s13225-013-0259-0>
- Loguercio, G.A., Donoso, P.J., Müller-using, S., Dezzotti, A., Urretavizcaya, M.F., Navarro, C.O., Martin, M., Schlegel, B., Müller-using, B., Mujica, R., Peñalba, M.G., Beltrán, H.A., Caselli, M., 2018. Chapter 8: Silviculture of Temperate Mixed Forests from South America, en: *Dynamics, Silviculture and Management of Mixed Forests*. Springer, Cham, pp. 271-317.
- Longo, M.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. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.03.041>
- Luck, G.W., Harrington, R., Harrison, P.A., Kremen, C., Berry, P.M., Bugter, R., Dawson, T.P., de Bello, F., Díaz, S., Feld, C.K., Haslett, J.R., Hering, D., Kontogianni, A., Lavorel, S., Rounsevell, M.D.A., Samways, M.J., Sandin, L., Settele, J., Sykes, M.T., van den Hove, S., Vandewalle, M., Zobel, M., 2009. Quantifying the Contribution of Organisms to the Ecosystem Services. *BioScience* 59, 223-235. <https://doi.org/10.1025/bio.2009.59.3.7>
- Luebert, F., Plischoff, P., 2006. *Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago de Chile.
- Luoma, D.L., Eberhart, J.L., Molina, R., Amaranthus, M.P., 2004. Response of

- ectomycorrhizal fungus sporocarp production to varying levels and patterns of green-tree retention. *Forest Ecology and Management* 202, 337-354. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.07.041>
- Madingan, M.T., Mrtinko, J.M., Parker, J. (Eds.), 2004. Brock. *Biología de los Microorganismos*, 10a ed. International Microbiology.
- Madueño, L., Coppotelli, B.M., Alvarez, H.M., Morelli, I.S., 2011. Isolation and characterization of indigenous soil bacteria for bioaugmentation of PAH contaminated soil of semiarid Patagonia, Argentina. *International Biodeterioration and Biodegradation* 65, 345-351. <https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2010.12.008>
- Malmsheimer, R.W., Heffernan, P., Brink, S., Crandall, D., Deneke, F., Galik, C., Gee, E.A., Helms, J.A., McClure, N., Mortimer, M., Ruddell, S., Smith, M., Stewart, J.C., 2008. Forest management solutions for mitigating climate change in the United States. *Journal of Forestry* 106, 115-171. <https://doi.org/10.1093/jof/106.3.115>
- Mandyam, K., Jumpponen, A., 2005. Seeking the elusive function of the root-colonising dark septate endophytic fungi. *Studies in Mycology* 53, 173-189. <https://doi.org/10.3114/sim.53.1.173>
- Marcos, M.S., Bertiller, M.B., Saraví Cisneros, H., Olivera, N.L., 2016. Nitrification and ammonia-oxidizing bacteria shift in response to soil moisture and plant litter quality in arid soils from the Patagonian Monte. *Pedobiologia* 59, 1-10. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2015.11.002>
- Marín, C., Godoy, R., Valenzuela, E., Schloter, M., Wubet, T., Boy, J., Gschwendtner, S., 2017. Functional land-use change effects on soil fungal communities in Chilean temperate rainforests. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition* 17, 985-1002. <https://doi.org/10.4067/S0718-95162017000400011>
- Marín, C., Valenzuela, E., Godoy, R., Palfner, G., 2018. Diversity and growth-effects of ectomycorrhizal fungi of a *Nothofagus pumilio* forest in the Andes of Southern Chile. *Boletín Micológico* 33, 9. <https://doi.org/10.22370/bolmicol.2018.33.1.1164>
- Marrero, M.A., Agarás, B., Wall, L.G., Valverde, C., 2015. Enriquecimiento diferencial de *Pseudomonas* spp. en el rizoplaneo de distintas especies cultivadas. *Revista Argentina de Microbiología* 47, 132-137. <https://doi.org/10.1016/j.ram.2015.03.007>
- Marshall, V.G., 2000. Impacts of forest harvesting on biological processes in northern forest soils. *Forest Ecology and Management* 133, 43-60.
- Martínez-Pastur, G.J., Lencinas, M. V., Peri, P.L., Cellini, J.M., Moretto, A., 2010. Investigación sobre manejo forestal a largo plazo en Patagonia Sur - Argentina: Lecciones del pasado , desafíos del presente. *Revista Chilena de Historia Natural* 83, 159-169. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2010000100009>
- Martínez-Pastur, G.J., Peri, P.L., Fernández, M.C., Staffieri, G., Rodríguez, D., 1999. Desarrollo de la regeneración a lo largo del ciclo del manejo forestal de un bosque de *Nothofagus pumilio*: 1. Incidencia de la cobertura y el aprovechamiento o cosecha. *Bosque* 20, 47-53.
- Martinez-Romero, E., 2006. Dinitrogen-fixing prokaryotes, en: Dworkin, M., Falkow, S., Rosenberg, E., Schleifer, K.-H., Stackebrandt, E. (Eds.), *The prokaryotes*, Volume 2. Springer, New York, pp. 793–817. https://doi.org/10.1007/0-387-30742-7_24
- Martinez Pastur, G., Cellini, J., Lencinas, M., Peri, P., 2008. POTENCIALIDAD DE LA COSECHA Y RENDIMIENTO INDUSTRIAL DE BOSQUES DE *Nothofagus antarctica* EN TIERRA DEL FUEGO (ARGENTINA). Proyecto PID2005 35648.

- Mazzarino, M., Gobbi, M., 2005. Indicadores de circulación de nutrientes en bosques Andino-Patagónicos. Ediciones INTA. IDIA 21, 15-18.
- Mazzarino, M.J., Bertiller, M., Schlichter, T., Gobbi, M., 1998. Nutrient cycling in Patagonian ecosystems. *Ecologia Austral* 8, 167-181.
- McDowell, R.W., Stewart, I., 2006. The phosphorus composition of contrasting soils in pastoral, native and forest management in Otago, New Zealand: Sequential extraction and ^{31}P NMR. *Geoderma* 130, 176-189. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2005.01.020>
- Meena, R.S., Kumar, S., Singh, J., Jat, M.L., 2019. Sustainable Management of Soil and Environment, The Forests Handbook. <https://doi.org/10.1002/9780470757079.ch7>
- Menkis, A., Vasaitis, R., 2011. Fungi in Roots of Nursery Grown *Pinus sylvestris*: Ectomycorrhizal Colonisation, Genetic Diversity and Spatial Distribution. *Microbial Ecology* 61, 52-63. <https://doi.org/10.1007/s00248-010-9676-8>
- Mestre, C., 2011. Biodiversidad de levaduras de suelo y rizósfera asociadas a especies de *Nothofagus* ectomicorrícicos del Bosque Andino - patagónico.
- Mestre, C., Fontenla, S., Bruzone, M.C., Fernández, N. V., Dames, J., 2016. Detection of plant growth enhancing features in psychrotolerant yeasts from Patagonia (Argentina). *Journal of basic microbiology* 56, 1-9. <https://doi.org/10.1002/jobm.201500728>
- Mestre, M.C., Fontenla, S., 2020. Yeast communities associated with ectomycorrhizal fungi in different *Nothofagus* forests of northwestern Patagonia. *Forest Ecology and Management*.
- Mestre, M.C., Fontenla, S., Rosa, C. a, 2014. Ecology of cultivable yeasts in pristine forests in northern Patagonia (Argentina) influenced by different environmental factors. *Canadian journal of microbiology* 60, 371-82. <https://doi.org/10.1139/cjm-2013-0897>
- Mestre, M.C., Pastorino, M.J., Aparicio, A.G., Fontenla, S.B., 2017. Natives helping foreigners? The effect of inoculation of poplar with patagonian beneficial microorganisms. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition* 17, 1028-1039. <https://doi.org/10.4067/S0718-95162017000400014>
- Meyer, J.B., Lutz, M.P., Frapolli, M., Péchy-Tarr, M., Rochat, L., Keel, C., Défago, G., Maurhofer, M., 2010. Interplay between wheat cultivars, biocontrol pseudomonads, and soil. *Applied and Environmental Microbiology* 76, 6196-6204. <https://doi.org/10.1128/AEM.00752-10>
- Mirza, M.S., Mehnaz, S., Normand, P., Prigent-Combaret, C., Moëgne-Loccoz, Y., Bally, R., Malik, K.A., 2006. Molecular characterization and PCR detection of a nitrogen-fixing *Pseudomonas* strain promoting rice growth. *Biology and Fertility of Soils* 43, 163-170. <https://doi.org/10.1007/s00374-006-0074-9>
- Miyamoto, Y., Sakai, A., Hattori, M., Nara, K., 2015. Strong effect of climate on ectomycorrhizal fungal composition: Evidence from range overlap between two mountains. *ISME Journal* 9, 1870-1879. <https://doi.org/10.1038/ismej.2015.8>
- Molino, J., Sabatier, D., 2001. Tree diversity in tropical rain forests: A validation of the intermediate disturbance hypothesis. *Science* 294, 1702-1704. <https://doi.org/10.1126/science.1060284>
- Montagnini, F., Brewer, M., Eibl, B., Fernández, R., 2006. Estrategias para la restauración de paisajes forestales experiencias en Misiones, Argentina., *Actas II Congreso*

- Forestal Latinoamericano IUFRO. La Serena, IV Región, Chile.
- Montenegro, C., Gasparri, I., Manghi, E., Strada, M., Bono, J., Parmuchi, M.G., 2004. Informe sobre deforestación en Argentina.
- Moore, E.R., Tindall, B.J., Martins Dos Santos, V.A.P., Pieper, D.H., Ramos, J.L., Palleroni, N.J., 2006. Nonmedical: pseudomonas, en: Dworkin, M., Falkow, S., Rosenberg, E., Schleifer, K.-H., Stackebrandt, E. (Eds.), *The prokaryotes*, Volume 6. Springer, Singapore, pp. 646-703.
- Moreira, M.S., Siqueira, J.O., 2006. *Microbiologia e bioquímica do solo.*, Segunda ed. ed. UFLA (Universidade Federal de Lavras), Minas Gerais, Brasil.
- Mori, A.S., Lertzman, K.P., Gustafsson, L., 2017. Biodiversity and ecosystem services in forest ecosystems: a research agenda for applied forest ecology. *Journal of Applied Ecology* 54, 12-27. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12669>
- Naamala, J., Smith, D.L., 2020. Relevance of Plant Growth Promoting Microorganisms and Their Derived Compounds, in the Face of Climate Change. *Agronomy* 10, 1179. <https://doi.org/10.3390/agronomy10081179>
- Nacif, M., Kitzberger, T., Garibaldi, L.A., 2020. Positive outcomes between herbivore diversity and tree survival: responses to management intensity in a Patagonian forest. *Forest Ecology and Management* 458, 117738. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117738>
- Nacke, H., Thürmer, A., Wollherr, A., Will, C., Hodac, L., Herold, N., Schöning, I., Schrupf, M., Daniel, R., 2011. Pyrosequencing-based assessment of bacterial community structure along different management types in German forest and grassland soils. *PLoS ONE* 6, 1-12.
- Nai, C., Meyer, V., 2016. The beauty and the morbid: fungi as source of inspiration in contemporary art. *Fungal Biology and Biotechnology* 3, 3-10. <https://doi.org/10.1186/s40694-016-0028-4>
- Nehra, V., Choudhary, M., 2015. A review on plant growth promoting rhizobacteria acting as bioinoculants and their biological approach towards the production of sustainable agriculture. *Journal of Applied and Natural Science* 7, 540-556. <https://doi.org/10.31018/jans.v7i1.642>
- Nelson, D.W., Sommers, L.E., 1996. Chapter 34: Total carbon, organic carbon and organic matter, en: Bigham, J.M., Bartels, J.M. (Eds.), *Methods of Soil Analysis. Part 3: Chemical Methods*. Soil Science Society of America, Madison, WI, pp. 961-1010.
- Nguyen, N.H., Song, Z., Bates, S.T., Branco, S., Tedersoo, L., Menke, J., Schilling, J.S., Kennedy, P.G., 2016. FUNGuild: An open annotation tool for parsing fungal community datasets by ecological guild. *Fungal Ecology* 20, 241-248. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2015.06.006>
- Nielsen, M.N., Winding, A., 2002. *Microorganisms as indicators of soil health*. National Environmental Research Institute, Roskilde, Denmark.
- Nouhra, E., Urcelay, C., Longo, S., Tedersoo, L., 2013. Ectomycorrhizal fungal communities associated to *Nothofagus* species in Northern Patagonia. *Mycorrhiza* 23, 487-496. <https://doi.org/10.1007/s00572-013-0490-2>
- Okon, Y., 1985. Azospirillum as a potential inoculant for agriculture. *Trends in Biotechnology* 3, 223-228. [https://doi.org/10.1016/0167-7799\(85\)90012-5](https://doi.org/10.1016/0167-7799(85)90012-5)
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E., Wagner, H., 2019. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-6.

- Oliveira, A.L.M., Urquiaga, S., Döbereiner, J., Baldani, J.I., 2002. The effect of inoculating endophytic N₂-fixing bacteria on micropropagated sugarcane plants. *Plant and Soil* 242, 205-215. <https://doi.org/10.1023/A:1016249704336>
- Oliveira, R.S., Franco, A.R., Vosátka, M., Castro, P.M.L., 2010. Management of nursery practices for efficient ectomycorrhizal fungi application in the production of *Quercus ilex*. *Symbiosis* 52, 125-131. <https://doi.org/10.1007/s13199-010-0092-0>
- Olivera, N.L., Prieto, L., Bertiller, M.B., Ferrero, M.A., 2016. Sheep grazing and soil bacterial diversity in shrublands of the Patagonian Monte, Argentina. *Journal of Arid Environments* 125, 16-20. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2015.09.012>
- Østergaard, L.H., Olsen, H.S., 2011. Industrial Applications of Fungal Enzymes, en: Hofrichter, M. (Ed.), *Industrial Applications. The Mycota X*, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, pp. 269-290. https://doi.org/10.1007/978-3-642-11458-8_13
- Oulas, A., Pavloudi, C., Polymenakou, P., Pavlopoulos, G.A., Papanikolaou, N., Kotoulas, G., Arvanitidis, C., Iliopoulos, I., 2015. Metagenomics: Tools and insights for analyzing next-generation sequencing data derived from biodiversity studies. *Bioinformatics and Biology Insights* 9, 75-88. <https://doi.org/10.4137/BBI.S12462>
- Overmann, J., 2006. Principles of enrichment, isolation, cultivation and preservation of prokaryotes, en: Dworkin, M., Falkow, S., Rosenberg, E., Schleifer, K.-H., Stackebrandt, E. (Eds.), *The prokaryotes*, Volume 1. Springer, New York, pp. 80-136.
- Pagano, M.C., Lugo, M.A., 2019. *Mycorrhizal Fungi in South America*. Springer Editorial, New York. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-15228-4>
- Paillet, Y., Bergès, L., Hjältén, J., Ódor, P., Avon, C., Bernhardt-Römermann, M., Bijlsma, R.J., De Bruyn, L., Fuhr, M., Grandin, U., Kanka, R., Lundin, L., Luque, S., Magura, T., Matesanz, S., Mészáros, I., SebastiÀ, M.T., Schmidt, W., Standovár, T., TÓthmérész, B., Uotila, A., Valladares, F., Vellak, K., Virtanen, R., 2010. Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: Meta-analysis of species richness in Europe. *Conservation Biology* 24, 101-112. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01399.x>
- Pankhurst, C.E., Hawke, B.G., McDonald, H.J., Kirkby, C.A., Buckerfield, J.C., Michelsen, P., O'Brien, K.A., Gupta, V.V.S.R., Doube, B.M., 1995. Evaluation of Soil Biological Properties as Potential Bioindicators of Soil Health. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 35, 1015-1028. <https://doi.org/10.1071/EA9951015>
- Parkinson, D., 1983. Functional relationships between soil organisms. *New trends in soil biology* 8, 153-165.
- Parladé, J., Martínez-Peña, F., Pera, J., 2017. Effects of forest management and climatic variables on the mycelium dynamics and sporocarp production of the ectomycorrhizal fungus *Boletus edulis*. *Forest Ecology and Management* 390, 73-79. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.01.025>
- Parladé, J.P.J., 2005. Inoculación controlada con hongos ectomicorrícicos en la producción de planta destinada a repoblaciones forestales : estado actual en España aplicación a la repoblación forestal 14, 419-433.
- Pastorino, M., *en prensa*. Native forests claim for breeding in Argentina: general concepts and their state, en: Pastorino, M., Marchelli, P. (Eds.), *Low Intensity Breeding of Native Forest Trees in Argentina: genetic basis for their domestication and conservation*. Springer.
- Paul, E.A., 2015. *Soil Microbiology, ecology and biochemistry*, Fourth. ed. Elsevier Inc.
- Paula, F.S., Rodrigues, J.L.M., Zhou, J., Wu, L., Mueller, R.C., Mirza, B.S., Bohannan,

- B.J.M., Nüsslein, K., Deng, Y., Tiedje, J.M., Pellizari, V.H., 2014. Land use change alters functional gene diversity, composition and abundance in Amazon forest soil microbial communities. *Molecular Ecology* 23, 2988-2999. <https://doi.org/10.1111/mec.12786>
- Peay, K.G., Bruns, T.D., Kennedy, P.G., Bergemann, S.E., Garbelotto, M., 2007. A strong species-area relationship for eukaryotic soil microbes: Island size matters for ectomycorrhizal fungi. *Ecology Letters* 10, 470-480. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01035.x>
- Peay, K.G., Russo, S.E., Mcguire, K.L., Lim, Z., Chan, J.P., Tan, S., Davies, S.J., 2015. Lack of host specificity leads to independent assortment of dipterocarps and ectomycorrhizal fungi across a soil fertility gradient. *Ecology Letters* 18, 807-816. <https://doi.org/10.1111/ele.12459>
- Peck, L.J., Wang, J.C., 1981. Sequence dependence of the helical repeat of DNA in solution. *Nature* 292, 375-378. <https://doi.org/10.1038/292375a0>
- Peintner, U., Schwarz, S., Mešić, A., Moreau, P.A., Moreno, G., Saviuc, P., 2013. Mycophilic or Mycophobic? Legislation and Guidelines on Wild Mushroom Commerce Reveal Different Consumption Behaviour in European Countries. *PLoS ONE* 8, 1-10. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063926>
- Pera, J., Álvarez, I.F., Rincón, A., Parladé, J., 1999. Field performance in northern Spain of Douglas-fir seedlings inoculated with ectomycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* 9, 77-84. <https://doi.org/10.1007/s005720050003>
- Peri, P., Lasagno, R., Mónaco, M., Monelos, L., Mattenet, F., 2020. Agregado de valor de la madera de Ñire en un esquema de manejo de bosques con ganadería integrada en Santa Cruz. INTA-Consejo Agrario Provincial, Buenos Aires.
- Peri, P.L., Bahamonde, H., Christiansen, R., 2015. Soil respiration in Patagonian semiarid grasslands under contrasting environmental and use conditions. *Journal of Arid Environments* 119, 1-8. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2015.03.008>
- Peri, P.L., Hansen, N., Rusch, V., Tejera, L., Monelos, L., Fertig, M., Bahamonde, H., Sarasola, M., 2009. Pautas de manejo de sistemas silvopastoriles en bosques nativos de *Nothofagus antarctica* (ñire) en Patagonia. Primer Congreso Nacional de Sistemas Silvopastoriles. *Ecología*. Posadas, M, 151-155.
- Peri, P.L., Monelos, H.L., Bahamonde, H.A., 2006. Evaluación de la continuidad del estrato arbóreo en bosques nativos de *Nothofagus antarctica* bajo uso silvopastoril con ganado ovino en Patagonia Sur, Argentina. *Actas IV Congreso Latinoamericano de Agroforestería para la Pecuaria Sostenible*. Varadero, Cuba. 6.
- Peri, P.L., Ormaechea, S., 2013. Relevamiento de los bosques nativos de ñire (*Nothofagus antarctica*) en Santa Cruz: base para su conservación y manejo. Consejo Agrario Provincial Estación Experimental Agropecuaria Santa Cruz Relevamiento.
- Peri, P.L., Sturzenbaum, M.V., Monelos, L., Livraghi, E., Christiansen, R., Moreto, A., Mayo, J.P., 2005. Productividad de sistemas silvopastoriles en bosques nativos de ñire (*Nothofagus antarctica*) de Patagonia Austral. Tercer Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano 1-10.
- Peri, P.L., Tejera, L., Amico, I., Von Müller, A., Martínez Pastur, G., Bava, J., Bahamonde, H., Mondino, V., Schinelli, T., Gargaglione, V., Ormaechea, S., Boyeras, F., Salvador, G., Lloyd, C., Huertas, L., 2016. Estado de situación del sector forestal en Patagonia Sur.

- Peterson, R.L., Massicotte, H.B., Meleville, L.H., 2004. Mycorrhizas: Anatomy and Cell Biology. NRC Research Press, CABI Publishing., Ottawa, Canada.
- Pfisterer, A.B., Schmid, B., 2002. Diversity-dependent production can decrease the stability of ecosystem functioning. *Nature* 416, 84-86. <https://doi.org/10.1038/416084a>
- Philpott, T.J., Barker, J.S., Prescott, C.E., Grayston, S.J., 2018. Limited effects of variable-retention harvesting on fungal communities decomposing fine roots in coastal temperate rainforests. *Applied and Environmental Microbiology* 84. <https://doi.org/10.1128/AEM.02061-17>
- Picco, O., Escalona, M., 2008. Sistemas productivos de *Nothofagus antarctica* en la Patagonia Argentina; Análisis de la legislación vigente. Actas de la Segunda Reunión sobre *Nothofagus* en la Patagonia – Eco*Nothofagus* 2008. Esquel, Chubut. 205-212.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., Team, R.C., 2019. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-140,.
- Plassard, C., Louche, J., Ali, M.A., Duchemin, M., Legname, E., Cloutier-Hurteau, B., 2011. Diversity in phosphorus mobilisation and uptake in ectomycorrhizal fungi. *Annals of Forest Science* 68, 33-43. <https://doi.org/10.1007/s13595-010-0005-7>
- Pucci, O.H., Bak, M.A., Peressutti, S.R., Klein, I., Härtig, C., Alvarez, H.M., Wünsche, L., 2000. Influence of crude oil contamination on the bacterial community of semiarid soils of Patagonia (Argentina). *Acta Biotechnologica* 20, 129-146. <https://doi.org/10.1002/abio.370200207>
- Pulleman, M., Creamer, R., Hamer, U., Helder, J., Pelosi, C., Pérès, G., Rutgers, M., 2012. Soil biodiversity, biological indicators and soil ecosystem services-an overview of European approaches. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 4, 529-538. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2012.10.009>
- Puntieri, J., Varela, S.A., Torres, C., Casares, T.S., 2013. Antecedentes, cuidados y control de la calidad de árboles nativos en función de una buena producción. *Silvicultura en vivero* 5.
- Purahong, W., Kapturska, D., Pecyna, M.J., Jariyavidyanont, K., Kaunzner, J., Juncheed, K., Uengwetwanit, T., Rudloff, R., Schulz, E., Hofrichter, M., Schloter, M., Krüger, D., Buscot, F., 2015. Effects of Forest Management Practices in Temperate Beech Forests on Bacterial and Fungal Communities Involved in Leaf Litter Degradation. *Microbial Ecology* 69, 905-913. <https://doi.org/10.1007/s00248-015-0585-8>
- Quoreshi, A.M., 2003. Nutritional Preconditioning and Ectomycorrhizal Formation of *Picea mariana* (Mill.) B.S.P. Seedlings. *Eurasian Journal of Forest Research* 6, 1-63.
- R Core Team, 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Raaijmakers, J.M., Paulitz, T.C., Steinberg, C., Alabouvette, C., Moëgne-Loccoz, Y., 2009. The rhizosphere: A playground and battlefield for soilborne pathogens and beneficial microorganisms. *Plant and Soil* 321, 341-361. <https://doi.org/10.1007/s11104-008-9568-6>
- Raich, J.W., Tufekcioglu, A., 2000. Vegetation and soil respiration: Correlations and controls. *Biogeochemistry* 48, 71-90.
- Ramírez, C., Correa, M., Figueroa, H., San Martín, J., 1985. Variación del hábito y del hábitat de *Nothofagus antarctica* en el centro sur de Chile. *Bosque* 6, 55-73.
- Ramirez, K.S., Craine, J.M., Fierer, N., 2012. Consistent effects of nitrogen amendments on soil microbial communities and processes across biomes. *Global Change Biology*

- 18, 1918-1927. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02639.x>
- Ramirez, K.S., Lauber, C.L., Knight, R., Bradford, M.A., Fierer, N., 2010. Consistent effects of nitrogen fertilization on soil bacterial communities in contrasting systems. *Ecology* 91, 3463-3470. <https://doi.org/10.1890/10-0426.1>
- Read, D.J., 1999. The ecophysiology of mycorrhizal symbioses with special reference to impacts upon plant fitness, en: Press, M.C., Scholes, J.D., Barker, M.G. (Eds.), *Physiological plant ecology*. Blackwell Science., London, UK., pp. 133-152.
- Read, D.J., Perez-Moreno, J., 2003. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems - a journey towards relevance? *New Phytologist* 157, 475-492. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00704.x>
- Redel, Y.D., Escudey, M., Alvear, M., Conrad, J., Borie, F., 2015. Effects of land use change on p bioavailability determined by chemical fractionation and ³¹P-NMR spectroscopy in a nothofagus forest and adjacent grassland. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition* 15, 1061-1070. <https://doi.org/10.4067/S0718-95162015005000074>
- Reid, R.K., Reid, C.P.P., Szaniszló, P.J., 1985. Effects of synthetic and microbially produced chelates on the diffusion of iron and phosphorus to a simulated root in soil. *Biology and Fertility of Soils* 1, 45-52. <https://doi.org/10.1007/BF00710970>
- Reque, J.A., Sarasola, M., Gyenge, J., Fernández, M.E., 2007. Caracterización silvícola de ñirantales del norte de la Patagonia para la gestión forestal sostenible. *Bosque* 28, 33-45. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002007000100006>
- Richardson, A.E., Barea, J.-M., McNeill, A.M., Prigent-Combaret, C., 2009. Acquisition of phosphorus and nitrogen in the rhizosphere and plant growth promotion by microorganisms. *Plant and Soil* 321, 305-339. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-9895-2>
- Richter, A., Schöning, I., Kahl, T., Bauhus, J., Ruess, L., 2018. Regional environmental conditions shape microbial community structure stronger than local forest management intensity. *Forest Ecology and Management* 409, 250-259. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.11.027>
- Rinaldi, A.C., Comandini, O., Kuyper, T.W., 2008. Ectomycorrhizal fungal diversity: separating the wheat from the chaff. *Fungal Diversity* 33, 1-45.
- Rincón, A., De Felipe, M.R., Fernández-Pascual, M., 2007. Inoculation of *Pinus halepensis* Mill. with selected ectomycorrhizal fungi improves seedling establishment 2 years after planting in a degraded gypsum soil. *Mycorrhiza* 18, 23-32. <https://doi.org/10.1007/s00572-007-0149-y>
- Rincón, A., Pardalé, J., Pera, J., 2005. Effects of ectomycorrhizal inoculation and the type of substrate on mycorrhization, growth and nutrition of containerised *Pinus pinea* L. seedlings produced in a commercial nursery. *Annals of Forest Science* 62, 817-822. <https://doi.org/10.1051/forest:2005087>
- Ritz, K., Young, I.M., 2004. Interactions between soil structure and fungi. *Mycologist* 18, 52-59. <https://doi.org/10.1017/S0269915X04002010>
- Rivas, Y., Oyarzun, C., Godoy, R., Valenzuela, E., 2009. Mineralización del nitrógeno, carbono y actividad enzimática del suelo en un bosque de *Nothofagus obliqua* (Mirb) Oerst. y una plantación de *Pinus radiata* D. Don. del centro-sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 82, 119-134.
- Root, R.B., 1967. The Niche Exploitation Pattern of the Blue-Gray Gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37, 317-350. <https://doi.org/10.2307/1942327>

- Roper, M., Ophel-Keller, K., 1998. Soil microflora as bioindicators of soil health, en: Pnakhurst, B., Gupta, V. (Eds.), Biological indicators of soil health. Wallingford: CABI, pp. 157-178.
- Rusch, V., López, D.R., Cavallero, L., Rusch, G.M., Garibaldi, L.A., Grosfeld, J., Peri, P.L., 2017. Modelo de estados y transiciones de los ñirantales del NO de la Patagonia como herramienta para el uso silvopastoril sustentable. *Ecología Austral* 27, 266-278. <https://doi.org/10.25260/EA.17.27.2.0.240>
- Rusch, V., Vila, A., Marqués, B., Lantschner, V., 2008. Conservación de la biodiversidad en sistemas productivos. Fundamentos y prácticas aplicadas a las forestaciones del Noroeste de la Patagonia. INTA.
- Russell, J.R., Huang, J., Anand, P., Kucera, K., Sandoval, A.G., Dantzler, K.W., Hickman, D.S., Jee, J., Kimovec, F.M., Koppstein, D., Marks, D.H., Mittermiller, P.A., Núñez, S.J., Santiago, M., Townes, M.A., Vishnevetsky, M., Williams, N.E., Vargas, M.P.N., Boulanger, L.A., Bascom-Slack, C., Strobel, S.A., 2011. Biodegradation of polyester polyurethane by endophytic fungi. *Applied and Environmental Microbiology* 77, 6076-6084. <https://doi.org/10.1128/AEM.00521-11>
- Russo, S.E., Legge, R., Weber, K. a., Brodie, E.L., Goldfarb, K.C., Benson, A.K., Tan, S., 2012. Bacterial community structure of contrasting soils underlying Bornean rain forests: Inferences from microarray and next-generation sequencing methods. *Soil Biology and Biochemistry* 55, 48-59. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.05.021>
- Saharan, B.S., Nehra, V., 2011. Plant Growth Promoting Rhizobacteria : A Critical Review. *Life Sciences and Medicine Research* 2011, 1-30.
- Sarti, G., Efrona, D.N., 2019. Evaluation of biological and biochemical parameters in a soil under different forest species of the Argentinian Patagonia. *Revista Cubana de Ciencias Forestales: CFORES* 7, 171-183.
- Satti, P., Mazzarino, M.J., Gobbi, M., Funes, F., Roselli, L., Fernandez, H., 2003. Soil N dynamics in relation to leaf litter quality and soil fertility in north-western Patagonian forests. *Journal of Ecology* 91, 173-181. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2003.00756.x>
- Satti, P., Mazzarino, M.J., Roselli, L., Crego, P., 2007. Factors affecting soil P dynamics in temperate volcanic soils of southern Argentina. *Geoderma* 139, 229-240. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2007.02.005>
- Satti, P.S., 2007. Biodisponibilidad de nitrógeno y fósforo en suelos volcánicos bajo bosque nativo, disturbados y enmendados. Universidad Nacional del Comahue.
- SAYDS, 2007. Primer inventario nacional de Bosques Nativos. Informe regional: Bosques andino patagónicos. Buenos Aires, Argentina.
- SAYDS, 2005. Primer inventario nacional de Bosques Nativos. Informe regional: Bosque andino patagónico. Buenos Aires, Argentina.
- Scherer-Lorenzen, M., Körner, C., Schulze, E.D., 2005. Forest diversity and function. Springer Science & Business Media.
- Schinelli Casares, T., 2012. Producción de *Nothofagus* bajo condiciones controladas 80.
- Schlegel, H.G., Jannasch, H.W., 2006. Prokaryotes and their habitats, en: Dworkin, M., Falkow, S., Rosenberg, E., Schleifer, K.-H., Stackebrandt, E. (Eds.), *The Prokaryotes Volume 1*. Springer, New York, pp. 137-184.
- Schlichter, T., Laclau, P., 1998. Ecotono estepa-bosque y plantaciones forestales en la Patagonia norte. *Ecología Austral* 8, 285-296.
- Schoch, C.L., Seifert, K.A., Huhndorf, S., Robert, V., Spouge, J.L., Levesque, C.A., Chen,

- W., Consortium, F.B., 2012. Nuclear ribosomal internal transcribed spacer (ITS) region as a universal DNA barcode marker for Fungi. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109, 6241-6246. <https://doi.org/10.1073/pnas.1117018109>
- Schubler, A., Schwarzott, D., Walker, C., 2001. A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycological research* 105, 1413-1421.
- Seguel, A., Meier, F., Azcón, R., Valentine, A., Meriño-Gergichevich, C., Cornejo, P., Aguilera, P., Borie, F., 2020. Showing their mettle: extraradical mycelia of arbuscular mycorrhizae form a metal filter to improve host Al tolerance and P nutrition. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 100, 803-810. <https://doi.org/10.1002/jsfa.10088>
- Seitzman, B.H., Ouimette, A., Mixon, R.L., Hobbie, E.A., Hibbett, D.S., 2011. Conservation of biotrophy in Hygrophoraceae inferred from combined stable isotope and phylogenetic analyses. *Mycologia* 103, 280-290. <https://doi.org/10.3852/10-195>
- Selosse, M.A., Le Tacon, F., 1998. The land flora: A phototroph- fungus partnership? *Trends Ecology. Evolution* 13, 15-20. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(97\)01230-5](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01230-5)
- Seto, M., Yanagiya, K., 1983. Rate of CO₂ evolution from soil in relation to temperature and amount of dissolved organic carbon. *Japanese Journal of Ecology* 33, 199-205.
- Sevilla, M., Burris, R.H., Gunapala, N., Kennedy, C., 2001. Comparison of benefit to sugarcane plant growth and ¹⁵N₂ incorporation following inoculation of sterile plants with acetobacter diazotrophicus wild-type and Nif- mutant strains. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 14, 358-366. <https://doi.org/10.1094/MPMI.2001.14.3.358>
- Sheil, D., Burslem, D.F.R.P., 2013. Defining and defending Connell's intermediate disturbance hypothesis: A response to Fox. *Trends in Ecology and Evolution* 28, 571-572. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.07.006>
- Siira-Pietikäinen, A., Pietikäinen, J., Fritze, H., Haimi, J., 2001. Short-term responses of soil decomposer communities to forest management: clear felling versus alternative forest harvesting methods. *Canadian Journal of Forest Research* 31, 88-99. <https://doi.org/10.1139/cjfr-31-1-88>
- Silambarasan, S., Logeswari, P., Cornejo, P., Abraham, J., Valentine, A., 2019. Simultaneous mitigation of aluminum, salinity and drought stress in *Lactuca sativa* growth via formulated plant growth promoting *Rhodotorula mucilaginosa* CAM4. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 180, 63-72. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2019.05.006>
- Siles, J.A., Cajthaml, T., Minerbi, S., Margesin, R., 2016. Effect of altitude and season on microbial activity, abundance and community structure in Alpine forest soils. *FEMS Microbiology Ecology* 92, 1-12. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiw008>
- Simons, A.J., Leakey, R.R.B., 2004. Tree domestication in tropical agroforestry. *Agroforestry Systems* 61, 167-181. <https://doi.org/10.1023/B:AGFO.0000028997.74147.f9>
- Smith, N.R., Kishchuk, B.E., Mohn, W.W., 2008. Effects of wildfire and harvest disturbances on forest soil bacterial communities. *Applied and environmental microbiology* 74, 216-24. <https://doi.org/10.1128/AEM.01355-07>
- Smith, S.E., Read, D.J., 2008. *Mycorrhizal Symbiosis.*, Tercera ed. ed. Academic Press., London, UK.
- Soudzilovskaia, N.A., van Bodegom, P.M., Terrer, C., Zelfde, M. van't, McCallum, I., Luke

- McCormack, M., Fisher, J.B., Brundrett, M.C., de Sá, N.C., Tedersoo, L., 2019. Global mycorrhizal plant distribution linked to terrestrial carbon stocks. *Nature Communications* 10, 1-10. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-13019-2>
- Sousa, N.R., Franco, A.R., Oliveira, R.S., Castro, P.M.L., 2012. Ectomycorrhizal fungi as an alternative to the use of chemical fertilisers in nursery production of *Pinus pinaster*. *Journal of Environmental Management* 95, S269-S274. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2010.07.016>
- Steidinger, B.S., Crowther, T.W., Liang, J., Van Nuland, M.E., Werner, G.D.A., Reich, P.B., Nabuurs, G., de-Miguel, S., Zhou, M., Picard, N., Herault, B., Zhao, X., Zhang, C., Routh, D., Peay, K.G., Abegg, M., Adou Yao, C.Y., Alberti, G., Almeyda Zambrano, A., Alvarez-Davila, E., Alvarez-Loayza, P., Alves, L.F., Ammer, C., Antón-Fernández, C., Araujo-Murakami, A., Arroyo, L., Avitabile, V., Aymard, G., Baker, T., Bałazy, R., Banki, O., Barroso, J., Bastian, M., Bastin, J.F., Birigazzi, L., Birnbaum, P., Bitariho, R., Boeckx, P., Bongers, F., Bouriaud, O., Brancalion, P.H.H.S., Brandl, S., Brearley, F.Q., Brienen, R., Broadbent, E., Bruelheide, H., Bussotti, F., Cazzolla Gatti, R., Cesar, R., Cesljar, G., Chazdon, R., Chen, H.Y.H., Chisholm, C., Cienciala, E., Clark, C.J., Clark, D., Colletta, G., Condit, R., Coomes, D., Cornejo Valverde, F., Corral-Rivas, J.J., Crim, P., Cumming, J., Dayanandan, S., de Gasper, A.L., Decuyper, M., Derroire, G., DeVries, B., Djordjevic, I., Iêda, A., Dourdain, A., Obiang, N.L.E., Enquist, B., Eyre, T., Fandohan, A.B., Fayle, T.M., Feldpausch, T.R., Finér, L., Fischer, M., Fletcher, C., Fridman, J., Frizzera, L., Gamarra, J.G.P., Gianelle, D., Glick, H.B., Harris, D., Hector, A., Hemp, A., Hengeveld, G., Herbohn, J., Herold, M., Hillers, A., Honorio Coronado, E.N., Huber, M., Hui, C., Cho, H., Ibanez, T., Jung, I., Imai, N., Jagodzinski, A.M., Jaroszewicz, B., Johannsen, V., Joly, C.A., Jucker, T., Karminov, V., Kartawinata, K., Kearsley, E., Kenfack, D., Kennard, D., Kepfer-Rojas, S., Keppel, G., Khan, M.L., Killeen, T., Kim, H.S., Kitayama, K., Köhl, M., Korjus, H., Kraxner, F., Laarmann, D., Lang, M., Lewis, S., Lu, H., Lukina, N., Maitner, B., Malhi, Y., Marcon, E., Marimon, B.S.S., Marimon-Junior, B.H., Marshall, A.R., Martin, E., Martynenko, O., Meave, J.A., Melo-Cruz, O., Mendoza, C., Merow, C., Monteagudo Mendoza, A., Moreno, V., Mukul, S.A., Mundhenk, P., Nava-Miranda, M.G., Neill, D., Neldner, V., Nevenic, R., Ngugi, M., Niklaus, P., Oleksyn, J., Ontikov, P., Ortiz-Malavasi, E., Pan, Y., Paquette, A., Parada-Gutierrez, A., Parfenova, E., Park, M., Parren, M., Parthasarathy, N., Peri, P.L., Pfautsch, S., Phillips, O., Piedade, M.T., Piotto, D., Pitman, N.C.A., Polo, I., Poorter, L., Poulsen, A.D., Poulsen, J.R., Pretzsch, H., Ramirez Arevalo, F., Restrepo-Correa, Z., Rodeghiero, M., Rolim, S., Roopsind, A., Rovero, F., Rutishauser, E., Saikia, P., Saner, P., Schall, P., Schelhaas, M.J., Schepaschenko, D., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B., Schöngart, J., Searle, E., Seben, V., Serra-Diaz, J.M., Salas-Eljatib, C., Sheil, D., Shvidenko, A., Silva-Espejo, J., Silveira, M., Singh, J., Sist, P., Slik, F., Sonké, B., Souza, A.F., Stereńczak, K., Svenning, J.C., Svoboda, M., Targhetta, N., Tchebakova, N., Steege, H. ter, Thomas, R., Tikhonova, E., Umunay, P., Usoltsev, V., Valladares, F., van der Plas, F., Van Do, T., Vasquez Martinez, R., Verbeeck, H., Viana, H., Vieira, S., von Gadow, K., Wang, H.F., Watson, J., Westerlund, B., Wiser, S., Wittmann, F., Wortel, V., Zagt, R., Zawila-Niedzwiecki, T., Zhu, Z.X., Zo-Bi, I.C., 2019. Climatic controls of decomposition drive the global biogeography of forest-tree symbioses. *Nature* 569, 404-408. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1128-0>
- Sterkenburg, E., Bahr, A., Durling, M.B., Clemmensen, K.E., Lindahl, B.D., 2015. Changes

- in fungal communities along a boreal forest soil fertility gradient. *New Phytologist* 207, 1145-1158. <https://doi.org/10.1111/nph.13426>
- Sterkenburg, E., Clemmensen, K.E., Lindahl, B.D., Dahlberg, A., 2019. The significance of retention trees for survival of ectomycorrhizal fungi in clear-cut Scots pine forests. *Journal of Applied Ecology* 56, 1367-1378. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13363>
- Stockinger, H., Krüger, M., Schüssler, A., 2010. DNA barcoding of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 187, 461-474. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03262.x>
- Strong, P.J., Claus, H., 2011. Laccase: A review of its past and its future in bioremediation. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology* 41, 373-434. <https://doi.org/10.1080/10643380902945706>
- Suarez, D.L., 1996. Chapter 20: Beryllium, Magnesium, Calcium, Strontium, and Barium, en: Bigham, J.M., Bartels, J.M. (Eds.), *Methods of Soil Analysis. Part 3: Chemical Methods*. Soil Science Society of America, Madison, WI, pp. 575-601.
- Sun, Y., Luo, C., Jiang, L., Song, M., Zhang, D., Li, J., Li, Y., Ostle, N.J., Zhang, G., 2020. Land-use changes alter soil bacterial composition and diversity in tropical forest soil in China. *Science of the Total Environment* 712, 136526. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.136526>
- Sungthongwises, K., Taweekij, S., 2016. *Asia-Pacific Journal of Science and Technology* Abilities of phosphate solubilizing bacteria isolated from sandy soils under rubber tree plantations of different ages in Northeast Thailand 1-6.
- Swift, M.J., Izac, A.M.N., van Noordwijk, M., 2004. Biodiversity and ecosystem services in agricultural landscapes - Are we asking the right questions? *Agriculture, Ecosystems and Environment* 104, 113-134. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2004.01.013>
- Tajik, S., Ayoubi, S., Lorenz, N., 2020. Soil microbial communities affected by vegetation, topography and soil properties in a forest ecosystem. *Applied Soil Ecology* 149, 103514. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2020.103514>
- Talbot, J.M., Bruns, T.D., Smith, D.P., Branco, S., Glassman, S.I., Erlandson, S., Vilgalys, R., Peay, K.G., 2013. Independent roles of ectomycorrhizal and saprotrophic communities in soil organic matter decomposition. *Soil Biology and Biochemistry* 57, 282-291. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.10.004>
- Taylor, A.F.S., Alexander, I., 2005. The ectomycorrhizal symbiosis: Life in the real world. *Mycologist* 19, 102-112. [https://doi.org/10.1017/S0269-915X\(05\)00303-4](https://doi.org/10.1017/S0269-915X(05)00303-4)
- Taylor, A.F.S., Martin, F., Read, D.J., 2000. Fungal Diversity in Ectomycorrhizal Communities of Norway Spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] and Beech (*Fagus sylvatica* L.) Along North-South Transects in Europe, en: *Carbon and nitrogen cycling in European forest ecosystems*. Springer, Berlin, Heidelberg., pp. 343-365.
- Taylor, D.L., Hollingsworth, T.N., McFarland, J.W., Lennon, N.J., Nusbaum, C., Ruess, R.W., 2014. A first comprehensive census of fungi in soil reveals both hyperdiversity and fine-scale niche partitioning. *Ecological Monographs* 84, 3-20. <https://doi.org/10.1890/12-1693.1>
- Tedersoo, L., Bahram, M., Polme, S., Koljalg, U., Yorou, N.S., Wijesundera, R., Ruiz, L. V., Vasco-Palacios, a. M., Thu, P.Q., Suija, A., Smith, M.E., Sharp, C., Saluveer, E., Saitta, A., Rosas, M., Riit, T., Ratkowsky, D., Pritsch, K., Poldmaa, K., Piepenbring, M., Phosri, C., Peterson, M., Parts, K., Partel, K., Otsing, E., Nouhra, E., Njouonkou, a.

- L., Nilsson, R.H., Morgado, L.N., Mayor, J., May, T.W., Majuakim, L., Lodge, D.J., Lee, S.S., Larsson, K.-H., Kohout, P., Hosaka, K., Hiiesalu, I., Henkel, T.W., Harend, H., Guo, L. -d., Greslebin, A., Grelet, G., Geml, J., Gates, G., Dunstan, W., Dunk, C., Drenkhan, R., Dearnaley, J., De Kesel, A., Dang, T., Chen, X., Buegger, F., Brearley, F.Q., Bonito, G., Anslan, S., Abell, S., Abarenkov, K., 2014. Global diversity and geography of soil fungi. *Science* 346, 1256688-1256688. <https://doi.org/10.1126/science.1256688>
- Tedersoo, L., Bahram, M., Toots, M., Diédhiou, A.G., 2012. Towards global patterns in the diversity and community structure of ectomycorrhizal fungi. *Molecular Ecology* 21, 4160-4170. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05602.x>
- Tedersoo, L., May, T.W., Smith, M.E., 2010a. Ectomycorrhizal lifestyle in fungi: global diversity, distribution, and evolution of phylogenetic lineages. *Mycorrhiza* 20, 217-63. <https://doi.org/10.1007/s00572-009-0274-x>
- Tedersoo, L., Mett, M., Ishida, T.A., Bahram, M., 2013. Phylogenetic relationships among host plants explain differences in fungal species richness and community composition in ectomycorrhizal symbiosis. *New Phytologist* 199, 822-831. <https://doi.org/10.1111/nph.12328>
- Tedersoo, L., Nilsson, R.H., Abarenkov, K., Jairus, T., Sadam, A., Saar, I., Bahram, M., Bechem, E., Chuyong, G., Kõljalg, U., 2010b. 454 Pyrosequencing and Sanger sequencing of tropical mycorrhizal fungi provide similar results but reveal substantial methodological biases. *The New phytologist* 188, 291-301. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03373.x>
- Tello, S.A., Silva-flores, P., Agerer, R., Halbwachs, H., Beck, A., Persoh, D., 2013. *Hygrocybe virginea* is a systemic endophyte of *Plantago lanceolata*. *Mycol Progress*. <https://doi.org/10.1007/s11557-013-0928-0>
- Thiers, O., Gerding, V., Hildebrand, E.E., 2008. *Renovales de Nothofagus obliqua* en centro y sur de Chile: factores de sitio relevantes para la productividad, en: Bava, J., Picco, O., Pildaín, M., López, P., Orellana, I. (Eds.), Libro de actas de Eco Reuniones. Segunda Reunión sobre los *Nothofagus* en la Patagonia. Centro de Investigación y Extensión Forestal Andino Patagónica (CIEFAP), Esquel, Chubut, Argentina, pp. 255-262.
- Thomas, E., Vandebroek, I., Goetghebeur, P., Sanca, S., Arrázola, S., Van Damme, P., 2008. The relationship between plant use and plant diversity in the Bolivian Andes, with special reference to medicinal plant use. *Human Ecology* 36, 861-879. <https://doi.org/10.1007/s10745-008-9208-z>
- Thormann, M.N., 2006. The Role of Fungi in Boreal Peatlands 188, 101-123. https://doi.org/10.1007/978-3-540-31913-9_6
- Tognetti, C., Mazzarino, M.J., Laos, F., 2007. Improving the quality of municipal organic waste compost. *Bioresource Technology* 98, 1067-1076. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2006.04.025>
- Toledo, S., Peri, P.L., Correa, O.S., Gargaglione, V., Gonzalez-Polo, M., 2021. Soil microbial communities respond to an environmental gradient of grazing intensity in south Patagonia Argentina. *Journal of Arid Environments* 184. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2020.104300>
- Toljander, J.F., Eberhardt, U., Toljander, Y.K., Paul, L.R., Taylor, A.F.S., 2006. Species composition of an ectomycorrhizal fungal community along a local nutrient gradient in a boreal forest. *New Phytologist* 170, 873-884.

- Tosi, M., Gaiero, J., Linton, N., Mafa-Attoye, T., Castillo, A., Dunfield, K., 2020. Bacterial Endophytes: Diversity, Functional Importance, and Potential for Manipulation., en: Gupta, V.V.S.R., Sharma, A.K. (Eds.), *Rhizosphere Biology: Interactions Between Microbes and Plants*. Springer, Singapore, pp. 1-49.
- Trappe, J.M., Molina, R., Luoma, D.L., Cázares, E., Pilz, D., Smith, J.E., Michael, A., Miller, S.L., Trappe, M.J., 2009. Diversity, ecology, and conservation of truffle fungi in forests of the Pacific Northwest. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station, Portland, OR: U.S.
- Treseder, K.K., 2004. A meta-analysis of mycorrhizal responses to nitrogen, phosphorus, and atmospheric CO₂ in field studies. *New Phytologist* 164, 347-355. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01159.x>
- Truong, C., Gabbarini, L.A., Corrales, A., Mujic, A.B., Escobar, J.M., Moretto, A., Smith, M.E., 2019. Ectomycorrhizal fungi and soil enzymes exhibit contrasting patterns along elevation gradients in southern Patagonia. *New Phytologist* 222, 1936-1950. <https://doi.org/10.1111/nph.15714>
- Truong, C., Mujic, A.B., Healy, R., Kuhar, F., Furci, G., Torres, D., Niskanen, T., Sandoval-Leiva, P.A., Fernández, N. V., Escobar, J.M., Moretto, A., Palfner, G., Pfister, D., Nouhra, E., Swenie, R., Sánchez-García, M., Matheny, P.B., Smith, M.E., 2017a. How to know the fungi: combining field inventories and DNA-barcoding to document fungal diversity. *New Phytologist*. <https://doi.org/10.1111/nph.14509>
- Truong, C., Sánchez-Ramírez, S., Kuhar, F., Kaplan, Z., Smith, M.E., 2017b. The Gondwanan connection – Southern temperate *Amanita* lineages and the description of the first sequestrate species from the Americas. *Fungal Biology* 121, 638-651. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2017.04.006>
- Uibopuu, A., Moora, M., Saks, Ü., Daniell, T., Zobel, M., Öpik, M., 2009. Differential effect of arbuscular mycorrhizal fungal communities from ecosystems along management gradient on the growth of forest understorey plant species. *Soil Biology & Biochemistry* 41, 2141-2146. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.07.026>
- Upchurch, R., Chiu, C.-Y., Everett, K., Dyszynski, G., Coleman, D.C., Whitman, W.B., 2008. Differences in the composition and diversity of bacterial communities from agricultural and forest soils. *Soil Biology and Biochemistry*. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.06.027>
- Van Der Heijden, M.G.A., Bardgett, R.D., Van Straalen, N.M., 2008. The unseen majority: Soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11, 296-310. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01139.x>
- Van Der Heijden, M.G.A., Klironomos, J.N., Ursic, M., Moutoglis, P., Streitwolf-Engel, R., Boller, T., Wiemken, A., Sanders, I.R., 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 396, 69-72. <https://doi.org/10.1038/23932>
- Varela, S., Gyenge, J., Fernández, M., Schlichter, T., 2008. Hacia la domesticación de especies forestales nativas y la importancia de los estudios en ecofisiología. *Patagonia Forestal* 18-19.
- Varenus, K., Kårén, O., Lindahl, B., Dahlberg, A., 2016. Long-term effects of tree harvesting on ectomycorrhizal fungal communities in boreal Scots pine forests. *Forest Ecology and Management* 380, 41-49. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.08.006>
- Varenus, K., Lindahl, B.D., Dahlberg, A., 2017. Retention of seed trees fails to lifeboat

- ectomycorrhizal fungal diversity in harvested Scots pine forests. *FEMS Microbiology Ecology* 93, 1-11. <https://doi.org/10.1093/femsec/fix105>
- Vavrek, M.J., 2012. Fossil: palaeoecological and palaeogeographical analysis tools. *Palaeontologia Electronica*, 14:1T.
- Veblen, T., Kitzberger, T., Lara, A., 1992. Disturbance and forest dynamics along a transect in temperate ecosystems in South America. *Journal of Vegetation Science* 3, 507-520.
- Velázquez, M.S., Stürmer, S.L., Bruzone, C., Fontenla, S., Barrera, M., Cabello, M., 2016. Occurrence of arbuscular mycorrhizal fungi in high altitude sites of the Patagonian Altoandina Region in Nahuel Huapi National Park (Argentina). *Acta Botanica Brasilica* 30, 521-531. <https://doi.org/10.1590/0102-33062016abb0223>
- Vessey, J.K., 2003. Plant growth promoting rhizobacteria as biofertilizers. *Plant and Soil* 255, 571-586. <https://doi.org/10.1023/A:1026037216893>
- Voříšková, J., Brabcová, V., Cajthaml, T., Baldrian, P., 2014. Seasonal dynamics of fungal communities in a temperate oak forest soil. *The New phytologist* 201, 269-78. <https://doi.org/10.1111/nph.12481>
- Wadsworth, F.H., 2000. Producción Forestal para América Tropical. Servicio Forestal, USDA, Washington, DC.
- Walter, D.E., Ikonen, E.K., 1989. Species, guilds, and functional groups: taxonomy and behavior in nematophagous arthropods. *Journal of nematology* 21, 315-27.
- Wang, Q., Garrity, G.M., Tiedje, J.M., Cole, J.R., 2007. Naïve Bayesian classifier for rapid assignment of rRNA sequences into the new bacterial taxonomy. *Applied and Environmental Microbiology* 73, 5261-5267. <https://doi.org/10.1128/AEM.00062-07>
- Waswo, A., 2010. The Soil, en: Liu, W.T., Jansson, J.K. (Eds.), *The Soil*. Horizon Scientific Press., Norfolk, UK, pp. 111-130. <https://doi.org/10.4324/9780203841945>
- Welch, R.A., 2006. The Genus *Escherichia*, en: Dworkin, M., Falkow, S., Rosenberg, E., Schleifer, K.-H., Stackebrandt, E. (Eds.), *The Prokaryotes*. Volume 6: Proteobacteria: Gamma Subclass. Springer, Singapore, pp. 60-71. <https://doi.org/10.1007/0-387-30741-9>.
- White, N., Chilvers, G., Evans, G., 1962. Antifungal Activity of *Cylindrocarpum radicolu* Wr. *Nature* 195, 406-407.
- White, T.J., Bruns, T., Lee, S.J.W.T., Taylor, J.L., 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics, en: Innis, M., Al., E. (Eds.), *PCR protocols: A guide to methods and applications*. Academic Press, San Diego, CA., pp. 315-322.
- Worsley, S.F., Macey, M., Prudence, S., Wilkinson, B., Murrell, J.C., Hutchings, M.I., 2020. Investigating the role of root exudates in recruiting *Streptomyces* bacteria to the *Arabidopsis thaliana* root microbiome. *bioRxiv*. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>
- Wu, S.J., Deng, J.J., Yin, Y., Qin, S.J., Zhu, W.X., Zhou, Y. Bin, Wang, B., Ruan, H., Jin, L., 2020. Bacterial community changes associated with land use type in the forest montane region of northeast China. *Forests* 11, 1-19. <https://doi.org/10.3390/f11010040>
- Wuczkowski, M., Sterflinger, K., Kraus, G.F., Klug, B., Prillinger, H., 2003. Diversity of microfungi and yeasts in soils of the alluvial zone national park along the river Danube downstream of Vienna, Austria (" Nationalpark Donauauen").

- Bodenkultur-Wien And Munchen 54, 109.
- Xiong, Y.W., Li, X.W., Wang, T.T., Gong, Y., Zhang, C.M., Xing, K., Qin, S., 2020. Root exudates-driven rhizosphere recruitment of the plant growth-promoting rhizobacterium *Bacillus flexus* KLBMP 4941 and its growth-promoting effect on the coastal halophyte *Limonium sinense* under salt stress. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 194, 110374. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2020.110374>
- Xu, X., Thornton, P.E., Post, W.M., 2013. A global analysis of soil microbial biomass carbon, nitrogen and phosphorus in terrestrial ecosystems. *Global Ecology and Biogeography* 22, 737-749. <https://doi.org/10.1111/geb.12029>
- Xu, Z., Chen, C., 2006. Fingerprinting Global Climate Change and Forest Management Within Rhizosphere Carbon and Nutrient Cycling Processes. *Environmental Science and Pollution Research* 13, 293-298.
- Yu, X., Cheng, J., Wong, M.H., 2005. Earthworm-mycorrhiza interaction on Cd uptake and growth of ryegrass. *Soil Biology and Biochemistry* 37, 195-201. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.07.029>
- Zhang, H.W., Song, Y.C., Tan, R.X., 2006. Biology and chemistry of endophytes. *Natural Product Reports* 23, 753-771. <https://doi.org/10.1039/b609472b>
- Zhang, T., Wang, N.F., Liu, H.Y., Zhang, Y.Q., Yu, L.Y., 2016. Soil pH is a key determinant of soil fungal community composition in the Ny-Ålesund Region, Svalbard (High Arctic). *Frontiers in Microbiology* 7, 1-10. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.00227>
- Zhang, Y., Ni, J., Tang, F., Jiang, L., Guo, T., Pei, K., Sun, L., Liang, Y., 2017. The effects of different human disturbance regimes on root fungal diversity of *Rhododendron ovatum* in subtropical forests of China. *Canadian Journal of Forest Research* 47, 659-666. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2016-0388>
- Zheng, Z.M., Yu, G.R., Fu, Y.L., Wang, Y.S., Sun, X.M., Wang, Y.H., 2009. Temperature sensitivity of soil respiration is affected by prevailing climatic conditions and soil organic carbon content: A trans-China based case study. *Soil Biology and Biochemistry* 41, 1531-1540. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.04.013>
- Zhu, W., Cai, X., Liu, X., Wang, J., Cheng, S., Zhang, X., Li, D., Li, M., 2010. Soil microbial population dynamics along a chronosequence of moist evergreen broad-leaved forest succession in southwestern China. *Journal of Mountain Science* 7, 327-338. <https://doi.org/10.1007/s11629-010-1098-z>
- Zinger, L., Coissac, E., Choler, P., Geremia, R.A., 2009. Assessment of microbial communities by graph partitioning in a study of soil fungi in two alpine meadows. *Applied and Environmental Microbiology* 75, 5863-5870. <https://doi.org/10.1128/AEM.00748-09>
- Zuur, A., Ieno, E., NJ, W., Saveliev, A., Smith, G., 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R, *Journal of Chemical Information and Modeling*. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>

Anexos

Anexo I: Cálculos Suplementarios**Cálculos respiración microbiana**Peso molecular del CO₂= 44 g

Peso molecular del HCl= 36,5 g

Peso molecular del NaOH= 40 g

Concentración HCl= 0,5 N (= 0,5 M)

Concentración NaOH= 1 N (= 1 M)

$$x \text{ HCl} = \text{consumo HCl del blanco (ml)} - \text{consumo HCl de muestra (ml)}$$

$$\text{moles HCl consumido} = \frac{x \text{ mL HCl} * \text{mol HCl}}{1000}$$

$$1 \text{ mol de HCl} = 1 \text{ mol de NaOH}$$

$$x \text{ moles de HCl} = x \text{ moles de NaOH}$$

$$2 \text{ mol de NaOH} = 1 \text{ mol de CO}_2$$

$$x \text{ moles de NaOH} = x \text{ mol de CO}_2$$

$$g \text{ de CO}_2 = x \text{ mol de CO}_2 * 44$$

Cálculos capacidad de campo

Psh= peso suelo saturado (100 % CC); **Psa**= peso del suelo seco al aire, con contenido mínimo de agua; **Pss**= peso suelo completamente seco sin agua

A= peso del suelo al 70% CC; **B**= peso de 100 g de suelo seco al 70 % CC; **C**= peso de 100 g de suelo seco al aire al 70 % CC.

$$A = \frac{70 * Psh}{100}$$

$$B = \frac{100 * A}{Pss}$$

$$C = B - (Psa - Pss)$$

Anexo II: Tablas Suplementarias

Tabla suplementaria 2.1. Recuentos de unidades formadoras de colonias de los distintos grupos de bacterias del suelo del matorral de la región Andino Patagónica. **Año**= año en el que se realizó el muestreo; **Parcela**= número de parcela y manejo forestal sometida (intensidad de raleo: 0, 30, 50 y 70 % de raleo; **NI**: parcelas no implantadas; **I**: parcelas implantadas); **FS**= Foyel Sur; **FN**= Foyel Norte; **LR**= Los Repollos; **< 30**= recuentos debajo del límite inferior (< 30 colonias); **MNPC**= muy numeroso para contar (> 300 colonias).

Año	Sitio	Parcela	Recuentos por parcela (UFC g suelo ⁻¹)			
			Bacterias mesófilas	Bacterias diazótrofás	<i>Pseudomonas</i>	<i>Enterobacterias</i>
2014	FS	1 (30 NI)	1.45E+06	6.62E+05	1.89E+03	
			1.47E+06	4.73E+05	2.97E+03	
			5.27E+05	5.54E+05	3.65E+03	
		2 (70 I)	9.72E+05	3.50E+05	1.00E+04	
			1.04E+06	3.35E+05	4.72E+03	
			1.32E+06	MNPC	7.64E+03	
		3 (0 NI)	3.08E+06	9.70E+05	3.48E+03	
			2.52E+06	1.77E+06	2.88E+03	
			3.20E+06	1.21E+06	5.45E+03	
		4 (50 I)	3.72E+06	2.53E+05	2.66E+03	
			2.73E+06	3.19E+05	1.41E+03	
			3.34E+06	3.03E+05	3.13E+02	
		5 (70 NI)	3.68E+06	7.78E+05	1.59E+03	
			2.19E+06	7.30E+05	1.32E+04	
			3.05E+06	8.73E+05	2.86E+03	
		6 (30 I)	3.73E+06	1.05E+06	1.41E+03	
			3.75E+06	1.13E+06	1.56E+03	
			3.39E+06	1.25E+06	1.25E+03	
		7 (0 I)	2.25E+06	1.01E+06	5.48E+02	
			2.47E+06	1.27E+06	9.59E+02	
			2.04E+06	6.03E+05	1.78E+03	
		8 (50 NI)	2.19E+06	1.34E+06	3.13E+03	
			3.72E+06	1.41E+06	2.97E+03	
			2.78E+06	8.44E+05	2.81E+03	
2015	FN	1 (30 NI)	4.89E+06	5.23E+06	7.21E+03	1.34E+05
			5.24E+06	4.88E+06	6.05E+03	1.23E+05
			5.82E+06	3.49E+06	6.98E+03	< 30
		2 (70 I)	1.73E+06	4.88E+06	1.16E+04	7.28E+04
			1.52E+06	4.39E+06	1.48E+04	7.15E+04
			1.76E+06	4.15E+06	1.46E+04	4.00E+04
		3 (0 NI)	2.63E+06	4.75E+06	5.38E+03	5.99E+04
			1.81E+06	3.63E+06	5.88E+03	< 30
			2.23E+06	4.50E+06	3.38E+03	4.36E+04

Continuación Tabla suplementaria 2.1.

Año	Sitio	Parcela	Recuentos por parcela (UFC g suelo ⁻¹)			
			Bacterias mesófilas	Bacterias diazótrofes	<i>Pseudomonas</i>	<i>Enterobacterias</i>
2015	FN	4 (50 I)	1.58E+07	2.62E+07	1.06E+04	1.28E+05
			1.06E+07	2.00E+07	7.85E+03	6.33E+04
			1.77E+07	1.76E+07	1.27E+04	7.63E+04
		5 (70 NI)	3.47E+06	5.33E+06	8.00E+03	2.36E+05
			< 30	4.67E+06	7.60E+03	1.45E+05
			5.73E+06	4.13E+06	9.47E+03	2.37E+05
		6 (30 I)	4.38E+06	7.13E+06	2.88E+04	MNPC
			< 30	5.50E+06	2.58E+04	MNPC
			5.25E+06	7.50E+06	1.43E+04	MNPC
		7 (0 I)	3.61E+06	4.30E+06	1.58E+04	< 30
			2.61E+06	5.70E+06	2.62E+04	5.57E+04
			3.91E+06	6.58E+06	2.95E+04	4.56E+04
	8 (50 NI)	1.25E+06	MNPC	2.20E+04	7.85E+04	
		3.26E+06	MNPC	1.76E+04	8.32E+04	
		2.87E+06	MNPC	4.93E+04	1.26E+05	
	LR	1 (30 NI)	8.66E+06	1.07E+07	8.09E+03	2.28E+05
			9.10E+06	1.45E+07	2.01E+04	2.10E+05
			2.55E+07	1.16E+07	1.47E+04	2.45E+05
		2 (70 I)	9.86E+06	1.35E+07	MNPC	2.75E+05
			1.46E+07	1.30E+07	MNPC	2.83E+05
			1.12E+07	1.80E+07	MNPC	2.68E+05
		3 (0 NI)	1.02E+07	6.43E+06	5.25E+03	2.37E+05
			5.93E+06	8.57E+06	8.52E+03	1.80E+05
			5.44E+06	8.24E+06	8.52E+03	1.89E+05
4 (50 I)		1.61E+07	1.61E+07	1.99E+04		
		1.94E+07	1.99E+07	2.89E+04		
		7.64E+06	1.81E+07	2.46E+04		
5 (70 NI)	2.19E+07	8.24E+06	2.79E+04	9.85E+04		
	1.47E+07	1.13E+07	2.50E+04	2.24E+05		
	1.71E+07	8.82E+06	2.91E+04	1.75E+05		
6 (30 I)	1.06E+07	1.19E+07	2.63E+04	3.08E+05		
	8.19E+06	1.29E+07	3.13E+04	2.84E+05		
	1.01E+07	1.47E+07	2.82E+04	2.86E+05		
7 (0 I)	4.97E+06	6.93E+06	1.95E+04	3.09E+05		
	7.68E+06	7.53E+06	2.09E+04	1.96E+05		
	6.02E+06	8.28E+06	1.74E+04	2.32E+05		
8 (50 NI)	1.08E+07	5.80E+06	7.00E+04	1.11E+05		
	7.06E+06	7.53E+06	7.72E+04	1.35E+05		
	1.05E+07	4.70E+06	1.21E+05	1.49E+05		

Continuación Tabla suplementaria 2.1.

Año	Sitio	Parcela / Muestra	Recuentos por parcela (UFC g suelo ⁻¹)					
			Bacterias mesófilas	Bacterias diazótrofas	<i>Pseudomonas</i>	<i>Enterobacterias</i>		
2017	FS	1 (30 NI)	6.00E+06	4.69E+06	2.62E+05	3.79E+05		
			1	6.44E+06	4.98E+06	2.69E+05	3.27E+05	
				6.88E+06	4.83E+06	1.04E+05	3.18E+05	
				6.18E+06	5.61E+06	1.47E+05	3.31E+05	
			2	< 30	6.18E+06	1.95E+05	2.82E+05	
				6.04E+06	4.89E+06	2.59E+05	2.86E+05	
				6.02E+06	9.98E+06	2.26E+05	3.55E+05	
			3	5.58E+06	7.05E+06	9.98E+04	3.93E+05	
				5.43E+06	8.07E+06	2.11E+05	3.76E+05	
				6.02E+06	4.70E+06	MNPC	6.46E+05	
			1	< 30	6.32E+06	MNPC	6.90E+05	
				4.55E+06	6.17E+06	MNPC	8.96E+05	
		2 (70 I)		5.09E+06	6.11E+06	2.72E+05	9.17E+05	
			2	6.69E+06	6.40E+06	MNPC	8.15E+05	
				6.26E+06	4.95E+06	MNPC	6.69E+05	
				5.44E+06	4.71E+06	MNPC	2.71E+05	
			3	7.50E+06	5.44E+06	MNPC	2.28E+05	
				6.03E+06	6.18E+06	MNPC	1.01E+05	
				9.28E+06	5.65E+06	4.81E+04	8.99E+05	
			1	7.25E+06	6.09E+06	4.70E+04	8.70E+05	
				6.23E+06	7.54E+06	5.71E+04	1.03E+06	
			3 (0 NI)		7.22E+06	5.69E+06	MNPC	1.43E+06
				2	7.78E+06	6.25E+06	MNPC	1.26E+06
					7.36E+06	5.56E+06	MNPC	1.24E+06
				6.91E+06	5.58E+06	MNPC	1.59E+06	
		3		6.02E+06	6.32E+06	MNPC	1.32E+06	
				6.76E+06	5.58E+06	MNPC	1.53E+06	
		4 (50 I)		9.48E+06	6.42E+06	MNPC	9.33E+05	
			1	7.19E+06	6.58E+06	MNPC	1.13E+06	
				7.80E+06	6.42E+06	MNPC	1.09E+06	
				8.48E+06	6.05E+06	7.60E+04	1.50E+06	
			2	9.23E+06	< 30	7.14E+04	1.44E+06	
				1.15E+07	4.99E+06	5.57E+04	1.59E+06	
				7.66E+06	8.28E+06	6.99E+04	2.39E+06	
			3	8.43E+06	8.28E+06	6.99E+04	2.35E+06	
				7.51E+06	6.90E+06	6.41E+04	2.45E+06	

Continuación Tabla suplementaria 2.1.

Año	Sitio	Parcela / Muestra	Recuentos por parcela (UFC g suelo ⁻¹)					
			Bacterias mesófilas	Bacterias diazótrofas	<i>Pseudomonas</i>	<i>Enterobacterias</i>		
2017	FS	5 (70 NI)	1	6.45E+06	5.40E+06	2.01E+05	7.35E+05	
			1	7.20E+06	5.10E+06	4.38E+05	9.29E+05	
				8.24E+06	6.00E+06	2.34E+05	7.20E+05	
			2		7.65E+06	6.18E+06	MNPC	3.93E+05
				2	7.06E+06	5.88E+06	MNPC	4.01E+05
					5.88E+06	4.26E+06	MNPC	3.97E+05
			3		1.01E+07	8.70E+06	2.62E+05	2.29E+06
				3	1.29E+07	8.41E+06	4.30E+05	2.26E+06
					1.07E+07	1.13E+07	2.75E+05	2.28E+06
		6 (30 I)	1		5.42E+06	6.81E+06	5.56E+03	2.76E+05
				1	6.94E+06	1.11E+07	5.83E+03	2.19E+05
					6.25E+06	8.19E+06	6.94E+03	2.24E+05
			2		5.49E+06	7.01E+06	1.55E+04	3.06E+05
				2	5.94E+06	6.25E+06	2.03E+04	3.43E+05
					5.94E+06	9.75E+06	1.51E+04	3.23E+05
			3		6.87E+06	4.84E+06	3.03E+04	3.44E+05
				3	7.81E+06	6.72E+06	2.66E+04	3.34E+05
					6.41E+06	5.47E+06	3.31E+04	3.34E+05
		7 (0 I)	1		5.52E+06	5.22E+06	3.21E+03	MNPC
				1	4.77E+06	5.22E+06	4.48E+03	2.98E+04
					5.07E+06	5.22E+06	2.76E+03	2.98E+04
			2		6.07E+06	5.01E+06	1.90E+04	3.90E+04
				2	6.07E+06	5.01E+06	1.45E+04	4.22E+04
					6.22E+06	5.01E+06	< 30	MNPC
			3		7.81E+06	1.68E+07	< 30	1.21E+06
				3	9.03E+06	1.53E+07	2.37E+03	1.53E+06
					8.27E+06	1.64E+07	7.50E+03	1.64E+06
		8 (50 NI)	1		6.47E+06	5.74E+06	4.15E+04	2.60E+05
				1	6.32E+06	5.88E+06	3.71E+04	2.53E+05
					7.21E+06	5.59E+06	4.76E+04	3.62E+05
2			7.68E+06	8.41E+06	2.01E+04	3.00E+05		
	2		5.51E+06	6.52E+06	1.57E+04	2.77E+05		
			< 30	5.94E+06	2.36E+04	3.10E+05		
3			6.81E+06	9.86E+06	1.86E+04	MNPC		
	3		7.08E+06	8.19E+06	2.06E+04	MNPC		
			5.42E+06	8.19E+06	2.25E+04	3.13E+05		

Continuación Tabla suplementaria 2.1.

Año	Sitio	Parcela	Recuentos por parcela (UFC g suelo ⁻¹)				
			Bacterias mesófilas	Bacterias diazótrofes	<i>Pseudomonas</i>	<i>Enterobacterias</i>	
2018	FN	1 (30 NI)	3.16E+06	2.78E+06	3.08E+04	1.27E+05	
			2.66E+06	2.37E+06	2.85E+04	8.16E+04	
			2.78E+06	2.71E+06	2.23E+04	9.46E+04	
		2 (70 I)	4.34E+06	2.90E+06	MNPC	1.70E+05	
			< 30	2.85E+06	MNPC	1.70E+05	
			5.43E+06	3.08E+06	8.06E+04	2.02E+05	
		3 (0 NI)	4.99E+06	2.24E+06	7.46E+04	1.88E+05	
			4.56E+06	2.24E+06	7.49E+04	2.42E+05	
				3.01E+06	5.61E+04	2.08E+05	
		4 (50 I)	8.55E+06	4.80E+06	6.99E+04	3.52E+05	
			7.35E+06	5.55E+06	7.68E+04	2.76E+05	
			7.65E+06	6.30E+06	8.31E+04	2.89E+05	
		6 (30 I)	5.16E+06		8.29E+04	9.14E+05	
			< 30		8.76E+04	1.08E+06	
			5.01E+06		MNPC	1.11E+06	
		5 (70 NI)	5.05E+06	3.36E+06	MNPC	9.06E+05	
			6.69E+06	3.67E+06	MNPC	5.50E+05	
			6.39E+06	3.03E+06	MNPC	7.13E+05	
		7 (0 I)	5.93E+06	3.40E+06	MNPC	2.54E+05	
			5.51E+06	2.97E+06	MNPC	2.57E+05	
			< 30	3.02E+06	MNPC	2.15E+05	
		8 (50 NI)	4.62E+06	4.62E+06	7.36E+04	5.54E+05	
			5.41E+06	4.09E+06	MNPC	4.35E+05	
			4.62E+06	< 30	7.73E+04	< 30	
		LR	1 (30 NI)	6.16E+06	3.37E+06	6.80E+04	2.07E+05
				7.77E+06	2.23E+06	7.45E+04	2.24E+05
				7.92E+06	1.98E+06	7.86E+04	2.16E+05
			2 (70 I)	3.39E+06	2.21E+06	3.79E+04	1.24E+05
				2.84E+06	1.61E+06	3.42E+04	9.84E+04
				3.23E+06	1.72E+06	3.39E+04	1.19E+05
			3 (0 NI)	3.46E+06	3.12E+06	MNPC	3.50E+05
				3.44E+06	2.61E+06	8.04E+04	4.15E+05
3.42E+06	2.77E+06			MNPC	2.97E+05		
4 (50 I)	6.09E+06		1.75E+06	2.88E+04	9.83E+04		
	5.26E+06		1.63E+06	4.43E+04	9.28E+04		
	6.51E+06		1.88E+06	5.82E+04	1.07E+05		

Continuación Tabla suplementaria 2.1.

Año	Sitio	Parcela	Recuentos por parcela (UFC g suelo ⁻¹)			
			Bacterias mesófilas	Bacterias diazótrofes	<i>Pseudomonas</i>	<i>Enterobacterias</i>
2018	LR	5 (70 NI)	5.51E+06	2.10E+06	2.81E+04	1.12E+05
			7.97E+06	2.41E+06	4.26E+04	1.07E+05
			6.96E+06	1.90E+06	3.65E+04	1.16E+05
		6 (30 I)	5.15E+06	3.21E+06	2.82E+04	1.50E+05
			1.00E+07	MNPC	2.97E+04	1.75E+05
			6.32E+06	2.54E+06	3.24E+04	1.25E+05
		7 (0 I)	4.88E+06	2.07E+06	3.93E+04	1.98E+05
			5.33E+06	2.41E+06	5.12E+04	2.22E+05
			< 30	2.46E+06	4.23E+04	2.19E+05
		8 (50 NI)	6.19E+06	2.57E+06	9.08E+04	3.02E+05
			7.78E+06	2.05E+06	MNPC	4.03E+05
			7.30E+06	2.89E+06	9.05E+04	4.21E+05

Tabla suplementaria 2.2. *Actividad microbiana del suelo del matorral de la región Andino Patagónica.* **Año**= año en el que se realizó el muestreo; **FS**= Foyel Sur; **FN**= Foyel Norte; **LR**= Los Repollos; **Parcela**= número de parcela y manejo forestal sometida (intensidad de raleo: 0, 30, 50 y 70 % de raleo; **NI**: parcelas no implantadas; **I**: parcelas implantadas).

Año	Sitio	Parcela	Réplica	mg CO₂
2017	FS	1 (30 NI)	1	1.40
			2	4.58
			3	5.64
			4	5.96
			5	6.65
		2 (70 I)	1	4.35
			2	5.64
			3	6.35
			4	6.35
			5	7.05
		3 (0 NI)	1	5.64
			2	5.64
			3	5.73
			4	6.35
			5	7.10
		4 (50 I)	1	4.06
			2	4.35
			3	5.64
			4	6.35
			5	7.79
		5 (70 NI)	1	2.68
			2	5.88
			3	6.35
			4	6.58
			5	7.99
		6 (30 I)	1	3.76
			2	4.47
			3	4.64
			4	6.35
			5	7.99
		7 (0 I)	1	2.52
			2	2.81
			3	4.94
			4	5.27
			5	5.34

Continuación Tabla suplementaria 2.2.

Año	Sitio	Parcela	Réplica	mg CO ₂
2018	FS	8 (50 NI)	1	1.83
			2	3.90
			3	5.64
			4	5.64
			5	5.88
2018	FS	1 (30 NI)	1	5.11
			2	6.50
		2 (70 I)	1	0.93
			2	3.71
		3 (0 NI)	1	5.57
			2	5.57
		4 (50 I)	1	6.96
			2	5.57
		5 (70 NI)	1	3.71
			2	3.71
	6 (30 I)	1	5.11	
		2	ND	
	7 (0 I)	1	3.71	
		2	3.71	
	8 (50 NI)	1	2.32	
		2	3.71	
	FN	1 (30 NI)	1	4.90
			2	4.90
		2 (70 I)	1	5.57
			2	4.18
3 (0 NI)		1	9.11	
		2	9.11	
4 (50 I)		1	6.31	
		2	4.90	
5 (70 NI)		1	10.51	
		2	4.90	
6 (30 I)	1	9.11		
	2	7.71		
7 (0 I)	1	10.51		
	2	7.71		
8 (50 NI)	1	2.78		
	2	4.18		

Continuación Tabla suplementaria 2.2.

Año	Sitio	Parcela	Réplica	mg CO ₂
2018	LR	1 (30 NI)	1	5.14
			2	5.14
		2 (70 I)	1	4.18
			2	6.96
		3 (0 NI)	1	5.14
			2	6.54
		4 (50 I)	1	5.57
			2	2.78
		5 (70 NI)	1	2.34
			2	2.34
		6 (30 I)	1	3.74
			2	9.34
		7 (0 I)	1	5.14
			2	5.14
		8 (50 NI)	1	3.74
			2	3.74

Tabla suplementaria 2.3. Modelos con los ajustes más altos de los distintos grupos funcionales y actividad microbiana de bacterias del suelo del matorral en la región Andino Patagónica analizados a corto plazo de instalado el manejo forestal. **Int**= intersección; **Sitio**= tres sitios de matorral (FS, FN y LR); **Im**= implantación (parcelas implantadas y no implantadas); **Ral**= raleo; **Ral2**= raleo²; **df**= grados de libertad; **Δ**= diferencias entre los valores de AICc con respecto al primer modelo presentado; **peso**= peso relativo.

A) Bacterias mesófilas

N° de modelo	Int	Sitio	Im	Ral	RI2	Im:Ral	Im:RI2	Ral:RI2	Im:Ral:RI2	df	logLik	AICc	Δ	peso
1	2.08E+06	+	-192821	13224	+	+	+	-147	+	12	-273.74	599.85	0.00	0.98
2	1.96E+06	+	201916	-2911	+	+	+	6		11	-281.92	607.85	8.00	0.02
3	1.92E+06	+	189321	-2311	+	+	+			10	-287.16	611.24	11.39	0.00
4	2.41E+06	+	129633	-1699	+	+		6		10	-290.93	618.77	18.92	0.00

B) Bacterias diazótrofes

N° de modelo	Int	Sitio	Im	Ral	RI2	Im:Ral	Im:RI2	Ral:RI2	Im:Ral:RI2	df	logLik	AICc	Δ	peso
1	5.35E+06	+	18565	-443	+	+	+			11	-246.62	541.63	0.00	0.55
2	5.44E+06	+	81525	-2185	+	+	+	12		12	-242.37	543.40	1.77	0.23
3	5.53E+06	+	222736	-8150	+	+	+	68	+	13	-236.16	543.82	2.19	0.18
4	5.44E+06	+	-4468	-105	+	+				10	-254.28	548.56	6.93	0.02

Continuación Tabla suplementaria 2.3.

C) *Pseudomonas*

N° de modelo	Int	Sitio	Im	Ral	RI2	Im:Ral	Im:RI2	Ral:RI2	Im:Ral:RI2	df	logLik	AICc	Δ	peso
1	1.40E+04	+	58		+	+				9	-173.26	379.52	0.00	0.52
2	1.41E+04	+	-78	2	+	+				10	-170.24	380.48	0.96	0.32
3	1.40E+04	+	55		+					8	-178.20	383.47	3.95	0.07
4	1.50E+04	+	-93	2	+					9	-175.44	383.87	4.35	0.06

D) *Enterobacterias*

N° de modelo	Int	Sitio	Im	Ral	RI2	Im:Ral	Im:RI2	Ral:RI2	Im:Ral:RI2	df	logLik	AICc	Δ	peso
1	7.51E+04	+	127		+	+				7	-123.34	279.36	0.00	0.80
2	1.13E+05	+	1189	-14	+	+				8	-118.97	282.75	3.39	0.15
3	1.19E+05	+	985	-14	+					7	-127.00	286.66	7.30	0.02
4	1.29E+05	+	-13		+					6	-131.34	286.68	7.33	0.02

Tabla suplementaria 2.4. Análisis multivariado de la comunidad bacteriana d-el suelo del matorral en la región Andino Patagónica en la aproximación extensiva cronológica, a corto y mediano plazo de instalado el manejo forestal, y extensiva en un año cronológico. r^2 = coeficiente de correlación como medida de bondad de ajuste. **Vectores:** CE= conductividad eléctrica, H= humedad gravimétrica, N= Nitrógeno, C= Carbono, C/N= relación Carbono / Nitrógeno, P= Fósforo, Ca= Calcio. **Factores:** Sitios= tres niveles: alto, intermedio y bajo, **implantación**= dos niveles: implantadas y no implantadas. **ND:** no determinado. El análisis se hizo con 999 permutaciones libres.

	Corto plazo		Mediano plazo		Mismo año cronológico	
VECTORES	r^2	p	r^2	p	r^2	p
Raleo	0.15	0.27	0.15	0.21	0.091	0.47
pH	0.38	0.027 *	0.09	0.43	0.07	0.60
CE	0.38	0.017 *	0.56	0.002 **	0.10	0.43
H	0.03	0.81	0.09	0.42	0.08	0.54
N	0.45	0.009 **	0.10	0.372	0.02	0.85
C	0.44	0.013 *	0.15	0.21	0.06	0.63
C/N	0.11	0.34	0.20	0.13	0.12	0.39
P	0.46	0.007 **	0.05	0.63	0.11	0.41
Ca	0.59	0.001 ***	ND	ND	ND	ND
FACTORES	r^2	p	r^2	p	r^2	p
Sitios	0.36	0.002 **	0.31	0.005 **	0.13	0.35
Implantación	0.02	0.734	0.03	0.52	0.00	0.99

Códigos de significancia: 0 '****' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 '' 1

Tabla suplementaria 2.5. Modelos con los ajustes más altos de los distintos grupos funcionales y actividad microbiana de bacterias del suelo del matorral en la región Andino Patagónica analizados en la aproximación extensiva cronológica a mediano plazo de instalado el manejo forestal. **Int**= intersección; **Sitio**= tres sitios de matorral (FS, FN y LR); **Im**= implantación (parcelas implantadas y no implantadas); **Ral**= raleo; **Ral2**= raleo²; **df**= grados de libertad; **Δ**= diferencias entre los valores de AICc con respecto al primer modelo presentado; **peso**= peso relativo.

A) Bacterias mesófilas

N° de modelo	Int	Sitio	Im	Ral	RI2	Im:Ral	Im:RI2	Ral:RI2	Im:Ral:RI2	df	logLik	AICc	Δ	peso
1	4.69E+06	+	-225391	11437	+	+	+	-120	+	11	-519.43	1070.29	0.00	1.00
2	4.53E+06	+	-15478	3049	+	+	+	-42		10	-527.35	1082.29	12.00	0.00
3	4.44E+06	+	95933	-1403	+	+	+			9	-532.54	1089.08	18.79	0.00
4	5.16E+06	+	-101606	4303	+	+		-42		9	-538.59	1101.18	30.89	0.00

B) Bacterias diazótrofes

N° de modelo	Int	Sitio	Im	Ral	RI2	Im:Ral	Im:RI2	Ral:RI2	Im:Ral:RI2	df	logLik	AICc	Δ	peso
1	2.75E+06	+	113738	-2311	+	+	+	10	+	12	-480.10	996.68	0.00	0.95
2	2.75E+06	+	54388	107	+	+	+	-13		11	-485.32	1002.79	6.11	0.04
3	2.75E+06	+	87459	-1241	+	+	+			10	-489.59	1007.34	10.66	0.00
4	2.93E+06	+	6325	1008	+	+		-15		10	-494.33	1016.81	20.14	0.00

C) Pseudomonas

N° de modelo	Int	Sitio	Im	Ral	RI2	Im:Ral	Im:RI2	Ral:RI2	Im:Ral:RI2	df	logLik	AICc	Δ	peso
1	-2.69E+04	+	1996	-118	+	+	+	2	+	13	-313.81	673.84	0.00	1.00
2	4.48E+04	+	161	2	+	+	+			11	-329.59	694.38	20.54	0.00
3	4.40E+04	+	380	-2	+	+				10	-333.73	697.94	24.09	0.00
4	-3.14E+04	+	12525	-521	+	+	+	6		12	-328.78	697.99	24.14	0.00

Continuación Tabla suplementaria 2.5.

D) Enterobacterias

N° de modelo	Int	Sitio	Im	Ral	RI2	Im:Ral	Im:RI2	Ral:RI2	Im:Ral:RI2	df	logLik	AICc	Δ	peso
1	587	+	-1		+	+				9	-254.09	532.18	0.00	0.36
2	606	+	-1		+					8	-255.85	532.34	0.15	0.33
3	555	+			+					7	-257.56	532.62	0.44	0.29
4	583	+	-1	0	+	+				10	-256.11	539.80	7.62	0.01

E) Actividad microbiana

N° de modelo	Int	Sitio	Im	Ral	RI2	Im:Ral	Im:RI2	Ral:RI2	Im:Ral:RI2	df	logLik	AICc	Δ	peso
1	6.65				+					4	-233.67	475.71	0.00	0.66
2	6.76	+			+					5	-233.56	477.69	1.98	0.25
3	5.44									2	-238.14	480.39	4.68	0.06
4	5.55	+								3	-238.02	482.26	6.55	0.02

Tabla suplementaria 2.6. Modelos con los ajustes más altos de los distintos grupos funcionales y actividad microbiana de bacterias del suelo del matorral en la región Andino Patagónica analizados en la aproximación extensiva en un año cronológico. **Int**= intersección; **Sitio**= tres sitios de matorral (FS, FN y LR); **Im**= implantación (parcelas implantadas y no implantadas); **Ral**= raleo; **Ral2**= raleo²; **df**= grados de libertad; **Δ**= diferencias entre los valores de AICc con respecto al primer modelo presentado; **peso**= peso relativo.

A) Bacterias mesófilas

N° de modelo	Int	Sitio	Im	Ral	RI2	Im:Ral	Im:RI2	Ral:RI2	Im:Ral:RI2	df	logLik	AICc	Δ	peso
1	3.64E+06	+	-44873	5788	+	+	+	-75	+	11	-268.85	581.70	0.00	0.87
2	3.62E+06	+	-8969	4353	+	+	+	-61		10	-274.33	585.58	3.88	0.12
3	3.49E+06	+	154919	-2196	+	+	+			9	-279.97	590.79	9.09	0.01
4	4.11E+06	+	-77510	5351	+	+		-61		9	-283.68	598.23	16.52	0.00

B) Bacterias diazótrofes

N° de modelo	Int	Sitio	Im	Ral	RI2	Im:Ral	Im:RI2	Ral:RI2	Im:Ral:RI2	df	logLik	AICc	Δ	peso
1	2.75E+06	+	-90426	5717	+	+	+	-64	+	11	-231.65	511.69	0.00	0.72
2	2.72E+06	+	-31369	3425	+	+	+	-43		10	-236.98	513.96	2.26	0.23
3	2.72E+06	+	90707	-1292	+	+	+			9	-242.23	517.46	5.77	0.04
4	2.84E+06	+	-72641	4380	+	+		-48		9	-245.06	523.12	11.42	0.00

C) Pseudomonas

N° de modelo	Int	Sitio	Im	Ral	RI2	Im:Ral	Im:RI2	Ral:RI2	Im:Ral:RI2	df	logLik	AICc	Δ	peso
1	4.54E+04	+	265		+	+				9	-148.03	336.56	0.00	0.74
2	3.30E+04	+	1370	-14	+	+				10	-143.77	338.96	2.41	0.22
3	5.58E+04	+	156		+					8	-155.88	343.77	7.21	0.02
4	4.81E+04	+	880	-9	+					9	-152.46	345.41	8.85	0.01

Continuación Tabla suplementaria 2.6.

D) Enterobacterias

N° de modelo	Int	Sitio	Im	Ral	RI2	Im:Ral	Im:RI2	Ral:RI2	Im:Ral:RI2	df	logLik	AICc	Δ	peso
1	549	+			+					7	-137.01	295.03	0.00	0.60
2	595	+	-1		+					8	-135.56	296.72	1.69	0.26
3	606	+	-1		+	+				9	-133.70	298.26	3.24	0.12
4	602				+					6	-143.31	303.56	8.53	0.01

E) Actividad microbiana

N° de modelo	Int	Sitio	Im	Ral	RI2	Im:Ral	Im:RI2	Ral:RI2	Im:Ral:RI2	df	logLik	AICc	Δ	peso
1	6.65				+					4	-97.00	202.96	0.00	0.34
2	7.86		0		+					5	-96.00	203.47	0.51	0.27
3	6.91	+			+					5	-96.22	203.91	0.95	0.21
4	8.13	+	0		+					6	-95.21	204.53	1.57	0.16

Tabla suplementaria 2.7. Modelos con los ajustes más altos de los distintos grupos funcionales y actividad microbiana de bacterias del suelo del matorral en la región Andino Patagónica analizados en la aproximación intensiva en Foyel Sur. **Int**= intersección; **Sitio**= tres sitios de matorral (FS, FN y LR); **Im**= implantación (parcelas implantadas y no implantadas); **Ral**= raleo; **Ral2**= raleo²; **df**= grados de libertad; **Δ**= diferencias entre los valores de AICc con respecto al primer modelo presentado; **peso**= peso relativo.

A) Bacterias mesófilas

N° de modelo	Int	Im	Ral	RI2	Im:Ral	Im:RI2	Ral:RI2	Im:Ral:RI2	df	logLik	AICc	Δ	peso
1	2549.17								2	-173.17	350.92	0.00	0.45
2	2513.33	+							3	-173.03	353.26	2.34	0.14
3	2522.53			0.01					3	-173.11	353.42	2.50	0.13
4	2527.09		0.59						3	-173.15	353.50	2.58	0.12

B) Bacterias diazótrofes

N° de modelo	Int	Im	Ral	RI2	Im:Ral	Im:RI2	Ral:RI2	Im:Ral:RI2	df	logLik	AICc	Δ	peso
1	2528.26								2	-159.59	323.78	0.00	0.36
2	2454.56		1.88						3	-159.17	325.60	1.82	0.15
3	2495.46	+							3	-159.41	326.08	2.30	0.11
4	2374.11		11.68	-0.14					4	-157.96	326.13	2.35	0.11

C) Pseudomonas

N° de modelo	Int	Im	Ral	RI2	Im:Ral	Im:RI2	Ral:RI2	Im:Ral:RI2	df	logLik	AICc	Δ	peso
1	93.83	+	-1.32	0.06	+	+	0.00	+	9	-82.21	204.91	0.00	1.00
2	69.24	+	23.13	-0.93		+	0.01		7	-102.01	229.22	24.30	0.00
3	97.07	+	24.60	-0.98			0.01		6	-105.27	230.17	25.26	0.00
4	62.56	+	24.18	-0.93	+		0.01		7	-102.98	231.15	26.24	0.00

Continuación Tabla suplementaria 2.7.

D) Enterobacterias

N° de modelo	Int	Im	Ral	RI2	Im:Ral	Im:RI2	Ral:RI2	Im:Ral:RI2	df	logLik	AICc	Δ	peso
1	800.74								2	-175.36	355.30	0.00	0.38
2	729.54			0.03					3	-174.98	357.17	1.86	0.15
3	734.20		1.77						3	-175.17	357.54	2.24	0.13
4	777.19	+							3	-175.31	357.83	2.53	0.11

E) Actividad microbiana

N° de modelo	Int	Im	Ral	RI2	Im:Ral	Im:RI2	Ral:RI2	Im:Ral:RI2	df	logLik	AICc	Δ	peso
1	5.33								2	-74.38	153.09	0.00	0.28
2	5.00			0.00					3	-73.65	153.96	0.87	0.18
3	4.97		0.01						3	-73.89	154.44	1.35	0.14
4	5.30	+							3	-74.38	155.43	2.33	0.09

Tabla suplementaria 3.1. Selección de modelos con mejor ajuste de la comunidad fúngica del suelo del matorral nativo de la región Andino Patagónica con respecto al manejo forestal en la aproximación intraanual. **N° de modelo**= cuatro modelos con mejor ajuste para todas las variables de análisis; **Int**= intersección; **Estación**= otoño y verano, “+” indica que está incluido en el modelo; **Im**= implantación (parcelas implantadas y no implantadas), “+” indica que está incluido en el modelo; **Ral**= raleo; **Ral2**= raleo²; **df**= grados de libertad; **Δ**= diferencias entre los valores de AICc con respecto al primer modelo presentado; **peso**= peso relativo.

A) Riqueza de OTUs

N° de modelo	Int	Estación	Im	Ral	Rl2	Im:Ral	Im:Rl2	Ral:Rl2	Im:Ral:Rl2	df	logLik	AICc	Δ	peso
1	469.00		+	-258.55	1257.14	+	+	-1188.10	+	10.00	-33.28	130.55	0.00	0.61
2	465.80		+	159.82	-414.67	+	+	373.21		9.00	-42.74	133.48	2.93	0.14
3	460.43		+	213.73	-486.20		+	373.21		8.00	-49.29	135.14	4.59	0.06
4	460.72		+	229.48	-516.07	+		373.21		8.00	-49.71	135.99	5.44	0.04

B) Riqueza estimada (chao1)

N° de modelo	Int	Estación	Im	Ral	Rl2	Im:Ral	Im:Rl2	Ral:Rl2	Im:Ral:Rl2	df	logLik	AICc	Δ	peso
1	654.37		+	5.68	420.60	+	+	-499.98	+	10.00	-33.99	131.98	0.00	0.81
2	648.85		+	727.46	-2463.62	+	+	2193.61		9.00	-44.00	136.00	4.02	0.11
3	644.81		+	768.04	-2517.47		+	2193.61		8.00	-50.99	138.55	6.58	0.03
4	642.02		+	821.11	-2599.95	+		2193.61		8.00	-51.43	139.44	7.46	0.02

Continuación Tabla suplementaria 3.1.

C) Índice de diversidad (Shannon)

N° de modelo	Int	Estación	Im	Ral	RI2	Im:Ral	Im:RI2	Ral:RI2	Im:Ral:RI2	df	logLik	AICc	Δ	peso
1	4.98									3.00	5.29	-2.59	0.00	0.77
2	4.93			0.61	-0.84					5.00	6.92	2.16	4.75	0.07
3	4.95	+								4.00	4.30	3.04	5.63	0.05
4	4.99				-0.02					4.00	4.09	3.45	6.03	0.04

D) Índice de equidad (Simpson)

N° de modelo	Int	Estación	Im	Ral	RI2	Im:Ral	Im:RI2	Ral:RI2	Im:Ral:RI2	df	logLik	AICc	Δ	peso
1	0.98									3.00	55.91	-103.82	0.00	0.98
2	0.98				-0.01					4.00	53.38	-95.12	8.70	0.01
3	0.98			0.00						4.00	52.18	-92.73	11.09	0.00
4	0.98	+								4.00	51.43	-91.23	12.59	0.00

Tabla suplementaria 3.2. Correlación (envifit) de las variables ambientales en el análisis multivariado de la comunidad fúngica del suelo del matorral nativo de la región Andino Patagónica en la aproximación intraanual. r^2 = coeficiente de correlación como medida de bondad de ajuste. **Vectores:** CE= conductividad eléctrica, H= humedad gravimétrica, N= nitrógeno, C= carbono, C/N= relación carbono / nitrógeno, P= fósforo, Ca= calcio. **Factores:** Estaciones= otoño y verano, **implantación**= implantadas y no implantadas.

VECTORES	Phylum		Clases		Ordenes		Gremios	
	r^2	p	r^2	p	r^2	p	r^2	p
Raleo	0.26	0.18	0.15	0.42	0.280	0.18	0.26	0.17
pH	0.19	0.33	0.47	0.03*	0.380	0.07	0.29	0.16
CE	0.49	0.03*	0.58	0.01*	0.520	0.01*	0.78	0.001***
H	0.47	0.02*	0.68	0.001***	0.480	0.02*	0.74	0.001***
N	0.51	0.02*	0.38	0.07	0.710	0.002**	0.66	0.004**
C	0.48	0.02*	0.39	0.06	0.620	0.009**	0.68	0.004**
C/N	0.14	0.4	0.05	0.76	0.240	0.2	0.04	0.77
P	0.20	0.3	0.07	0.65	0.480	0.03*	0.20	0.27
Ca	0.31	0.17	0.25	0.21	0.250	0.19	0.30	0.14
FACTORES	r^2	p	r^2	p	r^2	p	r^2	p
Estaciones	0.24	0.05	0.36	0.003**	0.21	0.06	0.27	0.03*
Implantación	0.008	0.91	0.01	0.82	0.009	0.91	0.06	0.41

Códigos de significancia: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 '' 1

Tabla suplementaria 3.3. Caracterización taxonómica de la comunidad fúngica del suelo en los matorrales nativos de la región Andino Patagónica en la aproximación intraanual. **Género**= abundancias igual o superior a 20 secuencias en ambas estaciones; **Especies**= abundancias igual o superior a 20 secuencias en ambas estaciones.

Phyla	Género	Especie	Estación	
			Otoño	Verano
Ascomycota (118 géneros y 93 especies)	Alatospora	<i>Alatospora acuminata</i>	79	45
	Archaeorhizomyces		37	43
	Beauveria	<i>Beauveria bassiana</i>	170	73
	Botryotinia	<i>Botryotinia fuckeliana</i>	50	106
	Cadophora		125	105
	Calypトロzyma	<i>Calypトロzyma arxii</i>	50	48
	Cenococcum		115	123
	Chaetomium		25	13
	Chaetosphaeria		47	38
	Cladophialophora		25	3
		<i>Cladophialophora humicolae</i>	22	3
	Cladosporium	<i>Cladosporium cladosporioides</i>	34	34
	Cylindrocarpon		20	15
	Exophiala (109 / 73)		22	27
		<i>Exophiala salmonis</i>	87	46
	Geoglossum (225 / 527)		116	212
		<i>Geoglossum umbratile</i>	21	45
		<i>Geoglossum glutinosum</i>	18	73
		<i>Geoglossum fallax</i>	70	197
	Helicoma	<i>Helicoma monilipes</i>	23	17
	Hypocrea	<i>Hypocrea pachybasioides</i>	20	25
	Idriella		14	21
			31	18
	Ilyonectria (1694 / 653)	<i>Ilyonectria rufa</i>	1663	635
	Lachnum		21	1
	Lecythophora	<i>Lecythophora mutabilis</i>	607	593
	Leptodontidium		165	158
	Meliniomyces (154 / 110)		124	61
		<i>Meliniomyces bicolor</i>	30	49
	Nectria		70	6
Neonectria (139 / 60)	<i>Neonectria radicola</i>	116	31	
	<i>Neonectria ramulariae</i>	23	29	
Neurospora	<i>Neurospora terricola</i>	61	68	
Paecilomyces	<i>Paecilomyces carneus</i>	4	54	
Penicillium (38 / 341)		1	17	
	<i>Penicillium montanense</i>	37	324	

Continuación Tabla suplementaria 3.3.

Phyla	Género	Especie	Estación		
			Otoño	Verano	
Ascomycota (118 géneros y 93 especies)	Pezizella	<i>Pezizella chrysostigma</i>	23		
			30	26	
	Podospora (102 / 80)	<i>Podospora ellisiana</i>	72	54	
	Pseudaegerita	<i>Pseudeurotium desertorum</i>	46	41	
	Sclerotinia		29	20	
	Tetracladium	<i>Tetracladium apiense</i>	75	48	
	Thozetella	<i>Thuemenidium arenarium</i>	4	24	
	Thuemenidium	<i>Torrendiella eucalypti</i>	47		
	Trichocladium (607 / 303)	<i>Trichocladium opacum</i>	575	272	
		<i>Trichocladium asperum</i>	32	31	
	Trichoderma	<i>Trichoderma stromaticum</i>	12	39	
Basidiomycota (73 géneros y 84 especies)	Clavulina		31	35	
	Clavaria	<i>Clavaria citrinorubra</i>	20	29	
	Clavulinopsis (56 / 78)	<i>Clavulinopsis corniculata</i>	7	21	
		<i>Clavulinopsis luteoalba</i>	49	57	
	Clitopilus	<i>Clitopilus hobsonii</i>	67	638	
	Cortinarius		253	699	
			207	163	
	Cryptococcus (1479 / 830)	<i>Cryptococcus filicatus</i>	21	1	
		<i>Cryptococcus rajasthanensis</i>	29	64	
		<i>Cryptococcus terreus</i>	771	512	
		<i>Cryptococcus terricola</i>	451	90	
	Descolea	<i>Descolea antarctica</i>	29	14	
	Descomyces		96	157	
	Basidiomycota (73 géneros y 84 especies)	Entoloma	<i>Entoloma undatum</i>	27	4
		Holtermanniella	<i>Holtermanniella festucosa</i>	37	30
		Hydnangium	<i>Hydnangium carneum</i>	20	46
				196	283
Hygrocybe (1321 / 1983)		<i>Hygrocybe conica</i>	1114	1673	
		<i>Hygrocybe pseudoconica</i>	11	27	
			46	134	
Inocybe (58 / 186)		<i>Inocybe luteobulbosa var luteobulbosa</i>	12	52	
Lepiota		<i>Lepiota flammeotincta</i>		58	
Leucoagaricus			35		
Lyophyllum	<i>Lyophyllum semitale</i>	29	9		
Melanophyllum	<i>Melanophyllum echinatum</i>		58		
Moniliella		2	24		
Oliveonia	<i>Oliveonia pauxilla</i>	39	141		
Psathyrella (54 / 176)		2	24		

Continuación Tabla suplementaria 3.3.

Phyla	Género	Especie	Estación	
			Otoño	Verano
		<i>Psathyrella corrugis</i>	52	152
	Ramariopsis		31	28
	Rhizoctonia		16	48
	Rhodotorula (160 / 113)		99	93
		<i>Rhodotorula ferulica</i>	61	20
Basidiomycota	Rickenella	<i>Rickenella mellea</i>	388	397
(73 géneros y 84 especies)	Ripartites		4	21
	Sistotrema	<i>Sistotrema muscicola</i>		33
	Stereum	<i>Syzygospora effibulata</i>	53	21
	Thanatephorus		20	30
	Tremella		2	34
	Tricholoma		404	176
	Trichosporon	<i>Trichosporon middelhovenii</i>	45	37
Glomeromycota	Entrophospora	<i>Entrophospora infrequens</i>	20	68
(5 géneros y 5 especies)	Glomus (33 / 90)		18	64
		<i>Glomus macrocarpum</i>	15	26
			593	367
Zygomycota (3 géneros y 10 especies)	Mortierella (1597 / 1237)	<i>Mortierella alpina</i>	109	148
		<i>Mortierella verticillata</i>	895	722
	Umbelopsis		19	27

Tabla suplementaria 3.4. Selección de modelos con mejor ajuste de la comunidad fúngica del suelo del matorral nativo de la región Andino Patagónica con respecto al manejo forestal en la aproximación espacial. **N° de modelo**= cuatro modelos con mejor ajuste para todas las variables de análisis; **Int**= intersección; **Estación**= otoño y verano, “+” indica que está incluido en el modelo; **Im**= implantación (parcelas implantadas y no implantadas), “+” indica que está incluido en el modelo; **Ral**= raleo; **Ral2**= raleo²; **df**= grados de libertad; **Δ**= diferencias entre los valores de AICc con respecto al primer modelo presentado; **peso**= peso relativo.

A) Riqueza de OTUs

Modelo N°	Int	Sitio	Im	Ral	Rl2	Im:Ral	Im:Rl2	Ral:Rl2	Im:Ral:Rl2	df	logLik	AICc	Δ	peso
1	458.50		+	940.52	-3171.43	+	+	2676.79	+	9.00	-31.03	110.06	0.00	0.96
2	452.25	+	+	940.52	-3171.43	+	+	2676.79	+	10.00	-26.89	117.78	7.73	0.02
3	462.94		+	359.85	-851.10	+	+	509.82		8.00	-41.04	118.65	8.59	0.01
4	456.69	+	+	359.85	-851.10	+	+	509.82		9.00	-36.85	121.71	11.65	0.00

B) Riqueza estimada (chao1)

Modelo N°	Int	Sitio	Im	Ral	Rl2	Im:Ral	Im:Rl2	Ral:Rl2	Im:Ral:Rl2	df	logLik	AICc	Δ	peso
1	660.26		+	1264.68	-4705.50	+	+	4244.67	+	9.00	-33.74	115.49	0.00	0.96
2	663.23	+	+	1264.68	-4705.50	+	+	4244.67	+	10.00	-29.42	122.83	7.35	0.02
3	665.34		+	600.95	-2053.25	+	+	1767.74		8.00	-43.73	124.02	8.54	0.01
4	668.31	+	+	600.95	-2053.25	+	+	1767.74		9.00	-39.37	126.74	11.26	0.00

Continuación Tabla suplementaria 3.4.

C) Índice de diversidad (Shannon)

Modelo N°	Int	Sitio	Im	Ral	RI2	Im:Ral	Im:RI2	Ral:RI2	Im:Ral:RI2	df	logLik	AICc	Δ	peso
1	4.99									2.00	-3.66	12.25	0.00	0.28
2	5.25		+		-1.29		+			5.00	1.16	13.68	1.43	0.14
3	4.93			1.97	-5.40			3.62		5.00	1.14	13.72	1.47	0.13
4	5.03				-0.20					3.00	-3.56	15.12	2.88	0.07

D) Índice de equidad (Simpson)

Modelo N°	Int	Sitio	Im	Ral	RI2	Im:Ral	Im:RI2	Ral:RI2	Im:Ral:RI2	df	logLik	AICc	Δ	peso
1	0.97									2.00	37.57	-70.21	0.00	0.94
2	0.98				-0.03					3.00	35.44	-62.87	7.34	0.02
3	0.97	+								3.00	35.07	-62.14	8.07	0.02
4	0.98			-0.02						3.00	34.82	-61.65	8.56	0.01

Tabla suplementaria 3.5. Correlación (envifit) de las variables ambientales en el análisis multivariado de la comunidad fúngica del suelo del matorral nativo de la región Andino Patagónica en la aproximación espacial. r^2 = coeficiente de correlación como medida de bondad de ajuste. **Vectores:** CE= conductividad eléctrica, H= humedad gravimétrica, N= nitrógeno, C= carbono, C/N= relación carbono / nitrógeno, P= fósforo, Ca= calcio. **Factores:** Sitios= Foyel Sur y Foyel Norte, **implantación**= implantadas y no implantadas. El análisis se hizo con 999 permutaciones libres.

VECTORES	Phylum		Clases		Ordenes		Gremios	
	r^2	p	r^2	p	r^2	p	r^2	p
Raleo	0.02	0.85	0.01	0.91	0.01	0.9	0.07	0.67
pH	0.26	0.16	0.20	0.27	0.01	0.9	0.02	0.9
CE	0.57	0.01*	0.40	0.04*	0.57	0.009**	0.13	0.44
HG	0.36	0.08	0.13	0.41	0.47	0.03*	0.02	0.92
N	0.50	0.02*	0.39	0.04*	0.27	0.13	0.11	0.5
C	0.35	0.07	0.31	0.09	0.2	0.25	0.07	0.61
C/N	0.47	0.02*	0.31	0.09	0.2	0.25	0.07	0.63
P	0.36	0.07	0.42	0.04*	0.05	0.73	0.34	0.07
Ca	0.70	0.001***	0.24	0.18	0.18	0.29	0.06	0.69
FACTORES	r^2	p	r^2	p	r^2	p	r^2	p
Sitios	0.46	0.003**	0.18	0.06	0.08	0.32	0.09	0.28
Implantación	0.04	0.5	0.07	0.039	0.01	0.77	0.06	0.45

Códigos de significancia: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 '' 1

Tabla suplementaria 3.6. Caracterización taxonómica de la comunidad fúngica de los matorrales en la aproximación espacial. **FS=** Foyel ladera Sur; **FN=** Foyel ladera Norte; **Géneros=** abundancias igual o superior a 20 secuencias en los dos sitios; **Especies=** abundancias igual o superior a 20 secuencias en los dos sitios.

Phyla	Género	Especie	Sitio		
			FN	FS	
Ascomycota (114 géneros y 95 especies)	Alatospora	<i>Alatospora acuminata</i>	60	37	
	Archaeorhizomyces		30	33	
	Beauveria	<i>Beauveria caledonica</i>	72	57	
	Botryotinia	<i>Botryotinia fuckeliana</i>	19	84	
	Cadophora		41	76	
	Calyptrözoma	<i>Calyptrözoma arxii</i>	34	34	
	Capronia		113	1	
	Cenococcum		63	100	
	Chaetomium		63	11	
	Chaetosphaeria		3	31	
	Cladosporium	<i>Cladosporium cladosporioides</i>	6	27	
			22	22	
	Exophiala	<i>Exophiala salmonis</i>	23	36	
			414	161	
		Geoglossum	<i>Geoglossum fallax</i>	103	157
			<i>Geoglossum glutinosum</i>	25	59
			<i>Geoglossum umbratile</i>	33	36
		Geomyces	<i>Geomyces pannorum var asperulatus</i>	28	2
		Hypocrea	<i>Hypocrea pachybasioides</i>	10	20
		Ilyonectria	<i>Ilyonectria rufa</i>	126	504
		Lachnum		39	0
		Lecythophora	<i>Lecythophora mutabilis</i>	271	487
		Leptodontidium		123	125
				35	49
		Meliniomyces	<i>Meliniomyces bicolor</i>	58	38
			<i>Neonectria radicola</i>	1	23
		Neonectria	<i>Neonectria ramulariae</i>	0	25
		Neurospora	<i>Neurospora terricola</i>	7	54
		Oidiodendron		215	14
		Paecilomyces	<i>Paecilomyces carneus</i>	5	41
	Penicillium	<i>Penicillium montanense</i>	107	263	
	Phoma	<i>Phoma macrostoma</i>	30	0	
			40	19	
	Podospora	<i>Podospora ellisiana</i>	25	49	

Continuación Tabla suplementaria 3.6.

Phyla	Género	Especie	Sitio	
			FN	FS
Ascomycota (114 géneros y 95 especies)	Tetracladium	<i>Tetracladium apiense</i>	59	41
	Trichocladium	<i>Trichocladium opacum</i>	110	214
	Trichoglossum	<i>Trichoglossum hirsutum</i>	137	12
Basidiomycota (79 géneros y 89 especies)			22	4
	Camarophylloopsis	<i>Camarophylloopsis atropuncta</i>	49	8
		<i>Camarophylloopsis hymenocephala</i>	71	0
	Clavaria	<i>Clavaria asperulospora</i>	37	7
	Clavaria	<i>Clavaria citrinorubra</i>	32	23
	Clavaria	<i>Clavaria neonigrita</i>	90	11
	Clavulina		8	26
	Clavulinopsis	<i>Clavulinopsis luteoalba</i>	93	47
	Clitopilus	<i>Clitopilus hobsonii</i>	2	502
	Cortinarius		260	550
			199	132
	Cryptococcus	<i>Cryptococcus rajasthanensis</i>	10	45
		<i>Cryptococcus terreus</i>	288	407
		<i>Cryptococcus terricola</i>	13	70
	Descomyces		23	129
	Entrophospora	<i>Entrophospora infrequens</i>	73	0
	Holtermanniella	<i>Holtermanniella festucosa</i>	15	25
	Hydnangium	<i>Hydnangium carneum</i>	15	34
			464	230
	Hygrocybe	<i>Hygrocybe conica</i>	2751	1332
		<i>Hygrocybe pseudoconica</i>	23	24
		<i>Hygrocybe virginea var ochraceopallida</i>	26	0
			239	104
	Inocybe	<i>Inocybe luteobulbosa var luteobulbosa</i>	157	38
	Lepiota	<i>Lepiota flammeotincta</i>	0	49
	Leucoagaricus		8	29
Melanophyllum	<i>Melanophyllum echinatum</i>	0	46	
Melanophyllum	<i>Melanophyllum haematospermum</i>	1	11	
Moniliella		0	22	
Mycena		102	7	
Oliveonia	<i>Oliveonia pauxilla</i>	21	116	
Psathyrella	<i>Psathyrella corrugis</i>	0	119	
Ramariopsis		36	19	

Continuación Tabla suplementaria 3.6.

Phyla	Género	Especie	Sitio	
			FN	FS
Basidiomycota (79 géneros y 89 especies)	Rhodotorula		31	76
	Rickenella	<i>Rickenella mellea</i>	489	302
	Sistotrema	<i>Sistotrema muscicola</i>	0	30
	Tomentella		135	22
	Tricholoma		4	22
	Trichosporon	<i>Trichosporon middelhovenii</i>	19	32
Glomeromycota (5 géneros y 5 especies)	Entrophospora	<i>Entrophospora infrequens</i>	0	53
	Glomus	<i>Glomus macrocarpum</i>	16	20
			45	293
Zygomycota (3 géneros y 8 especies)	Mortierella	<i>Mortierella alpina</i>	42	116
		<i>Mortierella verticillata</i>	198	569
	Umbelopsis		42	19

Tabla suplementaria 4.1. Porcentajes de colonización en adultos de *N. antarctica* en los tres sitios de matorral. **Parcela**= número de parcela y manejo forestal sometida (intensidad de raleo: 0, 30, 50 y 70 % de raleo; NI: parcelas no implantadas; I: parcelas implantadas); **\bar{x} parcela**= media por parcela; **\bar{x} sitio**= media por sitio; **FS**= Foyel Sur; **FN**= Foyel Norte; **LR**= Los Repollos.

Sitio	Parcela	N	Colonización (%)	\bar{x} parcela	\bar{x} sitio
FS	1 (30 NI)	1	90.95	90.0 ± 1.1	81.1 ± 4.4
		2	91.98		
		3	89.71		
	2 (70 I)	1	80.31	79 ± 2.6	
		2	76		
		3	80.55		
	3 (0 NI)	1	79.63	80.3 ± 1.1	
		2	81.53		
		3	79.75		
	4 (50 I)	1	77.97	75.9 ± 1.8	
		2	74.38		
		3	75.48		
	5 (70 NI)	1	78.13	79.1 ± 1.4	
		3	80.12		
		1	87.61		
	6 (30 I)	2	83.21		
		3	75.26		
		7 (0 I)	1	79.81	
	2		75.69		
	3		92.07		
	8 (50 NI)	1	76.28	79.6 ± 4.6	
		2	82.83		
		1	77.06		
	1 (30 NI)	2	84.36		
3		80.73			
2 (70 I)		1	90.78	91.1 ± 0.7	
	2	91.89			
	3	90.56			
3 (0 NI)	1	90.96	89.2 ± 3.9		
	2	84.71			
	3	92			
4 (50 I)	1	78.27	79.9 ± 4.9		
	2	85.39			
	3	75.91			

Continuación Tabla suplementaria 4.1.

Sitio	Parcela	N	Colonización (%)	\bar{x} parcela	\bar{x} sitio
FN	5 (70 NI)	1	83.98	87.2 ± 4	86 ± 4.4
		2	85.85		
		3	91.63		
	6 (30 I)	1	87.41	88 ± 1.2	
		2	89.39		
		3	87.23		
	7 (0 I)	1	83.57	81.8 ± 5	
		2	76.16		
		3	85.78		
	8 (50 NI)	1	91.72	89.7 ± 2.6	
		2	90.72		
		3	86.8		
LR	1 (30 NI)	1	86.06	83.9 ± 7.1	
		2	75.99		
		3	89.79		
	2 (70 I)	1	88.7	89.7 ± 1.4	
		2	90.67		
	3 (0 NI)	1	82.06	84.8 ± 2.8	
		2	84.7		
		3	87.75		
	4 (50 I)	2	83.75	82.9 ± 1.3	
		3	81.98		
	5 (70 NI)	1	82.56	87 ± 3.8	
		2	89.44		
		3	88.94		
	6 (30 I)	1	90.31	88.1 ± 5.3	
		2	91.97		
		3	82.14		
	7 (0 I)	1	85.28	85.8 ± 4.5	
		2	81.53		
		3	90.51		
	8 (50 NI)	1	82.71	84.4 ± 3.1	
		2	82.65		
		3	87.98		

Tabla suplementaria 4.2. Selección de modelos con mejor ajuste para la colonización EcM en relación al manejo forestal (raleo e implantación) en adultos de *N. antarctica* naturalmente establecidos en el matorral de la región Andino Patagónica. **Int**= intersección, **Sitio**= tres sitios de matorral (FS, FN y LR; el signo “+” indica que está incluido en el modelo), **Im**= implantación (parcelas implantadas y no implantadas; el signo “+” indica que está incluido en el modelo), **Ral**= raleo, **Ral2**= raleo², **df**= grados de libertad, **Δ**= diferencias entre los valores de AICc con respecto al primer modelo presentado, **peso**= peso relativo.

A) Colonización EcM (%)

Modelo N°	Int	Sitio	Im	Ral	Rl2	Im:Ral	Im:Rl2	Ral:Rl2	Im:Ral:Rl2	df	logLik	AICc	Δ	peso
1	85.9525	+								4	-210.337	429.3	0	0.24
2	85.68444	+		47.617	-199.21649			191.91		7	-207.23	430.3	0.98	0.15
3	85.36531	+	+							5	-209.828	430.6	1.30	0.13
4	85.68113	+			1.307802					5	-210.248	431.4	2.14	0.08

B) Riqueza de Ectomorfortipos

Modelo N°	Int	Sitio	Im	Ral	Rl2	Im:Ral	Im:Rl2	Ral:Rl2	Im:Ral:Rl2	df	logLik	AICc	Δ	peso
1	85.9525	+								4	-210.337	429.3	0	0.24
2	85.68444	+		47.617	-199.21649			191.91		7	-207.23	430.3	0.98	0.15
3	85.36531	+	+							5	-209.828	430.6	1.30	0.13
4	85.68113	+			1.307802					5	-210.248	431.4	2.14	0.08

Tabla suplementaria 4.3. Características macromorfológicas de los ectomorfotipos y cantidad de individuos en adultos de *N. antarctica* presentes en los tres sitios de matorral de la región Andino Patagónica. **MT**= ectomorfotipo (= grupo de similitud morfológica); **N° de individuos**= cantidad de individuos de *N. antarctica* en los que se registró la ocurrencia de cada ectomorfotipo, **FS**= Foyel Sur; **FN**= Foyel Norte; **LR**= Los Repollos.

MT	Manto			Hifas emanantes			Rizomorfos		N° de individuos (n=24 por sitio)			Total (n=72)
	Color	Aspecto	Ramificación	Frecuencia	Color	Aspecto	Frecuencia	Color	FS	FN	LR	
MT1	blanco	brillante	simple - pinnado	abundante	blancas	algodonosas	abundantes	blancos	18	12	8	38
MT2	blanco	lanudo	simple - piramidal	muchas	blancas	largas	ausentes		0	6	6	12
MT3	blanco	liso	piramidal	pocas	blancas	cortas	ausentes		0	0	3	3
MT4	blanco a miel	liso	simple - pinnado	ausentes o muy pocas	blancas	cortas	ausentes		21	22	20	63
MT5	blanco a miel	brillo caramelo, algodonoso	simple	muchas	blancas	largas, algodonosas	ausentes		9	5	9	23
MT6	canela	liso	simple - piramidal	ausentes o muy pocas	blancas	finas, cortas	ausentes		16	15	18	49
MT7	canela a miel	lanudo	simple - pinnado	muchas	blancas	cortas, algodonosas	ausentes		8	5	0	13
MT8	clarito	brillo metálico	simple	muchas	blancas - caramelo	algodonosas	variado (muchos - pocos)	caramelo	4	0	5	9

Continuación Tabla suplementaria 4.3.

MT	Manto			Hifas emanantes			Rizomorfos		N° de individuos (n=24 por sitio)			Total (n=72)
	Color	Aspecto	Ramificación	Frecuencia	Color	Aspecto	Frecuencia	Color	FS	FN	LR	
MT9	dorado	algodonoso		muchas	doradas	algodonosas	ausentes		2	0	0	2
MT10	dorado	brillo metalizado	simple - pinnado	muchas	doradas	largas	muchos	dorados	9	5	10	24
MT11	gris	liso	simple - piramidal	ausentes			ausentes		7	7	8	22
MT12	gris	lanudo	simple	muchas	blancas	cortas	ausentes		2	4	5	11
MT13	gris	liso	simple	pocas	blancas		ausentes		2	4	0	6
MT14	gris	liso	simple	pocas	oscuras	largas	ausentes		0	0	1	1
MT15	marrón	liso, brillante	simple - pinnado	ausentes			ausentes		16	18	23	57
MT16	marrón	liso	simple - pinnado	ausentes o muy pocas	blancas		pocos	blanco	0	6	1	7
MT17	marrón	algodonoso	simple - pinnado	muchas	blancas	cortas, algodonosas	ausentes		6	9	5	20

Continuación Tabla suplementaria 4.3.

MT	Manto			Hifas emanantes			Rizomorfos		N° de individuos (n=24 por sitio)			Total (n=72)
	Color	Aspecto	Ramificación	Frecuencia	Color	Aspecto	Frecuencia	Color	FS	FN	LR	
MT18	marrón	lanudo	simple - pinnado	muchas	oscuras (negras a marrones)	largas, peludo	ausentes		12	7	9	28
MT19	marrón	brillante	simple	pocas	blancas	cortas, algodonosas	ausentes		6	18	19	43
MT20	marrón	liso	simple	pocas	oscuras (negras a marrones)	largas	ausentes		0	4	1	5
MT21	marrón - dorado	lanudo	simple	muchas	doradas	algodonosas	ausentes		2	8	13	23
MT22	marrón oscuro	liso	piramidal	ausentes			ausentes		0	12	8	20
MT23	negro	lanudo	simple - pinnado	abundante	blancas	cortas, short spiny	ausentes		2	6	3	11
MT24	negro	liso	simple - pinnado	ausentes			ausentes		5	17	7	29
MT25	negro	lanudo, wolly	simple - pinnado	muchas	oscuras (negras a marrones)	largas	ausentes		7	12	9	28

Continuación Tabla suplementaria 4.3.

MT	Manto			Hifas emanantes			Rizomorfos		N° de individuos (n=24 por sitio)			Total (n=72)
	Color	Aspecto	Ramificación	Frecuencia	Color	Aspecto	Frecuencia	Color	FS	FN	LR	
MT26	negro	liso		pocas	claras		ausentes		4	0	0	4
MT27	negro	liso	simple	pocas	negras	largas	ausentes		16	7	20	43
MT28	negro	liso	piramidal	pocas	marrones	largas, rígidas	ausentes		0	5	0	5
MT29	verde oliva	lanudo	simple - pinnado	muchas	blancas	cortas, short spiny	ausentes		2	9	0	11
MT30	verde oscuro	liso	simple - pinnado	ausentes			ausentes		2	3	3	8
MT31	violeta	lanudo	simple - pinnado	muchas	violeta	largas	pocos violeta		2	4	1	7
MT32	marrón	liso, similar a raíz	simple	ausentes			ausentes		23	24	24	71

Tabla suplementaria 4.4. Análisis multivariado para la presencia y abundancias relativas de los ectomorfortipos en adultos de *N. antarctica* naturalmente establecidos en el matorral de la región Andino Patagónica y sometido a manejo forestal. **MT=** ectomorfortipos; r^2 = coeficiente de correlación como medida de bondad de ajuste. **Vectores:** **CE=** conductividad eléctrica, **H=** humedad gravimétrica, **N=** nitrógeno total, **C=** carbono total, **C/N=** relación carbono / nitrógeno, **P=** fósforo, **Ca=** calcio. **Factores:** **Sitios=** Foyel Sur, Foyel Norte y Los Repollos, **implantación=** implantadas y no implantadas. El análisis se hizo con 999 permutaciones libres.

Variables Ambientales	Abundancia relativa de MT		Presencia de MT	
	r^2	p	r^2	p
VECTORES				
Raleo	0.15	0.22	0.12	0.30
pH	0.06	0.58	0.16	0.18
CE	0.05	0.65	0.17	0.15
HG	0.04	0.64	0.11	0.33
N	0.11	0.30	0.20	0.11
C	0.08	0.43	0.17	0.16
C/N	0.11	0.31	0.14	0.23
P	0.17	0.17	0.41	0.009**
Ca	0.07	0.46	0.12	0.27
FACTORES				
Sitios	0.12	0.31	0.33	0.001***
implantación	0.01	0.81	0.04	0.40

Códigos de significancia: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 '' 1

Tabla suplementaria 4.5. Porcentajes de colonización y riqueza de ectomorfortipos en plantines de *Nothofagus* en viveros del Noroeste de Patagonia. **UNRN**= vivero de la Universidad Nacional de Río Negro; **FBP**= vivero Forestal Bosques Patagónicos; **INTA**= vivero forestal EEA INTA Bariloche. † Edad de los plantines en el momento que se retiraron del vivero; †† plantines utilizados para el ensayo de interacción (ítem 3).

Vivero	Especie	Procedencia de semilla	Edad†	Colonización (%)	Riqueza de pMT
				60.86	4
				50.72	4
	<i>N. dombeyi</i>	Lago Moreno		63.87	5
				75.84	6
				65.94	6
				89.33	3
				91.15	4
		Challuaco	2	96.25	6
				86.05	6
				90.87	6
UNRN	<i>N. antarctica</i>			61.75	6
				62.55	6
		Ñirihuau		67.34	6
				86.89	9
				86.94	6
				76.89	4
				61.71	5
	<i>N. obliqua</i>	Plantación El Bolsón	3	60.97	4
				55.7	5
				64.61	3
				46.24	3
	<i>N. dombeyi</i>	La Angostura	4	48.34	3
				54.5	2
				80.99	3
				61.28	3
	<i>N. alpina</i>	Lanín	3	64.48	3
FBP				69.17	3
				68.08	3
				79.01	3
				81.25	3
	<i>N. pumilio</i>	S.M. De Los Andes	4	82.86	3
				55.4	3
				60.14	3

Continuación tabla suplementaria 4.5.

Vivero	Especie	Procedencia de semilla	Edad†	Colonización (%)	Riqueza de pMT
INTA	<i>N. alpina</i>	Currhué	5	35.26	3
				24.13	2
				52.38	1
				25.12	3
				25.2	2
		Troment††	3	74.87	4
				82.35	5
				71.77	7
				67.19	8
				75.13	6
	Pilo Lil††	4	75.6	4	
			77.09	4	
			76	9	
			67.07	2	
			86.11	3	
	<i>N. obliqua</i>	Catritre	6	74.73	5
				71.43	4
				55.58	4
				52.76	4
		Epulaufquen	4	51.28	5
69.51				2	
53.97				3	
51.91				3	
<i>N. pumilio</i>	Challuaco	2	66.67	4	
			40.72	7	
			80.39	4	
			60.33	5	
			55.66	4	
58	5				

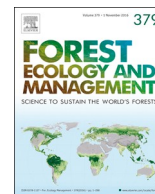
Tabla suplementaria 4.6. Características macromorfológicas de los ectomorfortipos en los ensayos de plantines de *Nothofagus* en ambientes de producción (viveros) y natural de la región Andino Patagónica. **pMT**= ectomorfortipo (= grupo de similitud morfológica); **Viveros**= presencia de cada ectomorfortipo (pMT) en los tres viveros de producción; **UNRN**= vivero de la Universidad Nacional de Río Negro (tres especies, cuatro procedencias); **FBP**= vivero Forestal Bosques Patagónicos (tres especies, tres procedencias); **INTA**= vivero forestal EEA INTA Bariloche (tres especies, seis procedencias).

pMT	Manto			Hifas emanantes			Rizomorfos		Viveros		
	Color	Aspecto	Ramificación	Frecuencia	Color	Aspecto	Frecuencia	Color	UNRN (n= 20)	FBP (n= 13)	INTA (n= 29)
pMT 1	blanco a miel	liso	simple - pinnado	ausentes			ausentes		x	x	x
pMT 2	blanco a claro	algodonoso		muchas	blancas		pocos	blanco	x		x
pMT 3	blanco a canela	algodonoso	simple - pinnado	muchas	blancas	largas	ausentes		x	x	x
pMT 4	Dorado	algodonoso		muchas	doradas		algunos	dorados			x
pMT 5	Gris	liso		ausentes o muy pocas	hialinas		ausentes		x		x
pMT 6	Gris	peludo		muchas	blancas	sucio	ausentes		x		x
pMT 7	Marrón	algodonoso		algunas	blancas	largas	ausentes		x		x
pMT 8	Marrón	liso	simple - pinnado	pocas	blancas	cortas	ausentes		x	x	x
pMT 9	Marrón	peludo	simple	muchas	marrones	cortas	ausentes		x		x
pMT 10	marrón	peludo	pinnado	muchas	doradas		pocos	dorados			x

Continuación tabla suplementaria 4.6.

pMT	Manto			Hifas emanantes			Rizomorfos		Viveros		
	Color	Aspecto	Ramificación	Frecuencia	Color	Aspecto	Frecuencia	Color	UNRN (n= 20)	FBP (n= 13)	INTA (n= 29)
pMT 11	marrón	liso	simple	ausentes			ausentes		x	x	x
pMT 12	gris oscuro a negro	liso		pocas	negras						x
pMT 13	negro	peludo	simple - pinnado	muchas	marrones	largas	ausentes		x	x	x
pMT 14	negro	liso	simple	pocas	negras	largas y rígidas	ausentes		x		x
pMT 15	negro	liso	simple	ausentes			ausentes		x	x	x
pMT 16	ocre	liso	simple	ausentes			ausentes				
pMT 17	ocre	liso	simple	muchas	blancas	finas	ausentes				
pMT 18	ocre	algodonoso	simple - pinnado	muchas	blancas	largas	ausentes				
pMT 19	marrón	liso, similar a raíz	simple	ausentes			ausentes		x	x	x

Artículo De Respaldo



The soil fungal community of native woodland in Andean Patagonian forest: A case study considering experimental forest management and seasonal effects



Ayelen Inés Carron^{a,b,*}, Lucas Alejandro Garibaldi^c, Sebastian Marquez^d, Sonia Fontenla^{a,b}

^a Laboratorio de Microbiología Aplicada y Biotecnología Vegetal y del Suelo, Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue (UNComahue), Argentina

^b Instituto Andino Patagónico de Tecnologías Biológicas y Geoambientales (IPATEC) UNComahue – Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina

^c Instituto de Investigaciones en Recursos Naturales, Agroecología y Desarrollo Rural (IRNAD), Sede Andina, Universidad Nacional de Río Negro (UNRN) and CONICET, Argentina

^d Instituto de Investigación en Biodiversidad y Medio Ambiente (INIBIOMA) UNComahue – Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina

ARTICLE INFO

Keywords:

Soil fungal classification
Diversity analysis
Shrubland management
Harvesting
Implantation
Intra-annual effects
Soil characteristics

ABSTRACT

Forest management can alter soil fungal communities which are important in the regulation of biogeochemical cycles and other ecosystem services. The current challenge of sustainable management is that management be carried out while preserving the bioecological aspects of ecosystems. Mixed Patagonian woodlands are subject to continuous disturbance (fire, wood extraction, and livestock), with unknown consequences for soil fungal communities. Our objective was to study the fungal community and the effects of an experimental forest management program, which combines harvesting and implantation, on the soil fungal communities in Patagonian woodland, in Argentina; considering contrasting seasons and soil parameters. At site level, the mixed woodlands appear to have greater soil cover with AM plants and soil chemical characteristics similar to other forest environments in the same region, with an intermediate fungal diversity value. When the seasonal effect was analyzed, no changes were observed in the fungal richness and diversity index, whereas modifications were recorded in the class level, in the ecological guilds, and in certain soil parameters; the inversion of phyla should be highlighted. Ascomycota and Basidiomycota were the predominant phyla, and presented a tendency to an inversion between seasons: Ascomycota fungi predominated in autumn, while Basidiomycota were more abundant in summer. The Glomeromycota were not well represented in this study. The most abundant classes were Agaricomycetes, followed by Leotiomycetes, Sordariomycetes, and Tremellomycetes, with some changes in the proportions between the two seasons, which could be related to certain soil characteristics. The most abundant orders in both seasons were Agaricales, Helotiales, Mortierellales, and Filobasidiales, correlated with some soil characteristics. The ordination analysis (NMDS) showed a correlation between taxonomic assignment and some soil characteristics, and only between class seasons. The most abundant ecological guild was saprotrophs (in both seasons: *Hygrocybe*, *Mortierella*, *Cryptococcus*), followed by plant pathogens (*Ilyonectria*, which increase in autumn); and the ectomycorrhizal symbiont (*Hygrocybe* in both seasons, while in summer *Cortinarius*, *Clitopilus*, and *Geoglossum*), all are related to C and N cycle. The only post-management changes observed in soil fungal community and chemical characteristics were in fungal richness (OTUs) and available phosphorus values; all the others (diversity indexes, taxonomy, and ecological guilds) were unaffected by this anthropic disturbance. It should be highlighted that available P and fungal species richness could be proposed as bioindicators. Future studies in native management programs, considering other aspects such as diversity of vegetation uses and system functions of the area will allow us to assess whether some of these changes are early bio-indicators of sustainable use and management.

* Corresponding author at: Laboratorio de Microbiología Aplicada y Biotecnología Vegetal y del Suelo, Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue (UNComahue), Argentina.

E-mail address: ayecarron@comahue-conicet.gob.ar (A.I. Carron).

<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.117955>

Received 18 October 2019; Received in revised form 29 January 2020; Accepted 30 January 2020

0378-1127/ © 2020 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

In the twenty-first century, sustainable forest management is a principle that ensures the production of goods and services from forest ecosystems in an optimal, permanent manner; it constitutes a strategy for natural resource management that considers forestry activities in ecological, economic and social contexts (Aguirre-Calderón, 2015). Forest management modifies the original composition of forests through changes in the vegetation composition of tree species, the structure of age classes and the proportions of biomass contributed to the soil. It also influences diverse components of the ecosystem, directly and indirectly, including the availability and quality of resources for microbial development, which leads to alterations in the structure and succession of the microbial community (Goldmann et al., 2015; Purahong et al., 2015). The challenge of sustainable forest management and the basis of the new paradigms is responsible stewardship of the forests and forest lands; that is, regulation of their use in such a way as to preserve their biological diversity, productivity, capacity for regeneration, vitality, and ability to fulfil their ecological, economic and social functions, without causing damage to other ecosystems (Grossberg, 2009; Higman et al., 2000; Malmshiemer et al., 2008).

Despite new and more efficient approaches to biodiversity, there are still considerable gaps in geographical data in soil biodiversity (Tedersoo et al., 2014; Bueno et al., 2017; Cameron et al., 2018). South America holds one of the most diverse biodiversity hotspots, but little research has been carried out in the region, particularly on below-ground fundamental organisms and mycorrhizal symbiosis (Pagano and Lugo, 2019).

The Fungi kingdom is one of the most diverse Eukaryote lineages and is estimated to contain several million species (2.2–3.8 million species; Hawksworth and Lücking, 2017). Fungi are important saprophytic, symbiotic and pathogenic organisms that play critical roles in the function of terrestrial and aquatic ecosystems (Read and Perez-Moreno, 2003; Van Der Heijden et al., 2008; Taylor and Sinsabaugh, 2015; Grossart et al., 2016). Soil fungal communities represent the highest soil biomass and are essential for the maintenance of a large number of ecosystem services (diversity, abundance and plant productivity, soil health, water quality, biocontrol of pathogens, among others). Mycorrhizal (Brundrett, 2004) and free-living rhizospheric fungi (Raaijmakers et al., 2009) are associated with plant species, and they take part in nutrient fluxes from soil to plants (Van der Heijden et al., 2015). Symbiotic mycorrhizal fungi, such as arbuscular mycorrhizal (AM) fungi or ectomycorrhizal fungi (ECM), are ubiquitous components of most ecosystems throughout the world, and constitute a key component of soil microbiota (Van der Heijden et al., 1998; Brundrett and Tedersoo, 2018; Pagano and Lugo, 2019): they mobilize and transport nutrients, especially carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus (P), and they also reduce water stress (Augé, 2001) and improve soil aggregation in eroded soils (Caravaca et al., 2002).

Environmental conditions have been shown to play an important role in determining the soil fungal community. Diverse biotic and abiotic factors could affect the structure and function of these communities, such as host-plant diversity (Tedersoo et al., 2013; Bonito et al., 2014), seasonal patterns (Berg et al., 1998; Mandyam and Jumpponen, 2005; Zinger et al., 2009; Dumbrell et al., 2011), weather and geographic factors (Talbot et al., 2013; Miyamoto et al., 2015; Truong et al., 2019), and edaphic variables (Zinger et al., 2009; Dumbrell et al., 2011; Kauserud et al., 2011; Davey, 2012; Peay et al., 2015; Erlandson et al., 2016). Changes in land use, such as forest management, can modify the fungal soil community and alter the balance between carbon (C) allocation to ECM fungi, and N and P acquisition by ECM plants, thereby influencing global C storage and N/P cycles in forest ecosystems (Baskaran et al., 2017; Corrales et al., 2017). Forest harvesting affects ECM fungi by changing the age structure and species composition of their host plants, and by modifying the physical, chemical and biological components of their soil habitat. Some ECM

fungi taxa appear to be primarily associated with mature forests, while others may persist as resistant soil propagules until disturbances occur such as fire or harvesting, providing an opportunity for colonization of seedling roots (Taylor et al., 2000; Jones et al., 2002, 2003). Management without extraction of residual trees plays a role in recently harvested forests by retaining a unique ECM fungal community, by influencing species composition and enhancing the diversity of ECM fungal communities on seedlings adjacent to trees (Cline et al., 2005). Another point of view was presented by Lauber et al. (2008) when considering the effects of forest management on soil fungal communities in boreal forests, suggesting that fungal community composition is more closely associated with changes in soil nutrient content than with different land uses.

In Argentina nowadays the sustainable management of native environments is regulated by National legislation (Law 26.331) and Provincial laws. These laws establish the need to implement sustainable wood extraction management (harvesting), and to encourage environmental restoration action such as the implantation of native plants in extraction areas. Andean Patagonian forests occupy an area of 3 million hectares, representing approximately 10% of the total forest area of Argentina (Laclau, 1997; Donoso and Lara, 1995; SAyDS, 2007). In these forests one of the principal dominant tree species is *Nothofagus* spp. (Cabrera, 1976; SAyDS, 2007). The mixed woodlands of this region are dominated by young arboreal plants and shrub species. From the XIX century the Northwestern Patagonian region has suffered a drastic reduction in vegetation cover due to indiscriminate burning and deforestation caused by settlements in the region (Kitzberger and Veblen, 1999). This kind of disturbance has significantly affected its conservation status (Donoso and Lara, 1995) and the ecological functions of these forests. The mixed woodlands (also called shrublands) are a common successional post-fire environment included in these forests, which are dominated by young arboreal plants, mainly the ECM *N. antarctica* and some AM tree and shrub species. The mixed woodlands have been subject to anthropic disturbance (Kitzberger and Veblen, 1999) due to their high productive capacity for livestock rearing (sheep and cattle) and wood products (poles and firewood) used in domestic heating and for sale on the timber market. It is estimated that more than 70% of mixed woodland in the Patagonian region is under some kind of forest management (Peri et al., 2005), with different intensities and extraction objectives (Veblen et al., 1992; Peri et al., 2005). Most of these woodlands lack a sustainable management program, causing a negative impact on the ecosystem and jeopardizing the sustainability of the system (Peri et al., 2005). A suitable management program is thus required for these native forest ecosystems (Tacón Clavaín, 2004).

Authors such as Peri et al. (2005) and Reque et al. (2007) have worked in forests where *N. antarctica* predominates, and have characterized and proposed sustainable management guidelines for these ecosystems. However, data concerning the effects of different management practices on these native forests is limited, and almost no information is available regarding their effect on soil microorganism communities. In the Northwest Patagonian forest (including woodlands) some authors (La Manna and Barroetaveña, 2011; Berrios et al., 2014) indicated that the soil under *N. antarctica* presented higher N content than under other shrubs, and they suggested that uncontrolled productive use or the replacement of this native species could reduce the N content of the soil with possible negative consequences for the environment. However, knowledge is lacking on the effects of different management practices on this extensively-used woodland. Furthermore, almost no information is available regarding forest management effects on the soil microorganism communities.

Our objective was to study the fungal community and the effects of an experimental forest management program, which combines harvesting and implantation, on these communities in an Argentinian Patagonian mixed woodland. The study was carried out at one year of installation, in two contrasting seasons, and soil chemical characteristics were considered.

2. Materials and methods

2.1. Study area and sampling site

This work was carried out in a site called El Foyel (41°38'48.44"S, 71°29'59.06"W), a representative area of native mixed woodland located in the homonymous community (Río Negro Province, Argentina), in Northwest Patagonia, Argentina. This site has a slope and an average altitude of 850 m above sea level. It is a mixed high woodland, mainly covered by low trees of *Embotrium coccineum*, *Austrocedrus chilensis*, *Lomatia hirsuta*, *Maytenus* sp., and *N. antarctica*, and by mixed shrubs such as *Berberis* sp., *Discarya chacaye*, *Diostea juncea*, and *Schinus patagonicus*. Phytogeographically, the site is located in the Subantarctic Domain, Andean-Patagonian region, Subantarctic Province, and the deciduous forest district (Cabrera, 1971). Average rainfall is 1100 mm annually, occurring principally during autumn and winter, due to the humid winds of the Pacific. Winter precipitation is mainly in the form of snow. Summer is the driest season. The climate in the area is temperate cold, with an average annual maximum temperature of 17 °C; the minimum temperature is 2.5 °C, and the annual average is 8.4 °C.

On the El Foyel site the *Universidad Nacional de Río Negro* group (led by Dr. L. Garibaldi) established a 11340 m² experimental program consisting of eight plots (each 31.5 × 45 m) which simultaneously underwent an experimental forest management program that combined harvesting and implantation factors (Table 1). The eight plots were located consecutively in the site (numbered from 1 to 8, Table 1) and each was submitted to a certain level of harvesting (four levels), and one implantation condition [two levels: implanted (I) with native forest species of ecological interest, and non-implanted (NI)]. Table 1 shows that each harvesting treatment had two plots, one with implanted native species and the other without implanted species.

Harvesting was performed as follows: three intensities were installed (with 0.3, 0.5 and 0.7 of the basal area removed, corresponding to 30, 50, and 70% respectively), and a control plot that was not harvested (0%, Table 1). In each plot harvesting was carried out in six transects of different widths, according to the harvesting intensity. In plots with 0.3 harvesting intensity, six transects of 1.5 m width were cut; in plots with 0.5 harvesting six transects 2.5 m wide were cut, and for plots with 0.7 harvesting the transects cut were 3.5 m wide. Within transects the vegetation was cut at ground level (except for *A. chilensis* trees, which were not cut). In each plot all the larger firewood was extracted, while the smaller plant material was left scattered on the harvesting intensity strip as soil cover.

Implantation: six native species of high forest value were planted: *A. chilensis*, which are colonized by AM, and five ECM Nothofagus species (*N. antarctica*, *N. dombeyi*, *N. nervosa*, *N. obliqua*, and *N. pumilio*) (Fontenla et al., 1998; Diehl et al., 2003, 2008). The seedlings used were between four and six years old at the time of planting. They came from three different geographical origins and were cultivated in greenhouses in the region. Each species was planted in equal quantities, 30 plants per plot, resulting in a planting density of approximately 1269 plants ha⁻¹, per species.

For the intra-annual seasonality analysis, sampling was carried out in autumn (May of 2014) and summer (January of 2015), one year after the forest management treatment had been established (May of 2013).

Table 1

Experimental block assay detailing the distribution of plots according to the forest management established: harvesting (4 levels) and implanted (I) with native forest species or non-implanted (NI).

Plot number	1	2	3	4	5	6	7	8
Harvesting	0.3	0.7	0	0.5	0.7	0.3	0	0.5
Implantation	NI	I	NI	I	NI	I	I	NI

¹Harvesting intensity expressed as basal area removed.

One soil sample was collected per plot, composed of 25 equidistantly distributed sub-samples, thus forming a total of eight samples per season. The "pooling" of these 25 samples enabled us to properly estimate the average value of each plot, but did not allow analysis of within-plot variability, which can be important in fungal communities. The samples were stored at 4 °C for one day. Under aseptic conditions in the laboratory each sample was homogenized and fractionated for the different determinations: gravimetric humidity, soil chemical analyses, and DNA extraction and amplification.

2.2. Description of plot vegetation and mycorrhizal behavior

Before establishment of the experimental program, M. Goldemberg (per.com.) described some particular characteristics of the experimental site where the plot was established; he determined the percentage cover of dead organic matter (leaf litter, detritus and branches), bare soil and abundant plant species. Using bibliographical data on the region (Fernández et al., 2012; Fontenla et al., 1998, 2001), each plant species used for determination of cover was theoretically assigned a mycorrhizal behavior. Both types of result, cover and mycorrhizal behavior of the species were analyzed together.

2.3. Soil characteristics

Chemical characteristics were determined in a soil sample from each plot, in both seasons. Percentage of gravimetric humidity was determined from the fresh samples (three repeats per sample) after drying at 105 °C until constant weight (48 h approx.). The pH in deionized water (2:5 w:v) and conductivity (EC = 1:5 w:v - $\mu\text{cimen cm}^{-1}$) were measured (at room temperature) from dry soil samples sieved through a 2 mm sieve, using a pH-meter and an electric conductivity meter, respectively. The remaining determinations were made with dried soil samples at room temperature (20–25 °C) sieved through a 0.5 mm sieve. Percentages of total carbon (C) and total nitrogen (N) were determined by combustion at 900 °C (Nelson and Sommers, 1996) using the NC Soil analyzer Flash EA 1112 carbon–nitrogen analyzer (Thermo Fisher Scientific, USA). Available phosphorus (Olsen P - $\mu\text{g g}^{-1}$) was determined by extraction with a 0.5 N NaHCO₃ solution and quantified by colorimetry with ascorbic acid, according to Kuos (1996). Percentage Calcium (Ca) was determined by extraction with 1 N ammonium acetate, followed by atomic absorption (Suarez, 1996) using AAnalyst 100 (Perkin-Elmer, USA). Plots 3 and 7 were not analyzed in autumn.

2.4. Molecular and bioinformatic analysis

The fungal internal transcribed spacer (ITS) region was sequenced for each soil sample. The ITS fungal region was amplified by genomic soil DNA, using a PowerSoil DNA isolation Kit (Mo Bio Laboratories, USA), following the manufacturer's instructions. DNA concentration was quantified on a QuantiTTM PicoGreen[®] dsDNA Assay Kit (Invitrogen, USA). Genomic DNA was used as a template for PCR amplification of the ITS ribosomal region using primers: ITS1F (5'- CTTGGTCATTTAG AGGAATAA-3'; Gardes and Bruns, 1996) and ITS4 (5'- TCCTCGCT TATTGATATGC-3'; White et al., 1990) with TAG extensions. Each PCR mix (Inbio Highway, Argentina) consisted of 15.8 μl ddH₂O, 0.2 μl Taq polymerase, 2.5 μl 10x PCR buffer, 2 μl MgCl₂ (25 mM), 0.5 μl dNTP mixture (2 mM), 0.5 μl of each primer (10 μM), 1 μl BSA (20 mg ml⁻¹; Sigma, USA) and 2 μl of a diluted DNA template. The parameters of the first PCR were as follows: an initial denaturation step at 95 °C for 5 min was followed by 35 cycles consisting of denaturation at 95 °C for 30 s, annealing at 55 °C for 30 s and extension at 72 °C for 60 s, followed by the final extension at 72 °C for 10 min. A second amplification of the PCR products was performed to include sequencing adapters and barcodes to identify each of the samples (Manual FLX + Roche, jun 2013, Instituto de Agrobiotecnología Rosario, INDEAR, Rosario, Argentina).

The amplicon libraries were then purified with Agencourt AMPure XP according to the Amplicon Library Preparation Method Manual - GS FLX Titanium Series (Roche, USA). Purified amplicons were quantified using the Quant-iT™ PicoGreen® dsDNA Assay Kit (Invitrogen, USA). The amplicon pool was prepared with all the equimolar libraries, according to the corresponding concentration (ng ul^{-1}). This pool was brought to work concentration ($1\text{e}7$ molecules ul^{-1}). Sequencing was performed with the FLX + Roche Sequencing platform (INDEAR 2015).

The sequences were quality-filtered and pooled using Qiime v. 1.3.0 (Caporaso et al., 2010). The filtration criteria were: ambiguous bases that exceeded 6 bases, with an average quality score below the minimum of 25; homopolymer maximum exceeding 6 bases; inequalities in the primer exceeding 10 bases; and absence of a discernible reverse primer. The aligner was made using the MUSCLE v38 method (Edgar, 2004). OTU mapping was done with Uclust v1.2.22 (Caporaso et al., 2010) parameters at 97% similarity. OTUs represented by a single sequence were discarded from the data set, according to Tedersoo et al. (2010). The number of raw input sequences was 119235, giving a total of 55,345 sequences at the end of the process.

2.5. Fungal community analysis

Diversity analyses: these were carried out using indices: OTU richness, expected richness (Chao1), evenness as equitability ($= 1-D$, where D is Simpson diversity index), community diversity (Shannon-Weaver index, H), and similarity between communities (Bray-Curtis). The diversity indices were calculated using the *vegan* 2.5–6 (Oksanen et al., 2019) and *fossil* 0.3.0 packages for expected richness (Vavrek, 2011), in R 3.3.1 (R Core Team, 2019). Estimated species richness was also calculated with rarefaction curves using the OTU numbers, and curves were drawn using the *vegan* package *rarefy* function (Oksanen et al., 2019). This was carried out for the entire data set ($n = 16$ samples) and for each season: autumn (A) and summer (S) ($n = 8$ samples/season).

Taxonomic fungal classification: the OTUs were classified carrying out the RAPD classifier application (Manual FLX + Roche, jun 2013, Instituto de Agrobiotecnología Rosario, INDEAR, Rosario, Argentina), with a confidence of 0.5 (Wang et al., 2007), using the UNITE 12_11 ITS database. Fungal taxonomy was considered at different levels: the abundance of phyla, classes, orders, genera, and species. For each plot, the number of sequences for each taxon was standardized by rarefaction using the *vegan* package *rarefy* function (Oksanen et al., 2019).

Ecological guilds: OTUs were assigned an ecological guild using FUNGuild database (Nguyen et al., 2016). As the authors suggest, we filtered the assignments according to their confidence ranking (“highly probable”, “probable”, and “possible”; reflecting the likelihood that a taxon belongs to a given guild). Only assignments with highly probable and probable confidence were considered, and the number of sequences for each guild was standardized by rarefaction. The arbuscular mycorrhizal fungi were not analyzed since the primers used cannot

identify the community of Glomeromycetes well (Stockinger et al., 2010; Schoch et al., 2012).

2.6. Statistical analysis

To evaluate forest management (harvesting and implantation factors), seasonal effects, soil chemical characteristics (humidity, pH, conductivity, C, N, P, and Ca) and fungal community diversity (observed and expected richness, Simpson equitability index, Shannon - Weaver diversity index) were estimated using general mixed-effect models. Fixed effects included harvesting intensity (quantitative variable modeled with a second order polynomial function), implantation (I vs. NI), season (autumn vs. summer), and their two-way interactions. The hierarchical data structure (two measures in each plot over time) was accounted for by including plot as a random effect. In particular, our model estimated different intercepts for each plot. A different model was estimated for each soil and fungal community characteristic as a response variable, and normal distribution was assumed for all models. Model assumptions were met in all cases, and homogeneity of variances and normality were evaluated with residual and predicted graphs, Q-Q plots, and Shapiro-Wilk tests. We used the corrected Akaike Information Criterion (AICc) to select the model that best described the behavior of the fungal community with respect to management and season variables. The AICc values and estimation of the parameters for the final models were obtained from the maximum likelihood estimates (Zuur et al., 2009).

Structure of the fungal community: In order to represent the structure of the fungal communities at plot level, we performed a non-metric multidimensional scaling analysis (NMDS). The abundance of phyla, classes, orders, and ecological guilds (rarefied) was considered in correlation with forest management, season, and soil characteristics. The parameters used were the Bray-Curtis dissimilarity, with 999 free permutations. The variables that had a significant effect on the ordering of the fungal communities were plotted using *envfit* function, and were also evaluated with *distance-based RDA*.

All statistical analyses were performed using the *vegan* 2.5–6 (Oksanen et al., 2019), *nlme* 3.1–140 (Pinheiro et al., 2019) and *MuMIn* 1.43.6 (Barton, 2019) packages in R (R Core Team, 2019).

3. Results

3.1. Vegetation and soil characteristics

The El Foyel site is a high woodland (as previously mentioned); however, Goldemberg (per.com.) reported that in this area the experimental program plots had certain particular vegetation characteristics: the soil was covered by a significant amount of dead organic matter (leaf litter, detritus and branches) over 75% in all the plots and the percentages of bare soil were between 0 and 9.5%, the highest value

Table 2

Description of El Foyel plots before establishment of the experimental program: percentage cover categorized into bare soil, fallen woody material and plants grouped by their mycorrhizal types.

Cover (%) / Plot	1 (0.3 ¹ NI)	2 (0.7 I)	3 (0 NI)	4 (0.5 I)	5 (0.7 NI)	6 (0.3 I)	7 (0.0 I)	8 (0.5 NI)
Bare soil	9.5	0.0	0.0	2.0	0.0	3.3	0.5	2.0
Leaf litter, branches and plant detritus	88.8	76.3	98.8	100.0	98.0	97.5	100.0	98.8
AM plants	98.8	30.5	19.5	14.0	25.0	18.8	17.5	51.0
ECM <i>Nothofagus antartica</i>	1.3	0.0	0.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
MER <i>Gaultheria mucronata</i>	0.0	0.0	0.0	0.5	3.0	0.0	0.0	0.0
ND mycorrhizal species	0.0	0.0	1.0	0.0	3.5	3.0	0.0	0.0
NH <i>Embothrium coccineum</i>	0.0	6.0	1.5	7.3	2.8	6.0	6.3	2.8

¹ Harvesting intensity expressed as basal area removed, and implanted (I) with native forest species or non-implanted (NI). AM: arbuscular mycorrhizal symbiosis, ECM: ectomycorrhizal symbiosis, MER: ericoide mycorrhizal, NH: non host mycorrhizal plants, ND: mycorrhizal types non-determined in the region.

being for plot 1 and the lowest for plots 2, 3 and 5 (Table 2). The plants associated with AM symbiosis were *Acaena* sp., *Azara micriphylla*, *Berberis buxifolia*, *Chusquea culeou*, *Cynanchum descrolei*, *Galium hypocarpium*, *Geranium magellanicum*, *Lomatia hirsute*, *Maytenus boaria*, *Maytenus chubutensis*, *Mutisia spinosa*, *Ribes cucullatum*, *Schinus patagonicus*, *Vicia nigricans*, and *Blechnum* sp. These AM species presented the highest soil cover in each plot (Table 2). The highest values were observed in plot 1 (98.8%), principally associated with the presence of *Maytenus chubutensis* and *Berberis buxifoli*; in plot 8 (51%) the value was related to *Blechnum* sp. and *Acaena* sp. These species also contributed to the intermediate cover values (between 30 and 10%) with the presence also of *Berberis buxifolia* and *Ribes magellanica*. The ECM *Nothofagus antarctica* and ERM *Gaultheria mucronata* showed lower cover values. The ECM had 1.3 and 0.8% in plots 1 and 3, and the remaining plots had undetectable cover (0%). *Gaultheria mucronata*, an ERM species, had cover values of 0.5 and 3.0% in plots 4 and 5 respectively.

In general, El Foyel soil was slightly acidic (pH 5.5), with the following average values: electrical conductivity of 110 $\mu\text{cm cm}^{-1}$, gravimetric humidity 25.13%, 0.46% of N, and 7.51% of C. Available P was 7.02 $\mu\text{g g}^{-1}$ soil, and the Ca quantity was 0.31%. When comparing soil parameters between seasons, autumn values for gravimetric humidity, pH, EC, and N were all higher than in summer (humidity: 32.71–19.44%; $F = 119.8$, $p < 0.0001$; pH: 5.94–5.17; $F = 43.3$, $p = 0.0001$; EC: 138.22–89 $\mu\text{cm cm}^{-1}$; $F = 48.6$, $p = 0.0001$; N: 0.5–0.43%; $F = 7.5$, $p = 0.02$; Table 3). There were no differences between season in the amount of C, P and Ca (C: 8.2–7%; $F = 4.5$, $p = 0.06$; P: 7.87–6.39 $\mu\text{g g}^{-1}$; $F = 4.42$, $p = 0.06$; Ca: 0.33–0.29%; $F = 4.7$, $p = 0.06$ autumn and summer respectively, Table 3). The only soil variable that showed differences related to forest management was available P (harvesting intensity: $F = 0.003$, $p = 0.9$; implantation: $F = 0.5$, $p = 0.5$; harvesting intensity: implantation: $F = 9.2$, $p = 0.01$). It was observed that an increase in harvesting intensity in implanted plots led to an increase in P, while in non-implanted plots P values diminished when harvesting was intensified (Supplementary Fig. 1).

3.2. Community analysis in relation to seasonality and forest management

3.2.1. Diversity indices

A total of 119,235 fungal sequences were generated from the soil, which after the filtering process and removal of singletons constituted 55,345 sequences. These sequences were grouped into 1848 OTUs. The average sequences and number of OTUs per plot ($n = 16$) were 3459 and 485 respectively, without considering the difference between seasons.

Considering the diversity indices, the global Simpson equitability was 0.98, the Shannon-Weaver diversity was 4.98, and Chao1 estimated richness was 659 (Fig. 1 and Table 4). The OTU rarefaction curves for all data sets reached the asymptote (Fig. 1). Species richness estimates were similar for both seasons and presented superposition of the estimated curves (Fig. 1).

Considering the total dataset (1848 OTUs), over 50% (1047) were shared between the two seasons, while 385 were found exclusively in autumn and 416 only in summer. The between-season Bray-Curtis similarity index was 0.66 (Table 4).

Analysis using the statistical models showed that neither fungal richness parameters (expected or estimated) were influenced by the intra-annual seasonality factor. However, an effect was observed when interaction between the two forest management factors was analyzed (implantation: harvesting intensity: harvesting intensity²) (Fig. 2 and Supplementary Table 1). In the implanted plots, richness (OTU observed) was similar for 0 and 0.3 harvesting intensities, and these values were lower than the other harvesting intensities. A similar tendency was observed for estimated richness, with a high number of OTUs in the 0.5 and 0.7 harvesting intensities. In non-implanted plots, the estimated and expected richness values behaved in the same way, with the highest values found for 0.3 harvesting intensity (Fig. 2). The

statistical analysis of Simpson equitability and Shannon-Weaver diversity indices showed that there was no effect on fungal richness due to season or forest management (harvesting and implantation) (Fig. 2 and Supplementary Table 1).

3.2.2. Taxonomic classification

Of the 1848 OTUs obtained, 3 (0.1%) were not assigned to kingdom level and 245 (13%) were classified only to Fungi kingdom level. The remaining 1600 OTUs and 51,667 sequences were classified into 5 phyla (87% of OTUs and 93% of sequences), 18 classes (72% of OTUs and 79% of sequences), 61 orders (62% of OTUs and 68% of sequences), 103 families (49% of OTUs and 57% of sequences), 207 genera (37% of OTUs and 44% of sequences) and 194 species (17% of OTUs and 32% of sequences).

Analysis of the effects of intra-annual seasonality on the fungal community at site level revealed that at phylum level an inversion of dominance was observed between seasons: Ascomycota fungi predominated in autumn, increasing from 42% in summer to 49% in autumn, while Basidiomycota showed an increase in summer, rising from 36% in autumn to 45% in summer. The third most abundant phylum in both seasons was Zygomycota (7 and 5% in autumn and summer, respectively) (Fig. 3a). The most abundant classes in both seasons were Agaricomycetes (Basidiomycetes), followed by Leotiomycetes, Sordariomycetes (both Ascomycetes), and Tremellomycetes (Basidiomycetes). In autumn there was an increase in the abundance of Leotiomycetes, Sordariomycetes, and Tremellomycetes. In contrast, Agaricomycetes displayed an increase in abundance in summer (Fig. 3b). The most abundant orders in both seasons were Agaricales (Agaricomycetes) and Helotiales (Leotiomycetes) with sequence abundances of 12–22% for Agaricales in autumn and summer respectively, and 13–11% for Helotiales in autumn and summer, respectively. In autumn the orders Mortierellales (Mortierellomycetes) and Filobasidiales (Tremellomycetes) presented sequence abundances of 7 and 6%, respectively, which decreased to values < 5% in summer (Fig. 3c).

Community structure: At plot level, the ordering study (NMDS analyses) between phylum assignment, forest management, season, and soil characteristics showed no correlation between phylum and season, phylum and harvesting intensity or implantation. However, a statistical relationship was observed between phylum and soil chemical properties (Fig. 4a). The increase in Ascomycota was related to the increase in C ($p = 0.032^*$), N ($p = 0.02^*$), and EC ($p = 0.015^*$), while the increase in Zygomycota was associated with higher humidity ($p = 0.02^*$). When considering plot and class level, correlations were observed only with season ($p = 0.004^{**}$), humidity ($p = 0.001^{**}$), EC ($p = 0.007^{**}$), and pH ($p = 0.03^*$; Fig. 4a); there was no correlation with harvesting or implantation (Fig. 4b). In autumn the plots had higher soil humidity, EC, and pH, and these plots were correlated with Leotiomycetes, Sordariomycetes, and Tremellomycetes. In contrast, the summer plots were associated with Dothideomycetes, Eurotiomycetes and Agaricomycetes (Fig. 4b). The NMDS analysis of the orders at plot level showed correlations between some soil chemical characteristics, but no correlations were evidenced for the season and management variables (harvesting and implantation; Fig. 4c). The chemical characteristics of the soil that showed correlations were: EC ($p = 0.013^*$), humidity ($p = 0.025^*$), N ($p = 0.002^{**}$), C ($p = 0.003^{**}$), and available P ($p = 0.026^*$; Fig. 4c). The results obtained with distance-based RDA were similar to envfit (not shown).

3.2.3. Ecological guild characterization at species level

The genera and species frequencies were poorly represented with respect to the total data (as mentioned in the previous section). However, in order to analyze the ecological guilds of the assigned species, the distribution of genera and species followed these patterns: in autumn the most numerous genera (more than 500 sequences) were: *Ilyonectria* (1694 sequences), *Mortierella* (1597), *Cryptococcus* (1479), *Hygrocybe* (1321), *Lecythophora* (607), and *Trichocladium* (607),

Table 3
Physical-chemical soil characteristics of the El Foyel site in Andean Patagonian woodland, expressed per season.¹

Plot number	Forest management	pH		EC ($\mu\text{cm cm}^{-1}$)		H (%)		C (%)		N (%)		P ($\mu\text{g g}^{-1}$)		Ca (%)	
		A	S	A	S	A	S	A	S	A	S	A	S	A	S
1	0.3 NI	6.32	5.27	95.7	56.7	24.75	13.74	7.4	5.2	0.4	0.31	13.8	9.8	0.3	0.2
2	0.7 I	5.87	5.3	108.5	71	26.68	17.16	7.2	6	0.4	0.34	12.9	9.4	0.3	0.3
3	0 NI	na	5.24	na	72.3	na	20.15	na	7.1	Na	0.42	na	10	na	0.3
4	0.5 I	5.46	5.14	130.4	103.3	35.89	20.97	9	7	0.55	0.43	6.5	6.8	0.4	0.3
5	0.7 NI	6.16	5.17	139.8	72	36.55	18.66	8.4	6.7	0.53	0.43	5.4	4.4	0.4	0.3
6	0.3 I	6.15	5.12	165	95	36.42	21.01	9.5	7.5	0.56	0.48	4.5	4.1	0.3	0.3
7	0 I	na	5.06	na	103.9	na	20.82	na	7.1	Na	0.45	na	3	na	0.3
8	0.5 NI	5.68	5.08	189.9	137.8	35.97	23.03	7.7	9.4	0.53	0.58	4.1	3.6	0.3	0.3
Average per season ²		5.9-	5.1-	138.2-	89.0-	32.7-	19.4-	8.2-	7.0-	0.5-	0.4-	7.8-	6.3-	0.3-	0.2-
		4 \pm -	7 \pm -	2 \pm -	0 \pm -	1 \pm -	4 \pm -	0 \pm -	0 \pm -	0 \pm -	3 \pm -	7 \pm -	9 \pm -	3 \pm -	3 \pm -
		0.33 ^a	0.09 ^b	35.05	26.13 ^b	5.46 ^a	2.89 ^b	0.92 ^a	1.22 ^a	0.07 ^a	0.08 ^b	4.34 ^a	2.98 ^a	0.05 ^a	0.05 ^a

9 \pm 0.04^a

Average per site El Foyel

5.5 \pm 0.45

110.09 \pm 38.46

25.13 \pm 7.9

7.51 \pm 1.23

0.46 \pm 0.08

7.02 \pm 3.55

0.31 \pm 0.05

¹ Data from two seasons: A: autumn and S: summer; EC: electrical conductivity; H: humidity; C: Carbon; N: Nitrogen; P: available Phosphorus; na: not analysed.

² Letters indicate differences between seasons using the gls model.

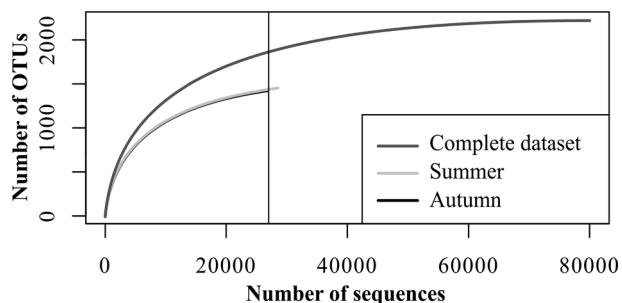


Fig. 1. Rarefaction curve for the complete OTU dataset (n = 16) and for each season (n = 8), summer and autumn. The rarefied OTU richness values were for the complete dataset = 1868, summer = 1445 and autumn = 1432.

Table 4
Average values for total and seasonal soil fungal data and the diversity index of El Foyel Patagonian woodland.

	Autumn + Summer	Autumn	Summer
Abundance ¹	3459 ± 361	3350 ± 453	3568 ± 219
Number of shared OTUs	1047 (56.75%)		
Number of non-shared OTUs		385 (20.8%)	416 (22.5%)
Expected richness ²	485 ± 43	475 ± 40	495 ± 47
Estimated richness ³	659 ± 59	661 ± 57	658 ± 67
Equitability Index	0.98 ± 0.006	0.98 ± 0.006	0.98 ± 0.007
Diversity Index	4.98 ± 0.2	4.95 ± 0.16	5.01 ± 0.24
Similarity Index		0.66	

¹ Number of sequences.

² Observed OTUs.

³ Estimated OTUs.

represented principally by the species *Ilyonectria rufa*, *Hygrocybe conica*, *Mortierella verticillata*, *Cryptococcus terreus*, *Lecythophora mutabilis*, *Mortierella* spp., *Trichocladium opacum*, and *Cryptococcus terricola*

(Supplementary Table 2). In summer the most numerous genera were *Hygrocybe* (1983), *Mortierella* (1237), *Cryptococcus* (830), *Cortinarius* (699), *Ilyonectria* (653), *Clitopilus* (638), *Lecythophora* (593), and *Geoglossum* (527), and the species were *Hygrocybe conica*, *Mortierella verticillata*, *Cortinarius* spp., *Clitopilus hobsonii*, *Ilyonectria rufa*, *Lecythophora mutabilis*, and *Cryptococcus terreus* (Supplementary Table 2).

Of the 207 genera, 170 were assigned to ecological guilds (with highly probable and probable confidence). The saprotroph ecological guild presented the highest sequence abundance (49 and 59% in autumn and summer respectively), followed by plant pathogens (22–12% in autumn and summer respectively), other symbionts (12–11% in autumn and summer respectively), and ectomycorrhizal fungi (10–13% in autumn and summer respectively; Fig. 5a). Since the primers used were not able to identify the community of Glomeromycetes well, and the assignment to AM fungi represented < 1% of the total phyla and of ecological guild assignment in autumn and summer respectively, they were not included in this analysis (see Materials and methods, taxonomic fungal classification).

At plot level, the NMDS study was performed between ecological guilds, forest management, season, and soil chemical characteristics. Correlations were found between seasons ($p = 0.016^*$) and soil chemical characteristics: humidity ($p = 0.002^{**}$), EC ($p = 0.002^{**}$), C ($p = 0.001^{***}$) and N ($p = 0.001^{***}$; Fig. 5 b). Autumn was related to increased values for plant pathogens and an increase in humidity, EC, C, and N, while summer was associated with saprotroph, other symbionts, and ectomycorrhizal fungi, and a decrease in soil characteristics (Fig. 5 b).

4. Discussion

The mixed woodland of the experimental program presented vegetation typical of this environment (as mentioned in the introduction) with low and young trees and high shrubs. Although each plot had certain particular characteristics with respect to the abundance of vegetation, in general the higher cover levels were determined by more or

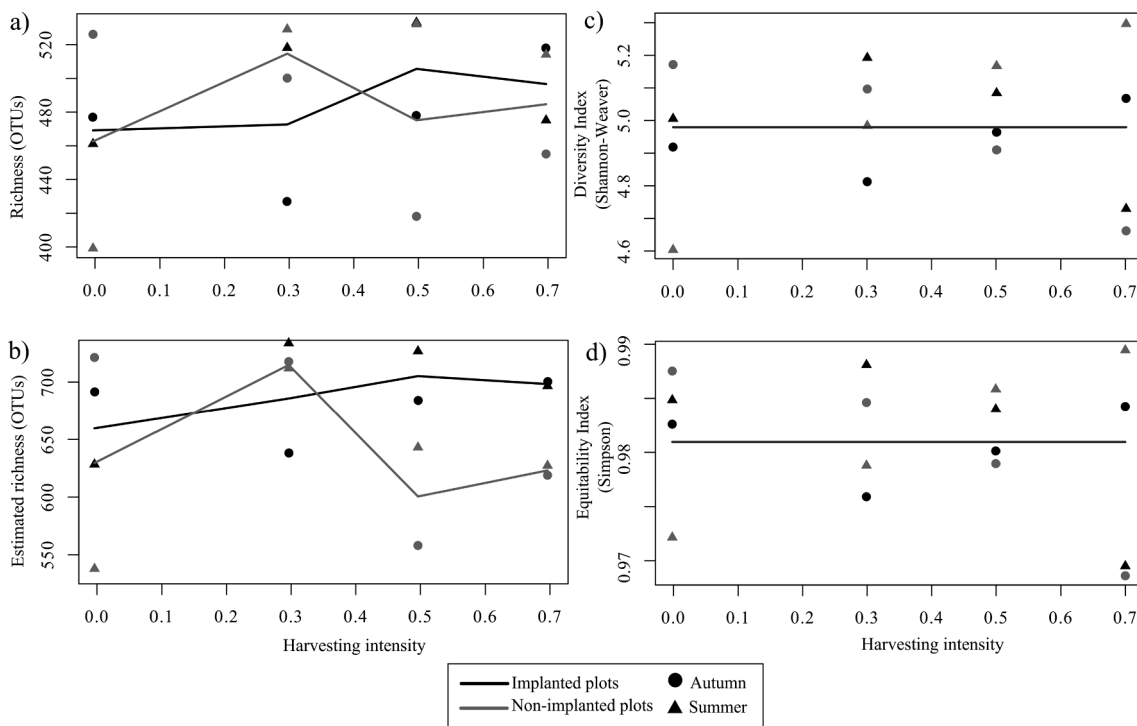


Fig. 2. Richness of OTUs (observed -a- and Chao1 expected -b-), Shannon-Weaver diversity index (c) and Simpson equitability index (d) in relation to harvesting. The prediction of the model with the best fit is shown for each comparison. The black plots and lines represent implanted plots and the gray non-implanted; circles represent autumn data and triangles represent summer.

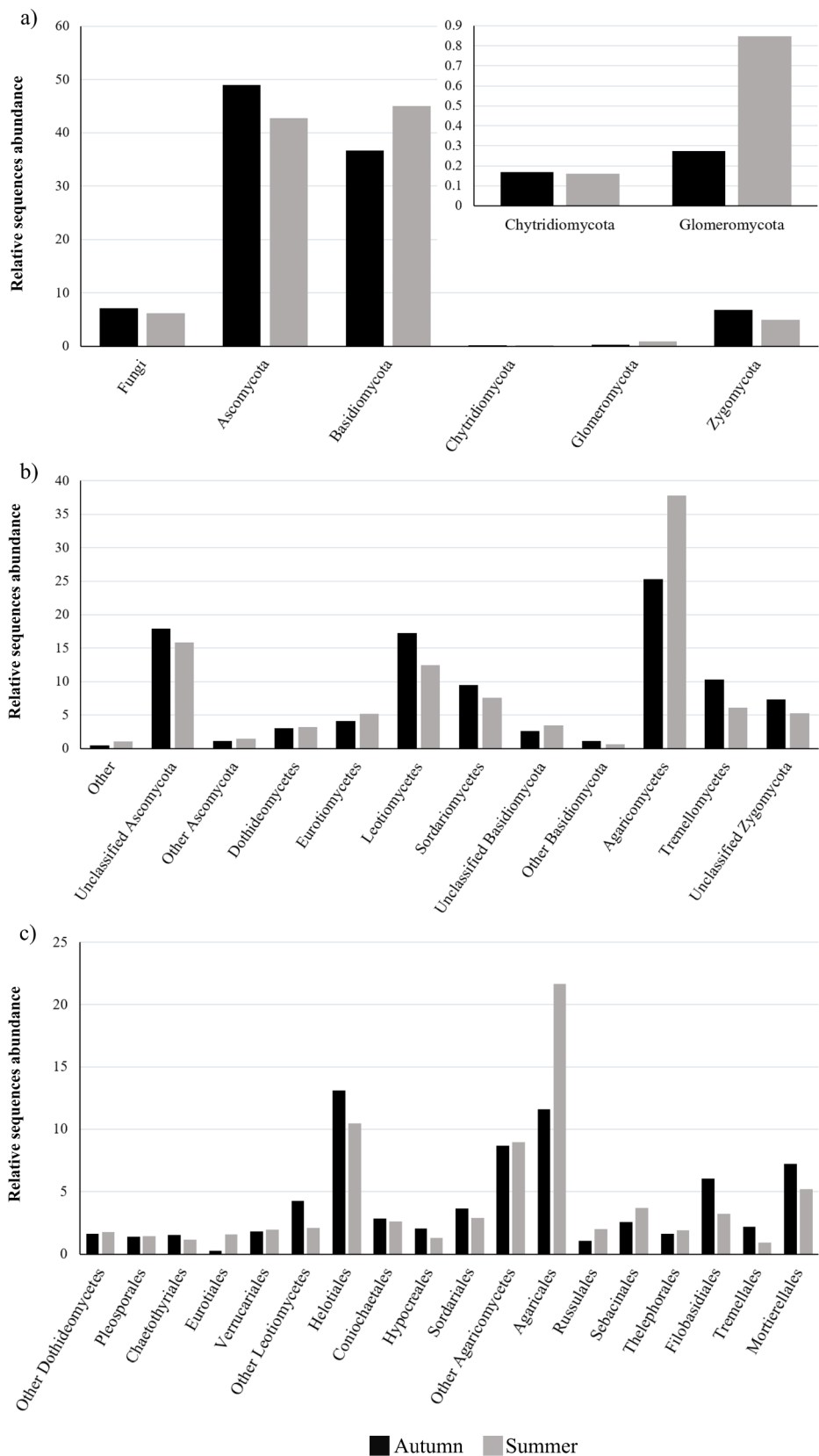


Fig. 3. Relative abundance of sequences assigned to phyla (a), classes (b), and orders (c), in both seasons. Unclassified classes included sequences grouped into their respective phyla, as they were not identified to class level. “Others” includes classes and orders with an abundance less than 1%. In (b) “Others” include: Chytridiomycetes, Monoblepharidomycetes, and Glomeromycetes; “Other Ascomycota” include: Archaeorhizomycetes, Lecanoromycetes, Orbiliomycetes, Pezizomycetes, and Saccharomycetes; “Other Basidiomycota” include: Agaricostilbomycetes, Dacrymycetes, Entorrhizomycetes, and Microbotryomycetes. In (c) “Other Dothideomycetes” include: Dothideales and Capnodiales; “Other Leotiomycetes” include: Erysiphales, Leotiales, and Thelebolales; “Other Agaricomycetes” include: Atheliales, Auriculariales, Boletales, Cantharellales, Corticiales, Geastrales, Gomphales, Hysterangiales, and Polyporales.

less the same species, with a predominance of *Maytenus chubutensis* and shrub species. It has previously been reported (Fernández et al., 2012; Fontenla et al., 1998, 2001; Velázquez et al., 2016; Godoy and Marín, 2019) that AM plants are the most abundant in the native forest of North Patagonia, not only in forest where the dominant tree species had

AM, such as those dominated by ECM native species, *Nothofagus spp.* In the mixed woodland analyzed here, the species with highest cover were associated with AM symbiosis. In another study, carried out in the same experimental management program between October 2014 and January 2015, it was found that the most abundant floral plant species

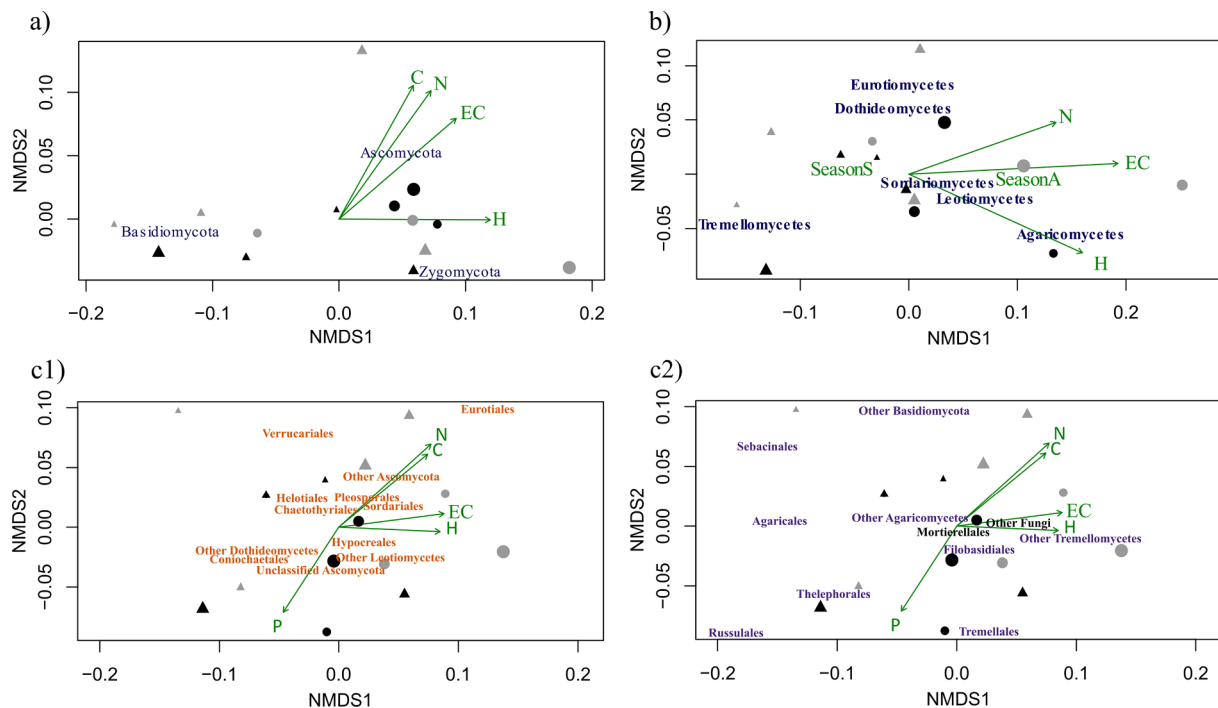


Fig. 4. Non-metric multidimensional scaling plot from phyla (a), classes (b), and orders (c1 and c2), using the Bray-Curtis differences as parameters. The order data were presented in two complementary graphs for visual clarity: Ascomycota orders (c1); Basidiomycota and Zygomycota orders (c2). The plots are represented by circles: autumn, triangles: summer, black: implanted plots, gray: non-implanted plots. Size represents harvesting intensity, an increase in size indicating an increase in harvesting level (smaller control plots). Environmental variables that were significant in the analysis are presented; SeasonA: autumn; SeasonS: summer; C: carbon; N: nitrogen; H: humidity; P: phosphorus; EC: electric conductivity.

were woody, including *D. chacaye*, *S. patagonicus*, and *Maytenus* sp., and that plant density decreased in the plots with increasing harvesting intensity, while plant richness increased with an increase in harvesting level (Coulin et al., 2019).

In general, the site had slightly acidic soil, with values of N and C consistent with those obtained in different native forests from similar regions in Northwest Patagonia (Diehl et al., 2003; Alauzis et al., 2004; Chaia et al., 2006; Satti et al., 2007). When the seasonal effect was analyzed, differences were revealed in some soil chemical characteristics: gravimetric humidity, mainly related to the increase in rainfall at autumn, and pH, EC, and N (Table 2). Ca and available P did not show statistically significant seasonal changes. Previous studies in forest soil of the region reported statistical differences in available P between seasons (Satti et al. 2007; Diehl et al., 2008), which may constitute another difference between this mixed woodland and forest dominated by other *Nothofagus* species.

Several studies have shown that soil chemical and physical characteristics are modified with changes in land use (McDowell and Stewart, 2006; Klein et al., 2008; Lauber et al., 2008; Dube et al., 2009; Redel et al., 2015). When analyzing the effect of forest management, available P was the only soil parameter that showed significant differences (Supplementary Fig. 1). This was in accordance with studies in *Nothofagus* forests in southern Chile, where a decrease in different phosphorus fractions was found, in particular available P, with the application of forest management (Redel et al., 2008) and other land-use changes (Redel et al., 2015).

Taxonomic classification of the community showed a high number of unidentified sequences (Buée et al., 2009; Truong et al., 2017), suggesting a considerable number of undescribed fungi for these environments, as previously mentioned by other authors in the region (de Garcia et al., 2012; Duo Saito et al., 2018). It is also important to consider that nowadays new NGS methods are used, which could produce novel or more detailed analyses than considered here using 454-pyrosequencing (Roche) platforms (Henrik Nilsson et al., 2011; Lindahl

et al., 2013; Oulas et al., 2015). The Shannon-Weaver diversity index presented values close to 4.5 in both seasons (Table 4). These values were lower than those found by Fernández et al. (2018), with a diversity value of 0.84 for the rhizosphere of total fungi in *N. pumilio* forests, and around 0.95 for the area affected by the tephra fall. The number of total fungal genomic studies in the Northwest Patagonia is small, with very few that address subject of forest management, but these suggest that mixed woodland could have an intermediate diversity value.

The community analysis (richness, Shannon-Weaver, and Simpson indexes) showed that these factors were similar between seasons. More than half of the OTUs (57%) were shared between the two seasons, and the Bray-Curtis similarity index was 0.66. These results are comparable to those cited by Purahong et al. (2015) in temperate *Fagus sylvatica* forests of the central region of Germany (studied over a complete year, in each season) where they found that approximately 44–55% of the fungal OTUs were shared between the different types of forest cutting.

At a fungal community level, neither the equity nor diversity indices showed a significant management effect. When considering richness, a significant effect was observed in the interaction between harvest intensity and implantation (Fig. 2). Our results partly contradict Goldmann et al. (2015) who studied different forest management strategies of *Fagus sylvatica*, *Picea abies*, and *Pinus sylvestris* in Germany, and found that in general the study site and the type of forest management had no effect on fungal diversity and richness.

In our work, when analyzing the taxa between seasons, a tendency of an inversion of dominance was observed: Ascomycota increase in autumn, and Basidiomycota in summer. This data partially overlaps with studies in cold regions in both hemispheres, in spring and summer, where it has been reported that Ascomycetes were the dominant phylum in soils (Goldmann et al., 2015; Duo Saito et al., 2018). It has been documented also that Basidiomycota, and to a lesser extent Ascomycota fungi, are predominant in forest soils in different regions of the world (Tedersoo et al., 2014; Voriskova et al., 2014) and in similar

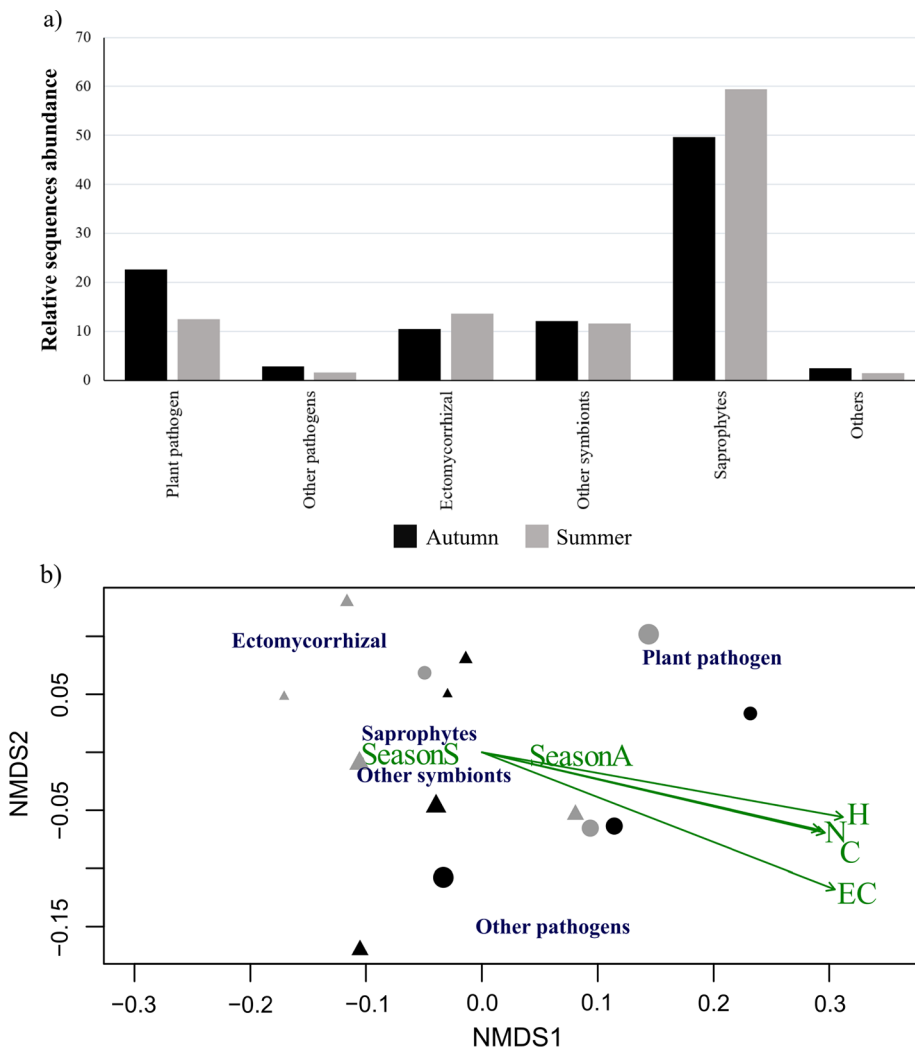


Fig. 5. Relative abundance of sequences (a) and non-metric multidimensional scaling (b) assigned to ecological guilds. In (a) “Others” includes: Animal endosymbiont-Undefined saprotroph, Endophyte-Wood saprotroph, Animal pathogen-Endophyte-Fungal parasite-Lichen parasite-Plant pathogen-Wood saprotroph, Fungal parasite, and Lichen. In (b) the plots are represented by circles: autumn, triangles: summer, black: implanted plots, gray: non-implanted plots. Size represents the harvesting intensity, an increase in size indicating an increase in harvesting level (smaller control plots). Environmental variables that were significant in the analysis are presented; SeasonA: autumn; SeasonS: summer; C: carbon; N: nitrogen; H: humidity; EC: electric conductivity.

regions to that studied in this work (Marín et al., 2017). In addition, yeasts from these groups have also been cited in soil (Mestre et al., 2014), in aquatic environments (Libkind, 2006), and in *N. nervosa* fruits (Fernández et al., 2012) in the region. The Glomeromycota showed very little representation of sequences and OTUs in this study and were not analyzed, since the primers used (ITS1F and ITS2) are not effective for amplification of this group of fungi (Stockinger et al., 2010; Schoch et al., 2012).

The most abundant classes in both seasons were the Agaricomycetes, followed by Leotiomycetes, Sordariomycetes, and Tremellomycetes. These results could partially overlap with the work of Marín et al. (2017) and Duo Saito et al. (2018). Marín et al. (2017) found that in general Agaricomycetes, Dothideomycetes, and Sordariomycetes were the most abundant soil fungus classes in *Nothofagus* forests of Chile. Furthermore, Duo Saito et al. (2018) found that in naked soil near glaciers the Leotiomycetes were the most common taxon, followed by Sordariomycetes, Dothideomycetes, and Eurotiomycetes. In their global study, Tedersoo et al. (2014) found that Agaricomycetes and Tremellomycetes presented peaks of richness at mid-latitudes, whereas Sordariomycetes presented a maximum peak in tropical ecosystems and Leotiomycetes did so towards the poles. Our results could partially overlap with this global behavior, considering the latitude and climatic conditions of the area. In our work, the mixed woodland in autumn presented an increase in the number of sequences of Leotiomycetes, Sordariomycetes, and Tremellomycetes, and these were correlated with an increase in humidity, conductivity, and pH (Fig. 4b). In the summer, Agaricomycetes, Dothideomycetes and

Eurotiomycetes showed an increase in number of sequences. These results are in agreement with the work done in *N. betuloides* forests in Chile (Marín et al., 2017).

The most abundant orders in both seasons were Agaricales (Agaricomycetes) and Helotiales (Leotiomycetes), followed by Mortierellales (Mortierellomycetes) and Filobasidiales (Tremellomycetes). Agaricales, Helotiales and Mortierellales presented high percentages of abundances in other works (Lim et al., 2010; Sterkenburg et al., 2015; Zhang et al., 2016; Truong et al., 2019), and Agaricales have high diversity in the Patagonian *Nothofagus* forests when compared with European *Fagus* forests (Marín et al., 2017; Godoy and Marín, 2019). Chemical properties of the soil, such as gravimetric humidity, EC, C, N, and available P, were modelers of the fungal community at different taxonomic levels (Fig. 4).

If we consider the genera and species assigned instead of the low representative values, the most numerous genera shared in both seasons were: *Hygrocybe*, *Mortierella*, *Cryptococcus*, *Ilyonectria*, and *Lecytophora*; in autumn the genus *Trichocladium* was also important, as were *Cortinarius* and *Clitopilus* in summer. The most numerous species in autumn were *Hygrocybe conica*, *Ilyonectria rufa*, *Mortierella verticillata*, and *Cryptococcus terreus*, and in summer *Hygrocybe conica*, *Mortierella verticillata*, *Cortinarius* spp., *Clitopilus hobsonii*, and *Ilyonectria rufa*. The genus *Hygrocybe* was described as a saprotroph-symbiotroph, and its carbon signature suggests plant biotrophy, including bryophytes (Seitzman et al., 2011; Halbwachs et al., 2013; Tello et al., 2013; Lodge et al., 2014). The genera *Clitopilus*, *Geoglossum*, *Mortierella*, and *Trichocladium* are classified as saprophytes (Tedersoo et al., 2014; Truong

et al., 2019). It has been found that the yeasts of the genus *Cryptococcus* were associated with soil nutrient cycles and with plants, acting as promoters of plant growth (Cloete et al., 2009; Mestre et al., 2016). The species of genus *Cortinarius* and *Lecytophora* are symbionts, the former being ectomycorrhizal fungi (Rinaldi et al., 2008) and the latter dark septate endophytes (Taylor et al., 2014). Finally, species of the genus *Ilyonectria* have been reported as pathogenic, causing the disease of root rot (Chaverri et al., 2011; Cabral et al., 2012) and have been found as an endophyte in asymptomatic plants (White et al., 1962). With the limitations of the low representative values of these two taxa, and until further identification is made or new identification methodologies are used, it seems that most of the abundant sequences were principally related to saprotrophs and symbiotrophs related to summer and lower soil values of C and N, maybe associated, and pathotrophs. Also, for definitive conclusions it would be necessary to consider the important AM fungi group, particularly because all the plots had higher soil cover associated AM plants.

In our work we found a correlation between soil characteristics and ecological guilds (Fig. 5 b), but not with management. The NMDS analysis revealed that the ecological guilds, in autumn there was an increase in the sequences pathogens (i.e. plant pathogens such as *Ilyonectria*) and other symbionts, related with high values of C and N. In summer there was an increase in the sequences of saprotrophs and ectomycorrhizal fungi, which could be related to the increase in sequences of *Cortinarius*, one of the most abundant genera in *Nothofagaceae* forest (Hewitt et al., 2018; Truong et al., 2019). Marín et al. (2017) saw an inverse relationship between pathotrophs and symbiotrophs, related to the use of land; in plots with intense use (=total removal of vegetation) pathogens were more abundant, and the pristine, managed (=partial removal of vegetation) plots had higher mycorrhizal fungal abundance. Tedersoo et al. (2014) recorded the effect of pH and the plant community on ectomycorrhizal fungi, and the effect of the distance from the equator and soil C/N ratio for pathogens, and suggested that the richness of fungi and functional groups is unrelated to plant diversity, with the exception of ectomycorrhizal fungi, since plant-soil feedbacks does not influence the diversity of soil fungi on a global scale. In these work we also could bear in mind that the FUNGuild platform depends, to a large extent, on precise taxonomic identification and many OTUs were placed in the unassigned group for the incomplete database (Nguyen et al., 2016).

The mixed woodlands of Andean-Patagonian forests constitute an important habitat characterized by representative plant species of this region and some of the Patagonian steppe, with a high level of biodiversity and ecosystem services (Larreta et al., 2017; Rusch et al., 2017). However, these, mixed woodlands are considered usable zones for current forest activities (Gowda et al., 2014; Grosfeld et al., 2019), and are underrepresented in terms of protection measures (for example, they are underrepresented in the National Parks system of Argentina). These attributes represent an opportunity for social and economic development of forestry activities in the region, but these activities must be regulated because of the high ecological value of this environment (Rusch et al., 2017; Grosfeld et al., 2019). For this reason, further research should be carried out to establish sustainable management plans that guarantee the best use and maintenance of these resources. These results suggest that diverse factors, such as those analyzed here, modify the fungal community structure at different taxonomic levels and ecological guild, but not the management at one year of done. Further research, with other sequencing technology and an expanded database of the ecological guilds, is required to clarify how these microbial groups are affected over time by management of this environment.

5. Conclusion

This study contributes to the knowledge of woodland fungal communities in the Northwest Patagonian region, and is one of the first basal studies to show the effect of forest management on the soil fungal

community in a mixed woodland. The work is novel due to its experimental approach in a native environment. At site level, the mixed woodlands appear to have soil chemical characteristics similar to other forest environments in the same region, but could have intermediate fungal diversity than forests, which could be attributed to the high plant diversity of these environments. This work revealed a high number of new or non-identified fungi, highlighting the fact that this environment has been little studied, and the importance of doing so.

When the seasonal effect was analyzed, no changes were observed in the diversity of the fungal communities (evaluated by richness and diversity index), whereas modifications were recorded in the taxonomy and ecological guilds of the community, and in certain soil parameters (gravimetric humidity, pH, EC, C, and N); the changes in the proportions of abundant taxa should be considered.

When considering forest management, in general the fungal community (diversity indexes, taxonomy, and ecological guilds) was not affected by this anthropic disturbance, with the exception of species richness. Available P was the only soil chemical characteristic that registered changes associated with forest management.

It should be highlighted that available P and species richness could be proposed as bioindicators. Future studies considering more results from this kind of native program and other aspects such as vegetation, use and system functions of the area, will allow us to assess whether some of these changes are early bioindicators of sustainable use and management.

Future studies with analysis over a longer period of time following management, and a greater number of experimental assays, could also complement the conclusions of this work. Questions remain as to how resilient soil fungi are in the face of disturbances such as forest management, whether they constitute a positive response strategy, and how the duration of the management period influences the system.

CRedit authorship contribution statement

Ayelen Inés Carron: Conceptualization, Methodology, Software, Formal analysis, Data curation, Investigation, Writing - original draft, Writing - review & editing, Visualization, Project administration. **Lucas Alejandro Garibaldi:** Conceptualization, Methodology, Formal analysis, Supervision, Funding acquisition. **Sebastian Marquez:** Methodology. **Sonia Fontenla:** Conceptualization, Methodology, Investigation, Resources, Writing - review & editing, Supervision, Project administration, Funding acquisition.

Declaration of Competing Interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Acknowledgements

We are grateful to Dr. M. Cecilia Mestre, Dr. N. Fernández, Lic. D. Moguilevsky, Lic. R. Duo Saito and Mr. J. Puga for their helpful collaboration, Agronomy engineer M. Goldemberg for unpublished data, and to Dr. Luis G. Wall and two anonymous reviewers for their revision and comments. We also thank Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) for the doctoral fellowship of Lic. A.I. Carron. Financial support for this work was provided by grants: PICT 2013-1079 (FONCYT Argentina), Universidad Nacional del Comahue 04/B-200 (Argentina).

Appendix A. Supplementary material

Supplementary data to this article can be found online at <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.117955>.

References

- Aguirre-Calderón, O.A., 2015. Manejo forestal en el siglo XXI. *Madera y bosques* 21, 17–28.
- Alauzi, M.V., Mazzarino, M.J., Raffaele, E., Roselli, L., 2004. Wildfires in NW Patagonia: long-term effects on a *Nothofagus* forest soil. *For. Ecol. Manage.* 192, 131–142. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2003.11.014>.
- Augé, R.M., 2001. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza* 11, 3–42.
- Barton, K., 2019. MuMIn: Multi-model inference. R package version 1.43.6 < <https://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/index.html> > .
- Baskaran, P., Hyvönen, R., Berglund, S.L., Clemmensen, K.E., Ågren, G.I., Lindahl, B.D., Manzoni, S., 2017. Modelling the influence of ectomycorrhizal decomposition on plant nutrition and soil carbon sequestration in boreal forest ecosystems. *New Phytol.* 213 (3), 1452–1465.
- Berg, M.P., Kniese, J.P., Verhoef, H.A., 1998. Dynamics and stratification of bacteria and fungi in the organic layers of a Scots pine forest soil. *Biol. Fertil. Soils* 26 (4), 313–322. <https://doi.org/10.1007/s003740050382>.
- Berrios, V., Casas, C., Mayoral, L., Alvarez Soria, H.L., Perren, G., Garibaldi, L.A., 2014. Árboles nativos con potencial productivo control el ambiente edáfico del matorral alto. XXIV Congreso Argentino de la Ciencia del Suelo y II Reunión Nacional “Materia Orgánica y Sustancias Húmicas”. Bahía Blanca, Argentina.
- Bonito, G., Reynolds, H., Robeson, M.S., et al., 2014. Plant host and soil origin influence fungal and bacterial assemblages in the roots of woody plants. *Mol. Ecol.* 23 (13), 3356–3370.
- Brundrett, M., 2004. Diversity and classification of mycorrhizal associations. *Biol. Rev.* 79 (3), 473–495.
- Brundrett, M.C., Tedersoo, L., 2018. Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. *New Phytol.* 220 (4), 1108–1115. <https://doi.org/10.1111/nph.14976>.
- Buée, M., Reich, M., Murat, C., Morin, E., Nilsson, R.H., Uroz, S., Martin, F., 2009. 454 Pyrosequencing analyses of forest soils reveal an unexpectedly high fungal diversity. *New Phytol.* 184 (2), 449–456. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03003.x>.
- Bueno, C.G., Marín, C., Silva-Flores, P., Aguilera, P., Godoy, R., 2017. Think globally, research locally: emerging opportunities for mycorrhizal research in South America: first international mycorrhizal meeting in South America, ‘Mycorrhizal symbiosis in the southern cone of South America’, Valdivia, Chile, 6–9 March 2017. *New Phytol.* 215 (4), 1306–1309.
- Cabral, A., Groenewald, J.Z., Rego, C., Oliveira, H., Crous, P.W., 2012. *Cylindrocarpon* root rot: multi-gene analysis reveals novel species within the *Ilyonectria radicola* species complex. *Mycol. Prog.* 11 (3), 655–688. <https://doi.org/10.1007/s11557-011-0777-7>.
- Cabrera, A.L. 1976. Regiones Fitogeográficas Argentinas. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería. Tomo II, Fascículo 1, 2ª Ed, Editorial ACME. pp. 85.
- Cabrera, A.L., 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 14, 1–42.
- Cameron, E.K., Martins, I.S., Lavelle, et al., 2018. Global gaps in soil biodiversity data. *Nat. Ecol. Evol.* 2 (7), 1042–1043.
- Caporaso, J.G., Kuczynski, J., Stombaugh, J., et al., 2010. QIIME allows analysis of high-throughput community sequencing data. *Nat. Methods* 7 (5), 335–336. <https://doi.org/10.1038/NMETH.F.303>.
- Caravaca, F., Barea, J.M., Figueroa, D., Roldán, A., 2002. Assessing the effectiveness of mycorrhizal inoculation and soil compost addition for reforestation with *Olea europaea* subsp. *silvestris* through changes in soil biological and physical parameters. *Appl. Soil Ecol.* 20, 107–118.
- Chaia, E.E., Fontenla, S.B., Vobis, G., Wall, L.G., 2006. Infectivity of soilborne Frankia and mycorrhizae in *Discaria trinervis* along a vegetation gradient in Patagonian soil. *J. Basic Microbiol.* 46 (4), 263–274. <https://doi.org/10.1002/jobm.200510095>.
- Chaverri, P., Salgado, C., Hirooka, Y., Rossman, A.Y., Samuels, G.J., 2011. Delimitation of *Neonectria* and *Cylindrocarpon* (Nectriaceae, Hypocreales, Ascomycota) and related genera with *Cylindrocarpon*-like anamorphs. *Stud. Mycol.* 68, 57–78. <https://doi.org/10.3114/sim.2011.68.03>.
- Cline, E.T., Ammirati, J.F., Edmonds, R.L., 2005. Does proximity to mature trees influence ectomycorrhizal fungus communities of Douglas-fir seedlings? *New Phytol.* 166 (3), 993–1009.
- Cloete, K.J., Valentine, A.J., Stander, M.A., Blomerus, L.M., Botha, A., 2009. Evidence of symbiosis between the soil yeast *Cryptococcus laurentii* and a Sclerophyllous Medicinal Shrub, *Agathosma betulina* (Berg.) Pillans. *Microb. Ecol.* 57, 624–632. <https://doi.org/10.1007/s00248-008-9457-9>.
- Corrales, A., Turner, B.L., Tedersoo, L., Anslan, S., Dalling, J.W., 2017. Nitrogen addition alters ectomycorrhizal fungal communities and soil enzyme activities in a tropical montane forest. *Fung. Ecol.* 27, 14–23.
- Coulin, C., Aizen, M.A., Garibaldi, L.A., 2019. Contrasting responses of plants and pollinators to woodland disturbance. *Austral Ecology* 1040–1051.
- Davey, M.L., 2012. Seasonal trends in the biomass and structure of bryophyte-associated fungal communities explored by 454 pyrosequencing. *New Phytol.* 195, 844–856. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04215.x>.
- De García, V., Brizzio, S., van Broock, M.R., 2012. Yeasts from glacial ice of Patagonian Andes, Argentina. *FEMS Microbiol. Ecol.* 82 (2), 540–550. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2012.01470.x>.
- Diehl, P., Mazzarino, M.J., Funes, F., Fontenla, S., Gobbi, M., Ferrari, J., 2003. Nutrient conservation strategies in native Andean-Patagonian forests. *J. Veg. Sci.* 14 (1), 63–70.
- Diehl, P., Mazzarino, M.J., Fontenla, S., 2008. Plant limiting nutrients in Andean-Patagonian woody species: effects of interannual rainfall variation, soil fertility and mycorrhizal infection. *For. Ecol. Manage.* 255 (7), 2973–2980. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.02.003>.
- Donoso, C., Lara, A., 1995. Utilización de los bosques nativos en Chile: pasado, presente y futuro. In: Armesto, J.J., Villagrán, C., Arroyo, M.K. (Eds.) *Ecología de los bosques nativos*. Editorial Universitaria, Santiago de Chile. pp. 363–388.
- Dube, F., Zagal, E., Stolpe, N., Espinosa, M., 2009. The influence of land-use change on the organic carbon distribution and microbial respiration in a volcanic soil of the Chilean Patagonia. *For. Ecol. Manage.* 257 (8), 1695–1704. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.01.044>.
- Dumbrell, A.J., Ashton, P.D., Aziz, N., Feng, G., Nelson, M., Dytham, C., Fitter, A.H., Helgason, T., 2011. Distinct seasonal assemblages of arbuscular mycorrhizal fungi revealed by massively parallel pyrosequencing. *New Phytol.* 190 (3), 794–804. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03636.x>.
- Duo Saito, R.A., Connell, L., Rodríguez, R., Redman, R., Libkind, D., de Garcia, V., 2018. Metabarcoding analysis of the fungal biodiversity associated with Castaño Overa Glacier – Mount Tronador, Patagonia, Argentina. *Fung. Ecol.* 36, 8–16. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2018.07.006>.
- Edgar, R.C., 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucl. Acids Res.* 32 (5), 1792–1797. <https://doi.org/10.1093/nar/gkh340>.
- Erlanson, S.R., Savage, J.A., Cavender-Bares, J.M., Peay, K.G., 2016. Soil moisture and chemistry influence diversity of ectomycorrhizal fungal communities associating with willow along an hydrologic gradient. *FEMS Microbiol. Ecol.* 92 (1), fiv148.
- Fernández, N., Messuti, M.I., Fontenla, S., 2012. Co-occurrence of arbuscular mycorrhizas and dark septate endophytes in terrestrial ferns from a rainforest in Patagonia, Argentina. *Journal of Basic Microbiology* 52: 1-11. IF: 1.266.ISI: 2011: 90/114 (Microbiology). Online ISSN: 1521-4028.
- Fernández, N.V., Fontenla, S.B., Moguilevsky, D., Meie, S., Rilling, J., Cornejo, P., 2018. *Nothofagus pumilio* forest affected by recent tephra deposition in northern Patagonia. II- Shifts in diversity and structure of rhizosphere fungal communities. *J. Soil Sci. Plant Nutr.* 18 (2), 499–511.
- Fernández, N.V., Mestre, M.C., Marchelli, P., Fontenla, S.B., 2012b. Yeast and yeast-like fungi associated with dry indehiscent fruits of *Nothofagus nervosa* in Patagonia, Argentina. *FEMS Microbiol. Ecol.* 80 (1), 179–192. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2011.01287.x>.
- Fontenla, S., Godoy, R., Rosso, P., Havrylenko, M., 1998. Root associations in *Austrocedrus* forests and seasonal dynamics of arbuscular mycorrhizas. *Mycorrhiza* 8 (1), 29–33.
- Fontenla, S., Puntieri, J., Ocampo, J.A., 2001. Mycorrhizal associations in the Patagonia steppe, Argentina. *Plant Soil* 233 (13–29), 2001.
- Gardes, M., Bruns, T.D., 1996. Community structure of ectomycorrhizal fungi in a *Pinus muricata* forest: above-and below-ground views. *Can. J. Bot.* 74, 1572–1583.
- Godoy, R., Marín, C., 2019. Chapter 16: Mycorrhizal Studies in Temperate Rainforests of Southern Chile. In: Pagano, M.C., Lugo, M.A. (Eds.) *Mycorrhizal Fungi in South America*. Springer Editorial, New York, pp. 315–341.
- Goldmann, K., Schöning, I., Buscot, F., Wubet, T., 2015. Forest management type influences diversity and community composition of soil fungi across temperate forest ecosystems. *Front. Microbiol.* 6, 1–11. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.01300>.
- Gowda, J.H., Kitzberger, T., Suárez, L., 2014. Comunidades vegetales y ecosistemas terrestres. Informe final. Parque nacional Nahuel Huapi, Bariloche, Río Negro, Argentina.
- Grosfeld, J., Chauchard, L., Gowda, J.H., 2019. Debates: ¿Podemos manejar sustentablemente el bosque nativo de Patagonia Norte? *Ecol. Austral.* 29, 156–163.
- Grossart, H.P., Wurzbacher, C., James, T.Y., Kagami, M., 2016. Discovery of dark matter fungi in aquatic ecosystems demands a reappraisal of the phylogeny and ecology of zoospore fungi. *Fung. Ecol.* 19, 28–38. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2015.06.004>.
- Grossberg, S.P., 2009. *Forest Management*. Nova Science Publishers, Inc., Nueva York, pp. 329.
- Halbwachs, H., Karasch, P., Gw, G., 2013. The diverse habitats of *Hygrocybe* – peeking into an enigmatic lifestyle. *Mycosphere* 4 (4), 773–792. <https://doi.org/10.5943/mycosphere/4/4/14>.
- Hawksworth, D.L., Lücking, R., 2017. Fungal Diversity Revisited: 2.2 to 3.8 Million Species. *Microbiol. Spectrum* 5 (4), 1–17. <https://doi.org/10.1128/microbiolspec.FUNK-0052-2016>.
- Henrik Nilsson, R., Tedersoo, L., Lindahl, B.D., et al., 2011. Towards standardization of the description and publication of next-generation sequencing datasets of fungal communities. *New Phytol.* 191 (2), 314–318. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03755.x>.
- Hewitt, R.E., Taylor, D.L., Hollingsworth, T.N., Anderson, C.B., Pastur, G.M., 2018. Variable retention harvesting influences belowground plant-fungal interactions of *Nothofagus pumilio* seedlings in forests of southern Patagonia. *PeerJ* 2018 (7), 1–25. <https://doi.org/10.7717/peerj.5008>.
- Higman, S., Bass, S., Judd, N., Mayers, J., Nussbaum, R., 2000. *The sustainable forestry handbook. A practical guide for tropical forest managers on implementing new standards*. Earthscan Pub. Londres. 289 p.
- Jones, M.D., Durall, D.M., Cairney, J.W., 2003. Ectomycorrhizal fungal communities in young forest stands regenerating after clearcut logging. *New Phytol.* 157 (3), 399–422.
- Jones, M.D., Hagerman, S.M., Gillespie, M., 2002. Ectomycorrhizal colonization and richness of previously colonized, containerized *Picea engelmannii* does not vary across clearcuts when planted in mechanically site-prepared mounds. *Can. J. For. Res.* 32 (8), 1425–1433.
- Kauserud, H., Heegaard, E., Halvorsen, R., Boddy, L., Høiland, K., Stenseth, N.C., 2011. Mushroom's spore size and time of fruiting are strongly related: is moisture important? *Biol. Lett.* 7 (2), 273–276. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2010.0820>.

- Kitzberger, T., Veblen, T.T., 1999. Fire-induced changes in northern Patagonian landscapes. *Landscape Ecol.* 14 (1), 1–15.
- Klein, D., Fuentes, J.P., Schmidt, A., Schmidt, H., Schulte, A., 2008. Soil organic C as affected by silvicultural and exploitative interventions in *Nothofagus pumilio* forests of the Chilean Patagonia. *For. Ecol. Manage.* 255 (10), 3549–3555. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.03.002>.
- Kuoss, S., 1996. Chapter 32: Phosphorus. In: *Methods of Soil Analysis. Part 3. Chemical Methods*. In: Bigham, J.M., Bartels, J.M. (Eds.). Soil Science Society of America, Inc.: Madison, WI, pp. 869–919.
- La Manna, L., Barroetaña, C., 2011. Propiedades químicas del suelo en bosques de *Nothofagus antarctica* y *Austrocedrus chilensis* afectados por fuego. *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias* 43 (1), 41–55.
- Laclau, P., 1997. Los ecosistemas forestales y el hombre en el sur de Chile y Argentina. *Fundación Vida Silvestre Argentina. Boletín Técnico* 8, 34.
- Larreta, P., Martín-López, B., Mastrangelo, M., Garibaldi, L., 2017. Servicios Ecosistémicos en Latinoamérica. De la investigación a la acción. *Ecol. Austral.*, 27, 094–098. <https://doi.org/10.25260/EA.17.27.1.1.611>.
- Lauber, C.L., Strickland, M.S., Bradford, M.A., Fierer, N., 2008. The influence of soil properties on the structure of bacterial and fungal communities across land-use types. *Soil Biol. Biochem.* 40 (9), 2407–2415. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.05.021>.
- Libkind Frati, D., 2006. Levaduras carotenogénicas de ambientes acuáticos de la Patagonia noroccidental argentina. Aplicaciones biotecnológicas. PhD thesis. Universidad Nacional de Tucumán, Argentina.
- Lim, Y.W., Kim, B.K., Kim, C., Jung, H.S., Kim, B.S., Lee, J.H., Chun, J., 2010. Assessment of soil fungal communities using pyrosequencing. *J. Microbiol.* 48 (3), 284–289. <https://doi.org/10.1007/s12275-010-9369-5>.
- Lindahl, B.D., Nilsson, R.H., Tedersoo, L., et al., 2013. Fungal community analysis by high-throughput sequencing of amplified markers—a user’s guide. *New Phytol.* 199 (1), 288–299. <https://doi.org/10.1111/nph.12243>.
- Lodge, D.J., Padamsee, M., Matheny, P.B., et al., 2014. Molecular phylogeny, morphology, pigment chemistry and ecology in Hygrophoraceae (Agaricales). *Fungal Divers.* 64, 1–99. <https://doi.org/10.1007/s13225-013-0259-0>.
- Malmshiemer, R.W., Heffernan, P., Brink, S., et al., 2008. Forest management solutions for mitigating climate change in the United States. *J. Forest.* 106 (3), 115–173.
- Mandyam, K., Jumpponen, A., 2005. Seeking the elusive function of the root-colonising dark septate endophytic fungi. *Stud. Mycol.* 53 (1), 173–189. <https://doi.org/10.3114/sim.53.1.173>.
- Marín, C., Godoy, R., Valenzuela, E., Schloter, M., Wubet, T., Boy, J., Gschwendtner, S., 2017. Functional land-use change effects on soil fungal communities in Chilean temperate rainforests. *J. Soil Sci. Plant Nutr.* 17 (4), 985–1002. <https://doi.org/10.4067/S0718-95162017000400011>.
- McDowell, R.W., Stewart, I., 2006. The phosphorus composition of contrasting soils in pastoral, native and forest management in Otago, New Zealand: Sequential extraction and ³¹P NMR. *Geoderma* 130, 176–189. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2005.01.020>.
- Mestre, M.C., Fontenla, S., Bruzzone, M.C., Fernández, N.V., Dames, J., 2016. Detection of plant growth enhancing features in psychrotolerant yeasts from Patagonia (Argentina). *J. Basic Microbiol.* 56 (10), 1098–1106. <https://doi.org/10.1002/jobm.201500728>.
- Mestre, M.C., Fontenla, S., Rosa, C.A., 2014. Ecology of cultivable yeasts in pristine forests in northern Patagonia (Argentina) influenced by different environmental factors. *Can. J. Microbiol.* 60 (6), 371–382. <https://doi.org/10.1139/cjm-2013-0897>.
- Miyamoto, Y., Sakai, A., Hattori, M., Nara, K., 2015. Strong effect of climate on ectomycorrhizal fungal composition: evidence from range overlap between two mountains. *ISME J.* 9 (8), 1870–1879.
- Nelson, D.W., Sommers, L.E., 1996. Chapter 34: Total carbon, organic carbon and organic matter. In: Bigham, J.M., Bartels, J.M. (Eds.) *Methods of Soil Analysis. Part 3. Chemical Methods*. Soil Science Society of America, Inc.: Madison, WI, pp. 961–1010.
- Nguyen, N.H., Song, Z., Bates, S.T., Branco, S., Tedersoo, L., Menke, J., Schilling, J.S., Kennedy, P.G., 2016. FUNGuild: An open annotation tool for parsing fungal community datasets by ecological guild. *Fungal Ecol.* 20, 241–248. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2015.06.006>.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGinn, D., Minchin, P. R., O’Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E., Wagner, H., 2019. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-6. < <https://CRAN.R-project.org/package=vegan> > .
- Oulas, A., Pavloudi, C., Polymenakou, P., Pavlopoulos, G.A., Papanikolaou, N., Kotoulas, G., Arvanitidis, C., Iliopoulos, I., 2015. Metagenomics: Tools and insights for analyzing next-generation sequencing data derived from biodiversity studies. *Bioinform. Biol. Insights* 9, 75–88. <https://doi.org/10.4137/BBI.S12462>.
- Pagano, M.C., Lugo, M.A. (Eds.), 2019. *Mycorrhizal Fungi in South America*. Springer International Publishing.
- Peay, K.G., Russo, S.E., McGuire, K.L., Lim, Z., Chan, J.P., Tan, S., Davies, S.J., 2015. Lack of host specificity leads to independent assortment of dipterocarps and ectomycorrhizal fungi across a soil fertility gradient. *Ecol. Lett.* 18 (8), 807–816.
- Peri, P.L., Hansen, N., Rusch, V., Tejera, L., Monelos, L., Fertig, M., Bahamonde, H.y., Sarasola, M., 2005. Pautas de manejo de sistemas silvopastoriles en bosques nativos de *Nothofagus antarctica* (ñire) en Patagonia. In: *Actas del Primer Congreso Nacional de Sistemas Silvopastoriles*, Misiones, Argentina, pp. 151–155.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., R Core Team, 2019. *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. R package version 3.1-140, < <https://CRAN.R-project.org/package=nlme> > .
- Purahong, W., Kapturska, D., Pecyna, M.J., Jariyavidyanont, K., Kaunzner, J., Juncheed, K., Uengwetwanit, T., Rudloff, R., Schulz, E., Hofrichter, M., Schloter, M., Krüger, D., Buscot, F., 2015. Effects of Forest Management Practices in Temperate Beech Forests on bacterial and fungal communities involved in leaf litter degradation. *Microb. Ecol.* 69 (4), 905–913. <https://doi.org/10.1007/s00248-015-0585-8>.
- R Core Team, 2019. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: < <https://www.R-project.org/> > .
- Raaijmakers, J.M., Paulitz, T.C., Steinberg, C., Alabouvette, C., Moëgne-Loccoz, Y., 2009. The rhizosphere: a playground and battlefield for soilborne pathogens and beneficial microorganisms. *Plant Soil* 321 (1–2), 341–361.
- Read, D.J., Perez-Moreno, J., 2003. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems - a journey towards relevance? *New Phytol.* 157 (1), 475–492. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00704.x>.
- Redel, Y., Rubio, R., Godoy, R., Borie, F., 2008. Phosphorus fractions and phosphatase activity in an Andisol under different forest ecosystems. *Geoderma* 145, 216–221. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2008.03.007>.
- Redel, Y.D., Escudey, M., Alvear, M., Conrad, J., Borie, F., 2015. Effects of land use change on p bioavailability determined by chemical fractionation and ³¹P-NMR spectroscopy in a nothofagus forest and adjacent grassland. *J. Soil Sci. Plant Nutr.* 15 (4), 1061–1070. <https://doi.org/10.4067/S0718-95162015005000074>.
- Reque, J.A., Sarasola, M., Gyenge, J., Fernández, M.E., 2007. Caracterización silvícola de ñirantales del norte de la Patagonia para la gestión forestal sostenible. *Bosque* 28 (1), 33–45. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002007000100006>.
- Rinaldi, A.C., Comandini, O., Kuyper, T.W., 2008. Ectomycorrhizal fungal diversity: separating the wheat from the chaff. *Fungal Divers.* 33, 1–45.
- Rusch, V.E., Rusch, G.M., Gojman, A.P., Varela, S., Claps, L., 2017. Ecosystem services to support environmental and socially sustainable decision-making. *Ecol. Austral.* 27, 162–176.
- Satti, P., Mazzarino, M.J., Roselli, L., Crego, P., 2007. Factors affecting soil P dynamics in temperate volcanic soils of southern Argentina. *Geoderma* 139 (1–2), 229–240. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2007.02.005>.
- SAyDS, 2007. *Primer Inventario Nacional de Bosques Nativos. Informe regional Bosques Andino Patagónicos*. Buenos Aires, pp. 1–104.
- Schoch, C.L., Seifert, K.A., Huhndorf, S., et al., 2012. Nuclear ribosomal internal transcribed spacer (ITS) region as a universal DNA barcode marker for Fungi. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 109 (16), 6241–6246. <https://doi.org/10.1073/pnas.1117018109>.
- Seitzman, B.H., Ouimette, A., Mixon, R.L., Hobbie, E.A., Hibbett, D.S., 2011. Conservation of biotrophy in Hygrophoraceae inferred from combined stable isotope and phylogenetic analyses. *Mycologia* 103 (2), 280–290. <https://doi.org/10.3852/10-195>.
- Sterkenburg, E., Bahr, A., Durling, M.B., Clemmensen, K.E., Lindahl, B.D., 2015. Changes in fungal communities along a boreal forest soil fertility gradient. *New Phytol.* 207, 1145–1158. <https://doi.org/10.1111/nph.13426>.
- Stockinger, H., Krüger, M., Schüßler, A., 2010. DNA barcoding of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol.* 187, 461–474. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03262.x>.
- Suarez, D.L., 1996. Chapter 20: Beryllium, Magnesium, Calcium, Strontium, and Barium. In: *Methods of Soil Analysis. Part 3. Chemical Methods*. In: Bigham, J.M., Bartels, J.M. (Eds.). Soil Science Society of America, Inc.: Madison, WI, pp. 575–601.
- Tacón Clavaín, A., 2004. *Manual de productos forestales no madereros. Programa de fomento para la conservación de tierras privadas de la Décima Región. Valdivia, Chile*. CIPMA, 22.
- Talbot, J.M., Bruns, T.D., Smith, D.P., et al., 2013. Independent roles of ectomycorrhizal and saprotrophic communities in soil organic matter decomposition. *Soil Biol. Biochem.* 57, 282–291.
- Taylor, A.F.S., Martin, F., Read, D.J., 2000. Fungal diversity in ectomycorrhizal communities of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] and beech [*Fagus sylvatica* L.] along north-south transects in Europe. In *Carbon and nitrogen cycling in European forest ecosystems*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 343–365.
- Taylor, D.L., Hollingsworth, T.N., McFarland, J.W., Lennon, N.J., Nusbaum, C., Ruess, R.W., 2014. A first comprehensive census of fungi in soil reveals both hyperdiversity and fine-scale niche partitioning. *Ecol. Monogr.* 84 (1), 3–20. <https://doi.org/10.1890/12-1693.1>.
- Taylor, D.L., Sinsabaugh, R.L., 2015. Chapter 5: The Soil Fungi: Occurrence, Phylogeny, and Ecology. In: *Soil microbiology, ecology and biochemistry*. Paul, E.A. (Eds.). Fourth edition. Elsevier Inc. pp. 77–109.
- Tedersoo, L., Bahram, M., Polme, S., et al., 2014. Global diversity and geography of soil fungi. *Science* 346 (6213), 1256688. <https://doi.org/10.1126/science.1256688>.
- Tedersoo, L., Metz, M., Ishida, T.A., Bahram, M., 2013. Phylogenetic relationships among host plants explain differences in fungal species richness and community composition in ectomycorrhizal symbiosis. *New Phytol.* 199 (3), 822–831.
- Tedersoo, L., Nilsson, R.H., Abarenkov, K., et al., 2010. 454 Pyrosequencing and Sanger sequencing of tropical mycorrhizal fungi provide similar results but reveal substantial methodological biases. *New Phytol.* 188 (1), 291–301. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03373.x>.
- Tello, S.A., Silva-flores, P., Agerer, R., Halbwachs, H., Beck, A., Persoh, D., 2013. *Hygrocybe virginea* is a systemic endophyte of *Plantago lanceolata*. *Mycol. Prog.* 13 (3), 471–475. <https://doi.org/10.1007/s11557-013-0928-0>.
- Truong, C., Gabbriani, L.A., Corrales, A., Mujic, A.B., Escobar, J.M., Moretto, A., Smith, M.E., 2019. Ectomycorrhizal fungi and soil enzymes exhibit contrasting patterns along elevation gradients in southern Patagonia. *New Phytol.* 222 (4), 1936–1950. <https://doi.org/10.1111/nph.15714>.
- Truong, C., Mujic, A.B., Healy, R., et al., 2017. How to know the fungi: combining field inventories and DNA-barcoding to document fungal diversity. *New Phytol.* 214 (3), 913–919. <https://doi.org/10.1111/nph.14509>.
- Van Der Heijden, M.G.A., Bardgett, R.D., Van Straalen, N.M., 2008. The unseen majority: Soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecol. Lett.* 11 (3), 296–310. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01139.x>.
- Van Der Heijden, M.G.A., Klironomos, J.N., Ursic, M., et al., 1998. Mycorrhizal fungal

- diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 396 (6706), 69–72. <https://doi.org/10.1038/23932>.
- Van Der Heijden, M.G.A., Martin, F.M., Selosse, M.A., Sanders, I.R., 2015. Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. *New Phytol.* 205 (4), 1406–1423.
- Vavrek, M.J., 2011. Fossil: palaeoecological and palaeogeographical analysis tools. *Palaeontol. Electronica* 14, 1T. http://palaeo-electronica.org/2011_1/238/index.html.
- Veblen, T.T., Mermoz, M., Martin, C., Kitzberger, T., 1992. Ecological impacts of introduced animals in Nahuel Huapi National Park, Argentina. *Conserv. Biol.* 6, 71–83. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1992.610071.x>.
- Velázquez, M.S., Stürmer, S.L., Bruzone, C., Fontenla, S., Barrera, M., Cabello, M., 2016. Occurrence of arbuscular mycorrhizal fungi in high altitude sites of the Patagonian Altoandina region in Nahuel Huapi National Park (Argentina). *Acta Botan. Brasil.* 30 (4), 521–531.
- Voriskova, J., Brabcová, V., Cajthaml, T., Baldrian, P., 2014. Seasonal dynamics of fungal communities in a temperate oak forest soil. *New Phytol.* 201 (1), 269–278. <https://doi.org/10.1111/nph.12481>.
- Wang, Q., Garrity, G.M., Tiedje, J.M., Cole, J.R., 2007. Naive Bayesian Classifier for Rapid Assignment of rRNA sequences into the new bacterial taxonomy. *Appl. Environ. Microbiol.* 73 (16), 5261–5267. <https://doi.org/10.1128/AEM.00062-07>.
- White, N., Chilvers, G., Evans, G., 1962. Antifungal activity of *Cylindrocarpon radiclecola* Wr. *Nature* 195, 406–407.
- White, T.J., Bruns, T., Lee, S.J.W.T., Taylor, J.L., 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: Innis, M.A. (Ed.), *PCR Protocols: A Guide to Methods and Applications*. Academic Press, San Diego, CA, pp. 315–322.
- Zhang, T., Wang, N.F., Liu, H.Y., Zhang, Y.Q., Yu, L.Y., 2016. Soil pH is a Key Determinant of Soil Fungal Community Composition in the Ny-Ålesund Region, Svalbard (High Arctic). *Front. Microbiol.* 7, 227. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.00227>.
- Zinger, L., Coissac, E., Choler, P., Geremia, R.A., 2009. Assessment of microbial communities by graph partitioning in a study of soil fungi in two alpine meadows. *Appl. Environ. Microbiol.* 75 (18), 5863–5870. <https://doi.org/10.1128/AEM.00748-09>.
- Zuur, A., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A., Smith, G.M., 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer Science & Business Media.