



Fundación  
Miguel Lillo  
Tucumán  
Argentina

doi

# Competencia entre *Nothofagus obliqua* y *Pinus ponderosa*: efectos sobre su crecimiento y comunidades ectomicorrícicas asociadas

Competition between *Nothofagus obliqua* and *Pinus ponderosa*: effects on their growth and associated ectomycorrhizal communities

Fioroni, Facundo<sup>1,2\*</sup> ; Ayelén I. Carrón<sup>3</sup> ; Franco Caldironi<sup>4</sup> ; Natalia V. Fernández<sup>5,6</sup> 

<sup>1</sup> Universidad Nacional de Río Negro. Instituto de Investigaciones en Recursos Naturales, Agroecología y Desarrollo Rural. Río Negro, Argentina.

<sup>2</sup> Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). IRNAD. Río Negro, Argentina.

<sup>3</sup> Universidad Nacional de Río Negro.

<sup>4</sup> Universidad Nacional del Comahue.

<sup>5</sup> Grupo de Microbiología Aplicada y Biotecnología Vegetal y del Suelo. Instituto Andino Patagónico de Tecnologías Biológicas y Geoambientales (IPATEC), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas - Universidad Nacional del Comahue (CONICET-UNComahue).

<sup>6</sup> Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).

\* Autor correspondiente: <ffioroni@unrn.edu.ar>

## Resumen

La competencia entre especies vegetales puede influir significativamente en el crecimiento y las asociaciones simbióticas de las plantas, lo cual es particularmente importante tanto en procesos de restauración ecológica como de invasión. En este estudio se evaluó el efecto de la competencia entre *Nothofagus obliqua* y *Pinus ponderosa* sobre el crecimiento de las plantas, su colonización por hongos ectomicorrícicos y la diversidad taxonómica y funcional de estos simbiotes, creciendo tanto en suelo de bosque nativo como en suelo de plantación de pino. Los resultados

► Ref. bibliográfica: Fioroni, F.; Carrón, A. I.; Caldironi, F.; Fernández, N. V. 2025. Competencia entre *Nothofagus obliqua* y *Pinus ponderosa*: efectos sobre su crecimiento y comunidades ectomicorrícicas asociadas. *Lilloa* 62 – Suplemento N° 2: "Interacciones biológicas en un mundo cambiante": 21-44. doi: <https://doi.org/10.30550/j.lil/2093>

► Recibido: 13 de diciembre 2024 – Aceptado: 12 de febrero 2025 – Publicado: 27 de junio 2025.

► URL de la revista: <http://lilloa.lillo.org.ar>

► Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons Atribución – No Comercial – Sin Obra Derivada 4.0 Internacional.



mostraron que el crecimiento de ambas especies fue mayor en suelos de bosque nativo, probablemente debido a su mayor contenido nutricional. Sin embargo, contrariamente a lo esperado, los efectos de la competencia fueron nulos o incluso positivos, especialmente para *N. obliqua*. Estos hallazgos sugieren una coexistencia facilitada por diferencias en las estrategias de uso de recursos. En cuanto a las micorrizas, cada especie presentó mayores niveles de colonización en suelos previamente dominados por su misma especie. A pesar de esto, ambos suelos mostraron una composición taxonómica y funcional distintiva, destacando una mayor diversidad en general en suelos de plantación. Sin embargo, los hongos con alto contenido de melanina, cruciales para enfrentar estrés hídrico, estuvieron ausentes en este suelo. Nuestros resultados resaltan el potencial invasor de *P. ponderosa* y el potencial de *N. obliqua* para restaurar ambientes convertidos en plantaciones de pino. Además, estos resultados destacan la importancia de considerar las comunidades de hongos simbióticos en estos esfuerzos, y que la introducción de inóculos micorrícicos podría ser clave para maximizar el éxito de las restauraciones en suelos degradados.

**Palabras clave:** Competencia; diversidad; invasiones; micorrizas; restauración.

## Abstract

Plant competition can significantly influence plant growth and their symbiotic associations, which is particularly important in both ecological restoration and invasion processes. This study evaluated the effect of competition between *Nothofagus obliqua* and *Pinus ponderosa* on plant growth, colonization by ectomycorrhizal fungi, and the taxonomic and functional diversity of these symbionts growing in soils of native forest and pine plantation. The results showed that the growth of both species was greater in native forest soils, likely due to their higher nutrient content. However, contrary to expectations, the effect of competition was neutral or even positive, particularly for *N. obliqua*. These findings suggest a coexistence facilitated by differences in resource use strategies. Regarding mycorrhizas, each species exhibited higher colonization levels in soils previously dominated by its own species. Despite this, both soils showed distinctive taxonomic and functional compositions, with plantation soils exhibiting overall higher diversity. However, melanized fungi, crucial for coping with water stress, were absent in this soil. Our results highlight the invasive potential of *P. ponderosa* and the suitability of *N. obliqua* for restoring environments converted into pine plantations. Furthermore, these findings emphasize the importance of considering symbiotic fungal communities in such efforts, suggesting that mycorrhizal inoculum could be key to maximizing restoration success in degraded soils.

**Keywords:** Competition; diversity; invasion; mycorrhizas; restoration.

## INTRODUCCIÓN

El establecimiento y éxito de una planta en un nuevo entorno depende en gran medida de su capacidad para competir eficazmente con especies propias del nuevo entorno y de encontrar simbioses con los cuales asociarse (Orrock *et al.*, 2008; Menzel *et al.*, 2017; Gioria *et al.*, 2018; Koziol *et al.*, 2018). La competencia entre diferentes especies, especialmente a través de sus raíces, ha demostrado ser un fuerte determinante del crecimiento de las plantas, siendo que una determinada especie es capaz de reducir el crecimiento de plantas vecinas (Kiær *et al.*, 2013; Ni *et al.*, 2018). Esto es particularmente importante en escenarios de restauración ecológica o durante procesos de invasiones biológicas, situaciones que presentan desafíos similares a pesar del gran contraste entre ambas. En el caso de la restauración, estas situaciones de competencia interespecífica pueden observarse al reintroducir especies nativas en ambientes degradados, ya sea por disturbios naturales como los incendios (Martin, 2017; Souza-Alonso *et al.*, 2022) o por acción directa de las actividades antrópicas, como las extensas plantaciones de pino establecidas en Patagonia (Zamorano-Elgueta *et al.*, 2015; Martínez-Ramos *et al.*, 2016; Pauchard *et al.*, 2016). En este último caso, las plantas nativas generalmente deben competir con plantas exóticas previamente establecidas o germinadas a partir del banco de semillas (Jonášová *et al.*, 2006). Además, se verían forzadas a adaptarse a ambientes que, al haber sido dominados por especies foráneas, suelen presentar severas alteraciones en las comunidades de organismos simbióticos necesarios para su supervivencia y desarrollo (Gazol *et al.*, 2016; Suz *et al.*, 2017; Sapsford *et al.*, 2022). De manera similar, en escenarios de invasión la especie exótica necesita superar numerosas barreras al introducirse en un nuevo sitio, entre ellas la competencia con las especies vegetales nativas (Theoharides y Duker, 2007; Iannone *et al.*, 2016) y el establecimiento de relaciones simbióticas con microorganismos benéficos en un suelo cuyas comunidades se encuentran modeladas por las especies autóctonas (Dickie *et al.*, 2010; Jo *et al.*, 2018).

El rol de las interacciones mutualistas, como aquellas establecidas con hongos micorrícicos, es clave en la dinámica de establecimiento de la gran mayoría de las especies vegetales. Estos hongos forman una relación simbiótica con las raíces (u otro órgano en contacto con el sustrato) de las plantas, en la cual la planta le brinda fotosintatos al hongo y éste le aporta beneficios críticos como una mayor capacidad de absorción de nutrientes, protección contra patógenos y resistencia a factores de estrés abiótico y biótico (Smith y Read, 2008; Dickie *et al.*, 2010). Las ectomicorrizas (EcM), son un tipo particular de estas asociaciones y se encuentran principalmente asociadas a especies arbóreas, incluidas aquellas de las familias Nothofagaceae y Pinaceae (Tedersoo *et al.*, 2014; Fernández *et al.*, 2015; Barroetaveña *et al.*, 2019). Las EcM se caracterizan por modificar la morfología radical, formando en los ápices radicales una estructura conocida como ectomorfofito,

que consiste en una red compacta de hifas que recubre los ápices (manto) y otra que se desarrolla dentro de la raíz (red de Hartig). Además, desde el manto se extienden en el suelo circundante hifas de diferente longitud y complejidad que constituyen el denominado micelio extrarradical. Éste actúa como una extensión del sistema radical de la planta, permitiéndole explorar el suelo en busca de recursos, algo especialmente valioso en entornos con limitaciones nutricionales o en los que las plantas enfrentan fuerte competencia (Agerer, 1987; Smith y Read, 2008).

En las EcM, la asociación específica entre determinados hongos y especies vegetales da lugar a diferentes morfologías de ectomorfotipos, los cuales representan diferentes tipos exploratorios. Estos últimos reflejan distintas estrategias para captar nutrientes del suelo, y se clasifican según la presencia y tipo de micelio extraradical en: 1) tipo exploratorio de “contacto”, que se caracteriza por carecer o presentar muy escasas hifas emanantes cortas y compactas que exploran el suelo inmediato a las raíces; 2) de “corta distancia”, que desarrollan hifas abundantes y de mayor longitud para explorar un volumen mayor de suelo; y 3) de “mediana” y “larga distancia” que presentan cordones de hifas (rizomorfos) de gran longitud (superior a 40 cm), permitiendo un mucho mayor rango de exploración y maximizando la absorción de nutrientes en suelos pobres (Agerer, 2001; Smith y Read, 2008; Janowski y Leski, 2023; Izumi, 2024). Otra característica morfológica que tiene implicancia funcional es el contenido de melanina de los hongos simbioses. Las melaninas son pigmentos poliméricos de color marrón oscuro que desempeñan funciones diversas en distintos grupos de organismos. En los hongos, la melanina se acumula típicamente en la pared celular y cumple funciones tales como protección a la radiación y al daño mecánico, tolerancia a agentes químicos, propiedades antioxidantes, y protección contra la desecación, entre otras. La melanina es una molécula compleja y costosa en términos energéticos, pero puede conferir ventajas tanto al hongo como a la planta hospedadora bajo condiciones adversas (Fernandez y Koide, 2013; Netherway y Bahram, 2024; Pellitier *et al.*, 2024). Por lo tanto, conocer la diversidad morfológica y funcional de los hongos EcM es clave para entender cómo se optimiza la adquisición de recursos y se incrementa la resistencia de las plantas a distintos factores de estrés en contextos de restauración e invasión, donde diferentes hongos pueden brindar distintos beneficios a la planta hospedadora.

Este estudio tuvo como objetivo evaluar cómo la competencia entre una especie forestal nativa (*Nothofagus obliqua*) y otra exótica (*Pinus ponderosa*) afecta el crecimiento y las comunidades micorrícicas (abundancia, diversidad taxonómica y funcional) durante las etapas iniciales de su desarrollo. Además, se estudió cómo varían estas dinámicas según las plantas se desarrollen en suelos de ecosistemas dominados por vegetación nativa (suelo de bosque de *Nothofagus*) y por especies exóticas (suelo de plantación de *Pinus*). Hipotetizamos que (1) la coexistencia de ambas especies tiene un efecto negativo sobre el crecimiento de las plantas debido a la competencia

entre ellas, y (2) *N. obliqua* y *P. ponderosa* presentan mayor colonización por EcM y mayor diversidad taxonómica y funcional de hongos EcM al desarrollarse en suelos provenientes de sus propios ecosistemas dado que contienen inóculo específico adaptado a las condiciones en las que se desarrollan.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Especies de estudio

Para llevar a cabo este trabajo se seleccionaron dos especies arbóreas, una nativa (*N. obliqua*, Nothofagaceae) y otra exótica (*P. ponderosa*, Pinaceae). *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Orest. (roble pellín) es una especie caducifolia nativa de la zona cordillerana de Neuquén y Río Negro. En Argentina, esta especie puede formar rodales puros (~13250 ha) o mixtos (~161000 ha) (Donoso Zegers, 2006; Azpilicueta *et al.*, 2010; Sabatier *et al.*, 2011).

Por otro lado, *P. ponderosa* (Douglas ex Lawson et. C Lawson) (pino ponderosa) es una especie nativa de Norteamérica que se ha aclimatado perfectamente a la zona cordillerana de Neuquén, Río Negro y Chubut. Actualmente, en la región andino-patagónica existen ~109000 ha ocupadas por plantaciones forestales, de las cuales el 96 % corresponde a especies de pino, principalmente de *P. ponderosa* (81% del total; Galarco y Ramilo, 2020).

### Ensayo a vivero

Se llevó a cabo un ensayo en el vivero forestal del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Estación Experimental Agropecuaria Bariloche (INTA EEA Bariloche). El ensayo se basó en el cultivo de las especies forestales seleccionadas en macetas de 3 L. Para analizar el efecto de la interacción entre ambas especies sobre el desarrollo de las plantas y sus comunidades micorrícicas se cultivaron dos plántulas por maceta conteniendo diferentes tipos de suelo. Por lo tanto, los dos factores de estudio fueron: Factor 1 = “Competencia interespecífica” con dos niveles (Sin -es decir que las dos plantas en la maceta correspondían a la misma especie-: *N. obliqua* + *N. obliqua* y *P. ponderosa* + *P. ponderosa* / Con: *N. obliqua* + *P. ponderosa*); y Factor 2 = “Tipo de suelo” también con dos niveles (bosque nativo de *Nothofagus* / plantación comercial de *P. ponderosa*). Se realizó un diseño completamente aleatorizado combinando los niveles de todos los factores (4 tratamientos, 20 macetas por tratamiento, 80 macetas en total y 160 plantas).

Para el cultivo de ambas especies se germinaron semillas otorgadas por el INTA EEA Bariloche. Luego de que las plantas desarrollaron el primer par de hojas verdadero se trasplantaron a las macetas según los tratamientos indicados anteriormente. Los suelos se colectaron el día previo al trasplante en dos sitios. Uno de ellos corresponde a la Región de Yuco (40° 9' 11" S,

**Tabla 1.** Resultados de los análisis químicos de los suelos provenientes del bosque nativo (Yuco) y de la plantación de *Pinus ponderosa* (Meliquina). P<sub>E</sub> = Fósforo extraíble, N<sub>T</sub> = Nitrógeno total, C<sub>T</sub> = Carbono total.

**Table 1.** Results of the chemical analyses of soils from the native forest (Yuco) and the *Pinus ponderosa* plantation (Meliquina). P<sub>E</sub> = Extractable phosphorus, N<sub>T</sub> = Total nitrogen, C<sub>T</sub> = Total carbon.

Suelo	P <sub>E</sub> (ug/g)	N <sub>T</sub> (%)	C <sub>T</sub> (%)	Conductividad	pH
Bosque	22,3	0,5	7,2	147,8	6,1
Plantación	4,7	0,1	1,9	48,2	5,7

71° 30' 39" O, 841 m snm), comprendida dentro de la cuenca del Lago Lácar del Parque Nacional Lanín. Este sitio se encuentra dentro del área natural de distribución de *N. obliqua*, y se caracteriza por un bosque mixto de *N. obliqua*, *N. alpina* y *N. dombeyi*. El otro sitio se ubica en la Estancia Santa Lucía (40° 23' 18" S, 71° 15' 43" O, 982 m snm), y corresponde a una plantación comercial de *P. ponderosa* en las cercanías de Meliquina. Este sitio se encuentra aproximadamente a 30 km del primero. Luego de caracterizarse los suelos de cada sitio, se observó que el suelo del bosque nativo presentó mayor contenido de carbono total, nitrógeno total, y fósforo extraíble en comparación con el suelo de plantación (Tabla 1). Además, el suelo de bosque mostró valores más altos de conductividad y pH en relación con el suelo de plantación (Tabla 1).

### Variables evaluadas

Una vez finalizado el primer período de crecimiento activo de las plantas (cinco meses desde el establecimiento del ensayo) se seleccionaron al azar diez de las veinte macetas por tratamiento. En el caso de los tratamientos sin competencia (*N. obliqua* + *N. obliqua* y *P. ponderosa* + *P. ponderosa*) se seleccionó una planta al azar para realizar los análisis, mientras que los tratamientos con competencia (*N. obliqua* + *P. ponderosa*) se analizaron ambas plantas. De cada ejemplar se registró la longitud del tallo (relacionado con su capacidad fotosintética y ventaja competitiva) y el diámetro del cuello (excelente predictor de crecimiento y sobrevivencia) (Haase, 2008). Se calculó también la relación longitud del tallo / diámetro del cuello, también considerada un indicador de la capacidad de supervivencia de la plántula (Haase, 2008).

En las mismas diez plantas se cuantificó el porcentaje de colonización de EcM siguiendo el método de conteo de puntas colonizadas descrito por Grand y Harvey (1982). Utilizando microscopio estereoscópico y óptico se observaron las características morfológicas propias de esta simbiosis (tamaño, forma, color y ramificación; disposición de hifas del manto; presencia y tipo de micelio extrarradical; Agerer, 1987), y en base a ellas se construyeron grupos de similitud morfológica (ectomorfortipos). Con el fin de analizar la abundancia relativa de cada ectomorfortipo, se cuantificó

en cada individuo el número de ápices radicales correspondientes a cada uno de éstos, se dividió esta cantidad por el total de ápices colonizados y se expresó este valor en porcentaje.

Para determinar cómo lo ocurrido durante el primer período de crecimiento (Tiempo 1 = T1) impactaba el desarrollo de las plantas al corto plazo, se realizó una evaluación no destructiva de las mismas luego de dos ciclos de crecimiento adicionales (Tiempo 2 = T2). Así, se repitieron las medidas morfológicas detalladas (longitud del tallo, diámetro del cuello y relación longitud del tallo / diámetro del cuello) en todos los ejemplares que no fueron utilizados en la primera etapa y que al momento de esta evaluación tenían 28 meses de edad.

### Diversidad de hongos ectomicorrícicos

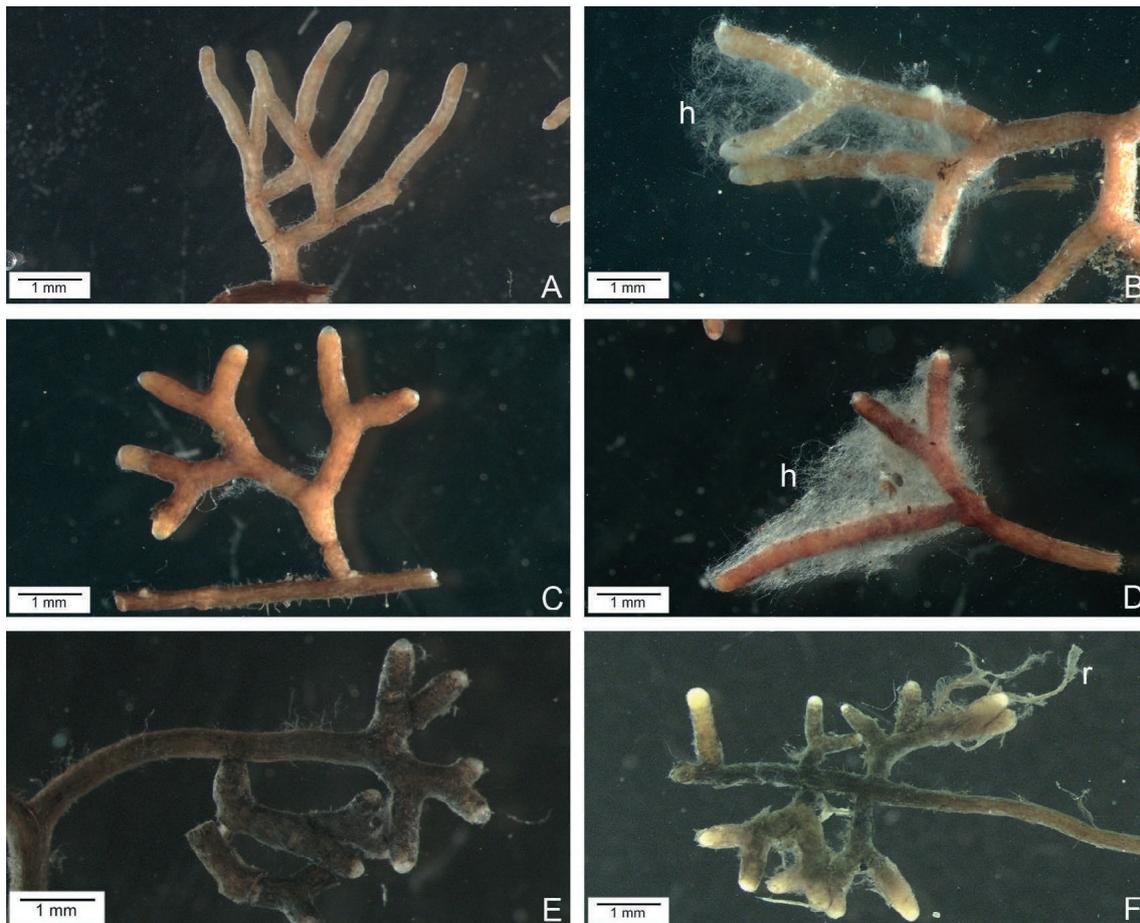
En este trabajo se analizó tanto la diversidad taxonómica como funcional de los hongos EcM. Para conocer su identidad taxonómica, los mismos fueron amplificados utilizando el kit Phire Plant Direct PCR (Thermo Fisher Scientific, Alemania), de acuerdo al protocolo descrito por el fabricante. El mismo se basa en la realización de PCRs anidadas (Fernández *et al.*, 2015). Para la primera PCR se utilizaron los *primers* universales NS11 (5'-GATTGAATGGCTTAGTGAGG-3') y NLB4 (5'-GGATTCTCACCTCTATGAC-3') (Martin y Rygiewicz, 2005) y una pequeña fracción del ectomorfofoto ( $\sim 1 \text{ mm}^2$ ) como fuente de ADN. Esta reacción de PCR fue realizada en 20  $\mu\text{L}$  según el siguiente protocolo: 7,6  $\mu\text{L}$  de agua mili-Q, 10  $\mu\text{L}$  de 2X buffer de reacción, 1  $\mu\text{L}$  de cada primer (5 mM) y 0,4  $\mu\text{L}$  de la polimerasa Phire Hot Start II DNA (Phire Plant Direct PCR Kit, Thermo Fisher Scientific, Alemania). Las condiciones de ciclado fueron: un ciclo de desnaturalización de 98 °C por 5 min, 30 ciclos de 5 s a 98 °C, 5 s a 54 °C y 20 s a 72 °C, y una extensión final de 1 min a 72 °C. Para la segunda PCR los *primers* utilizados fueron específicos para hongos: ITS1F (5'-CTTGGTCATTTAGAGGAACTAA-3') e ITS4 (5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3') (Martin & Rygiewicz, 2005). Esta segunda reacción fue realizada en 20  $\mu\text{L}$  según el siguiente protocolo: 6,6  $\mu\text{L}$  de agua mili-Q, 10  $\mu\text{L}$  de 2X buffer de reacción, 1  $\mu\text{L}$  de cada primer (5 mM), 0,4  $\mu\text{L}$  de la polimerasa Phire Hot Start II DNA, y 1  $\mu\text{L}$  de ADN (proveniente del producto de la primera PCR diluido a 2/100, 5/100 o 10/100 dependiendo del ectomorfofoto). Las condiciones de PCR en este caso fueron: un ciclo de desnaturalización de 98 °C por 5 min, 28 ciclos de 5 s a 98 °C, 5 s a 52 °C y 20 s a 72 °C, y una extensión final de 1 min a 72 °C. Aquellos productos de PCR que presentaron una única banda fueron enviados a secuenciar a la empresa MACROGEN (Seúl, Corea). Las secuencias obtenidas (PQ002578-PQ002599) se compararon con la base de datos pública GenBank de NCBI, utilizando el algoritmo de BLASTn para identificar el taxón a la que correspondía cada una.

Para asignar los diferentes hongos EcM a grupos funcionales se analizaron dos principales características: tipo exploratorio y contenido de melanina (Agerer, 2001; Fernandez y Koide, 2013; López-García *et al.*, 2018; Floriani *et al.*, 2024). Los tipos exploratorios se clasificaron en ‘contacto’ (EC, ectomorfortipos lisos prácticamente sin hifas emanantes), de ‘corta distancia’ (ECD, con hifas emanantes) y de ‘media/larga distancia’ (EMLD, con presencia de rizomorfos). El contenido de melanina se determinó por métodos visuales según el color de los ectomorfortipos y según tres categorías: ‘melanina baja’ (MB, morfotipos más claros que la raíz -blancos, ambar, beige-), ‘melanina intermedia’ (MI, morfotipos de un color similar a la raíz -marrón claros, canela-) y ‘melanina alta’ (MA, morfotipos más oscuros que la raíz -marrón oscuros, negros-). En la Fig. 1 se muestran representantes de los grupos funcionales encontrados en este trabajo.

Para evaluar la diversidad tanto taxonómica como funcional de los hongos EcM en plántulas de *N. obliqua* y *P. ponderosa* se emplearon los números de Hill (Hill, 1973). Estos números ofrecen una perspectiva integral al ponderar la abundancia de especies o grupos funcionales de diferentes maneras:  $q_0$  representa la riqueza de especies o grupos funcionales sin ponderación por abundancia;  $q_1$  pondera de manera exponencial las especies de acuerdo con su abundancia (equivalente al índice de diversidad de Shannon); y  $q_2$  da mayor peso a las especies más abundantes (similar índice de diversidad de Simpson).

### Análisis estadísticos

Para evaluar el efecto de la competencia y el tipo del suelo sobre el crecimiento y micorrización de las plantas se construyeron modelos lineales para la mayor parte de las variables consideradas. Se utilizaron modelos lineales generalizados (GLM) para la relación longitud del tallo / diámetro del cuello de roble para el Tiempo 1, al igual que para el  $q_2$  de la diversidad funcional de hongos EcM para ambas especies vegetales; y modelos mixtos lineales generalizados (GLMM) para la colonización EcM. En los modelos se incluyeron la competencia, el tipo de suelo y su interacción como variables explicativas. Para evaluar colonización por EcM se utilizó la función *cbind* (de la siguiente manera: *cbind*(número de puntas colonizadas, número total de puntas - número de puntas colonizadas), para asegurar que el modelo representara adecuadamente la naturaleza de los datos. Además, para esta variable se consideró el ID de la planta como efecto aleatorio en la colonización ectomicorrícica para tener en cuenta que las puntas contadas dentro de la misma planta no son independientes entre sí, como lo son con respecto a los de otra planta. Todos los GLM se ajustaron utilizando una distribución Gamma, y una distribución Binomial para los GLMM. Realizamos comparaciones por pares post hoc de Tukey. Todos los análisis estadísticos se realizaron en el software R versión 4.2.2



**Fig. 1.** Grupos funcionales de los ectomorfotipos encontrados en las raíces de *Nothofagus obliqua* y *Pinus ponderosa*. A y B presentan bajo contenido de melanina, C y D un contenido intermedio, y E y F un contenido alto. Por otro lado, A, C y D tienen un tipo exploratorio de contacto, B y D de corta distancia, y F de media/larga distancia. Las hifas emanantes se encuentran indicadas con "h" y los rizomorfos con "r".

**Fig. 1.** Functional groups of the ectomorphotypes found in *Nothofagus obliqua* and *Pinus ponderosa* plants. A and B have low melanin content, C and D intermediate content, and E and F a high content. Additionally, A, C, and D correspond to the contact exploration type, B and D to the short-distance type, and F to the medium/long-distance type. Em-anating hyphae are indicated with "h" and rhizomorphs with "r."

(R Core Team, 2022). Utilizamos el paquete *lme4* versión 1.1-31 (Bates *et al.*, 2015) para estimar los parámetros del modelo, el paquete *DHARMA* versión 0.4.6 (Hartig, 2020) para verificar los supuestos de los modelos, el paquete *emmeans* versión 1.8.4-1 para las comparaciones post hoc (Lenth *et al.*, 2018), y los paquetes *vegan* y *hillR* para calcular los números de Hill (Li, 2018; Oksanen *et al.*, 2024).

## RESULTADOS

### Crecimiento de las plantas

Luego de la primera temporada de crecimiento (T1), el desarrollo de las plántulas de *N. obliqua*, representado por la longitud del tallo y el diámetro del cuello, solo se vio afectado por el tipo de suelo, creciendo más en el suelo de bosque, mientras que no hubo efecto de la competencia (Tabla 2, Fig. 2A, 2B). En la tercera temporada de crecimiento se mantuvo el efecto del tipo de suelo, pero también se halló efecto de la competencia. El crecimiento de las plantas de *N. obliqua* fue generalmente superior al crecer conjuntamente con *P. ponderosa*, aunque la diferencia fue significativa sólo para aquellas plantas creciendo en suelo de bosque (Tabla 2, Fig. 2A, 2B). Finalmente, en términos de la relación longitud del tallo / diámetro del cuello de *N. obliqua*, luego de la primera temporada solo se observó efecto del tipo de suelo, siendo los valores mayores en suelo de bosque en comparación con el de plantación. En la tercera temporada se encontró una interacción entre los dos factores de estudio y la diferencia en los valores de la relación no fue tan marcada siendo, de hecho, mayores en las plantas cultivadas en suelo de plantación sin competencia. En suelo de plantación, se observó además que las plantas de *N. obliqua* cultivadas junto a *P. ponderosa* tuvieron una relación longitud del tallo / diámetro del cuello significativamente menor que aquellas cultivadas a la par de otra planta de su misma especie (Tabla 2, Fig. 2C).

En el caso de las plantas de *P. ponderosa*, tanto para la primera como para la tercera temporada se encontró que la longitud del tallo y el diámetro del cuello dependieron mayormente del suelo en el que fueron cultivadas, creciendo más en el de bosque nativo con respecto al de la plantación (Tabla 2, Fig. 2D, 2E). En general, en esta especie no se notó un efecto significativo de la competencia sobre el crecimiento vegetal (Tabla 2, Fig. 2D, 2E), salvo en el diámetro del cuello de las plantas de la primera temporada de crecimiento cultivadas en suelo de bosque, cuyo diámetro fue mayor al cultivarse a la par de una planta de *N. obliqua* en comparación con aquellas acompañadas por una planta de su misma especie. Con respecto a la relación entre la longitud del tallo y el diámetro del cuello, no se observaron en general diferencias significativas, a excepción de las plántulas de *P. ponderosa* del primer período de crecimiento cultivadas en suelo de bosque nativo y en competencia con *N. obliqua*, cuyos valores de la relación longitud de tallo / Diámetro de cuello fueron los más bajos registrados (Tabla 2, Fig. 2F).

### Asociación entre las plantas y los hongos micorrícicos

Los porcentajes de colonización por EcM de ambas especies dependieron mayormente del suelo en el que fueron cultivadas, siendo mayores en suelo

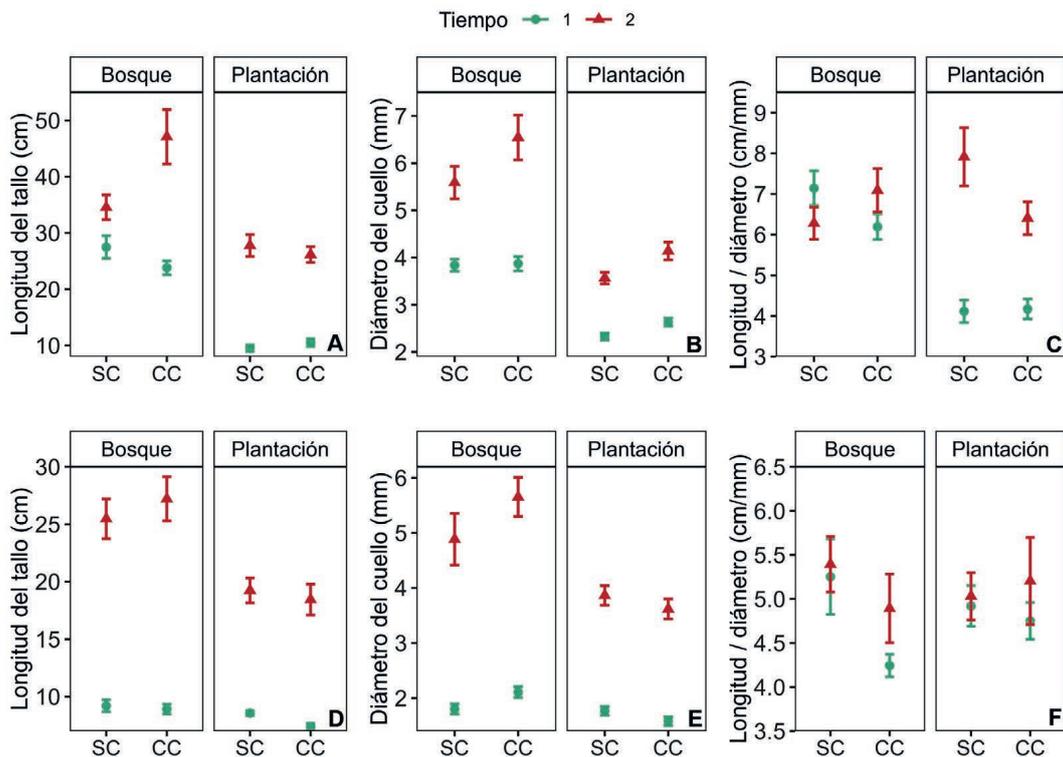
**Tabla 2.** Análisis de varianza para evaluar el efecto del suelo (bosque nativo o plantación) y competencia (con o sin) para variables morfológicas de plantas jóvenes de *Nothofagus obliqua* y *Pinus ponderosa* para el primer (T1) y tercer (T2) período de crecimiento, al igual que el porcentaje de ectomicorrización y números de Hill como medidas de diversidad taxonómica y funcional de las ectomicorrizas encontradas. Los valores indican el estadístico F (a excepción de Longitud/Diámetro de *N. obliqua* en T1, ectomicorrización, y q2 funcional, donde el estadístico es X2). Aquellos valores destacados en negrita corresponden a efectos significativos. Los asteriscos indican el p-valor de la siguiente forma: '\*\*\*\*' = <0,001; '\*\*\*' = <0,01; '\*\*' = <0,05, '\*' = <0,1.

**Table 2.** Analysis of variance to evaluate the effect of soil type (native forest or plantation) and competition (with or without) on morphological variables in young plants of *Nothofagus obliqua* and *Pinus ponderosa* during the first (T1) and third (T2) growth periods, as well as on the percentage of ectomycorrhization and Hill numbers as measures of taxonomic and functional ectomycorrhizal diversity. Values indicate the F statistic (except for Length/Diameter of *N. obliqua* in T1, ectomycorrhization, and functional q2, where the statistic is X2). Values in bold indicate significant effects. Asterisks represent the p-value as follows: '\*\*\*\*' = <0,001; '\*\*\*' = <0,01; '\*\*' = <0,05, '\*' = <0,1.

Variable	Suelo	Cultivo	Suelo x Cultivo
<b><i>Nothofagus obliqua</i></b>			
Diámetro cuello (T1)	<b>77,62****</b>	0,07	0
Diámetro cuello (T2)	<b>51,88****</b>	<b>6,08*</b>	0,38
Longitud tallo (T1)	<b>152,03****</b>	1,09	3,39°
Longitud tallo (T2)	<b>24,25****</b>	3,42°	<b>6,17*</b>
Longitud / Diámetro (T1)	<b>26,12****</b>	0,08	2,38
Longitud / Diámetro (T2)	1,83	1,32	<b>12,37*</b>
Ectomicorrización	<b>17,89****</b>	1,12	0
q0 (Taxonómico)	<b>22,07****</b>	0,04	0,04
q1 (Taxonómico)	<b>8,98**</b>	1,57	1,72
q2 (Taxonómico)	<b>6,69*</b>	0,48	0,39
q0 (Funcional)	<b>7,22*</b>	0,51	0,06
q1 (Funcional)	1,01	2,24	0,72
q2 (Funcional)	0,41	2,36	0,28
<b><i>Pinus ponderosa</i></b>			
Diámetro cuello (T1)	<b>9,94**</b>	0,43	<b>7,74**</b>
Diámetro cuello (T2)	<b>23,06****</b>	0,71	2,51
Longitud tallo (T1)	<b>7,95**</b>	3,53°	1,32
Longitud tallo (T2)	<b>22,31****</b>	0,09	0,63
Longitud / Diámetro (T1)	0,08	<b>3,47*</b>	1,76
Longitud / Diámetro (T2)	0	0,28	1,10
Ectomicorrización	<b>14,8****</b>	3,57°	3,68°
q0 (Taxonómico)	<b>57,62****</b>	0,03	4,41°
q1 (Taxonómico)	<b>45,43****</b>	0,07	0,55
q2 (Taxonómico)	<b>28,31****</b>	0,18	0,07
q0 (Funcional)	<b>13,25****</b>	2,49	1,51
q1 (Funcional)	<b>5,48*</b>	0,11	0,18
q2 (Funcional)	0,76	0,29	0,39

de bosque para *N. obliqua* y en suelo de plantación para *P. ponderosa* (Tabla 2, Fig. 3A, 3B). Aunque no se encontró un efecto significativo para la competencia sobre los porcentajes de colonización, en el suelo de bosque *P. ponderosa* tendió a presentar mayores valores al crecer junto a *N. obliqua*.

Las comunidades de hongos EcM fueron diferentes entre las especies estudiadas, y el principal factor que influyó en su composición fue el tipo de suelo. La diversidad taxonómica (tanto q0 como q1 y q2) fue siempre mayor en las plantas cultivadas en el suelo de plantación (Tabla 2, Tabla 3). Las plantas de *N. obliqua* se colonizaron principalmente por *Ruhlandiella patagonica* y *Sordariomycetes* sp. en suelo de bosque (ambos ascomicetes),



**Fig. 2.** Medidas morfológicas de las plantas de *Nothofagus obliqua* (A-C) y *Pinus ponderosa* (D-F) durante el primer (T1) y tercer (T2) período de crecimiento, cultivadas en suelo de bosque nativo o en suelo de plantación, junto a otro ejemplar de la misma especie (sin competencia interespecífica, SC) o de la especie contraria (con competencia interespecífica, CC). A y D: Longitud del tallo; B y E: Diámetro del cuello; C y F: relación Longitud del tallo / diámetro del cuello. Los puntos redondos indican la media para el Tiempo 1, y los triangulares para el Tiempo 2. Las barras indican el error estándar.

**Fig. 2.** Morphological measurements in *Nothofagus obliqua* (A-C) and *Pinus ponderosa* (D-F) plants during the first (T1) and third (T2) growth periods, cultivated in either native forest soil or plantation soil, along with another plant of the same species (without interspecific competition, SC) or from the other species (with interspecific competition, CC). A and D: Stem length; B and E: Collar diameter; C and F: Stem length / collar diameter ratio. Round points indicate the mean for Time 1 and triangular points for Time 2. Bars represent the standard error.

mientras que en suelo de plantación dominaron *Hebeloma mesophaeum*, *Tomentella ellisii* (basidiomicetes) y *Tuber borchii* (ascomicete). En *P. ponderosa* se encontró una mayor diversidad de hongos EcM asociados, dominando *Suillus luteus* (basidiomicete), *Wilcoxina mikolae*, y *Meliniomyces* sp. (ascomicetes) en suelo de bosque, mientras que en suelo de plantación los porcentajes relativos de colonización se dividieron más homogéneamente entre *W. mikolae*, *Tu. borchii*, Pyronemataceae sp. (ascomicetes), *To. ellisii*, y *Amphinema* sp. (basidiomicetes) (Fig. 3C, 3D). Por otro lado, la competencia también tuvo un efecto en las comunidades de hongos EcM asociados a estas especies, aunque menor que el suelo. Para *N. obliqua*, en suelo de bosque, aumentó la colonización relativa por Sordariomycetes sp. y se redujo en consecuencia la de *R. patagónica* (Fig. 3C). Para *P. ponderosa*, en este mismo

**Tabla 3.** Números de Hill (q0, q1 y q2) correspondientes a la diversidad taxonómica (especies de hongos micorrícicos, T) y funcional (F) de las ectomicorrizas encontradas en las raíces de plantas jóvenes de *Nothofagus obliqua* y *Pinus ponderosa* cultivadas en suelo de bosque nativo o en suelo de plantación junto a otro ejemplar de la misma especie (sin competencia interespecífica, SC) o de la especie contraria (con competencia interespecífica, CC). Los datos se presentan como "media (error estándar)".

**Table 3.** Hill numbers (q0, q1, and q2) corresponding to the taxonomic diversity (ectomycorrhizal fungal species, T) and functional diversity (F) of ectomycorrhizas found in the roots of young *Nothofagus obliqua* and *Pinus ponderosa* plants grown in either native forest soil or plantation soil, along with another plant of the same species (without interspecific competition, SC) or from the other species (with interspecific competition, CC). Data are presented as "mean (standard error)".

Número de Hill	Bosque		Plantación	
	SC	CC	SC	CC
<b><i>Nothofagus obliqua</i></b>				
q0 T	1,70 (0,15)	1,70 (0,15)	2,70 (0,15)	2,40 (0,22)
q1 T	1,38 (0,13)	1,39 (0,11)	2,10 (0,19)	1,67 (0,20)
q2 T	1,31 (0,12)	1,29 (0,09)	1,92 (0,20)	1,50 (0,18)
q0 F	1,80 (0,20)	1,70 (0,15)	2,20 (0,13)	2,00 (0,00)
q1 F	1,48 (0,19)	1,39 (0,11)	1,74 (0,13)	1,41 (0,09)
q2 F	1,42 (0,18)	1,30 (0,09)	1,59 (0,14)	1,30 (0,10)
<b><i>Pinus ponderosa</i></b>				
q0 T	1,40 (0,22)	0,80 (0,25)	3,10 (0,39)	3,80 (0,36)
q1 T	1,33 (0,18)	1,11 (0,08)	2,60 (0,29)	2,70 (0,23)
q2 T	1,28 (0,15)	1,12 (0,06)	2,36 (0,26)	2,32 (0,21)
q0 F	2,00 (0,21)	1,20 (0,39)	2,80 (0,25)	2,70 (0,26)
q1 F	1,59 (0,17)	1,46 (0,23)	1,94 (0,15)	1,96 (0,15)
q2 F	1,48 (0,14)	1,69 (0,24)	1,72 (0,16)	1,73 (0,13)

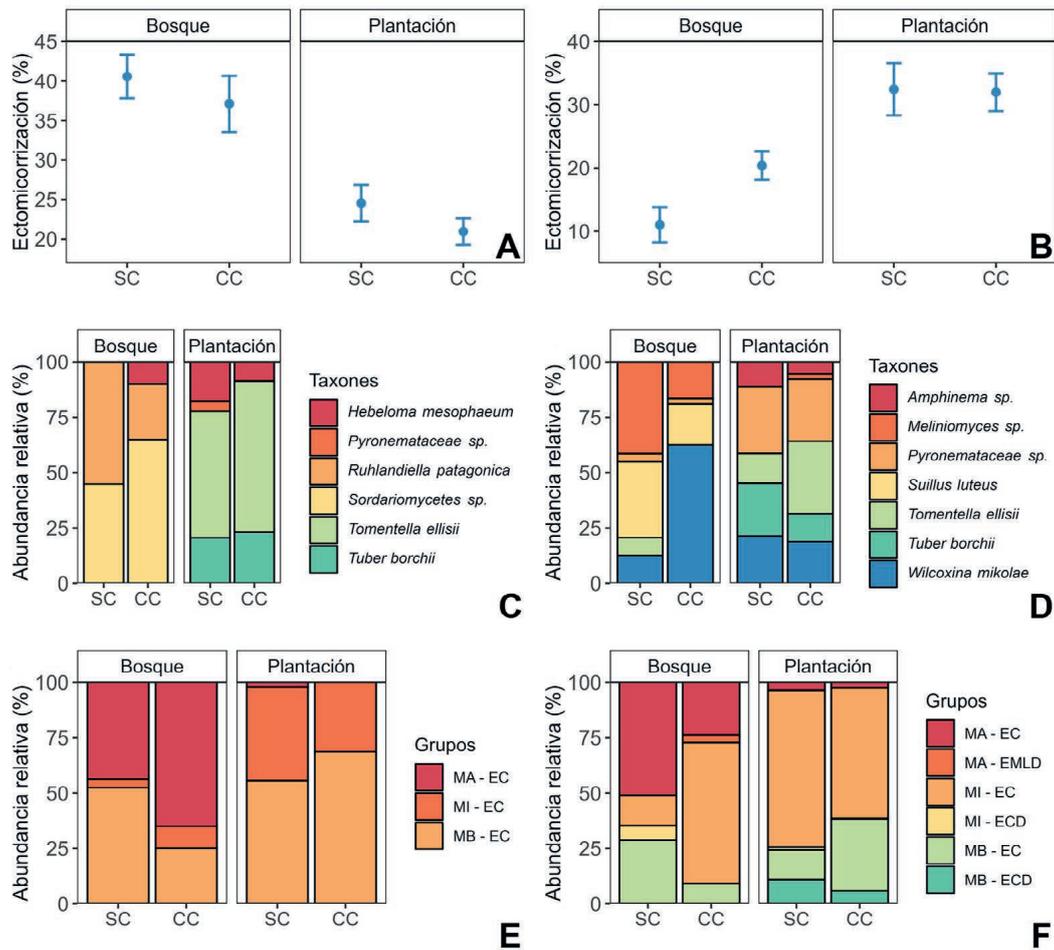
suelo, aumentó la colonización relativa por *W. mikolae* al cultivarse junto a *N. obliqua* (Fig. 3D). En suelo de plantación, sin embargo, no se notaron cambios considerables por la competencia en las comunidades de hongos EcM asociados a cada especie.

En relación a los grupos funcionales, en las plantas de *N. obliqua* el único tipo exploratorio que se encontró fue el de contacto. En *P. ponderosa* también dominó el tipo de contacto, aunque se registraron en menor proporción tipos exploratorios de corta y media/larga distancia. Para ambas especies se encontró que el factor que más influyó en la diversidad funcional fue el tipo de suelo, observándose mayor colonización relativa de hongos EcM con alto contenido de melanina en suelo de bosque en comparación con suelo de plantación, donde se perdieron casi por completo (Fig. 3E, 3F). Estos efectos solo se vieron en términos de q0 para *N. obliqua* y q0 y q1 para *P. ponderosa* (Tabla 2, 3). Para la diversidad funcional no se notaron, sin embargo, cambios considerables a causa de la competencia entre especies.

## DISCUSIÓN

### Crecimiento de las plantas

El principal factor que afectó el crecimiento (longitud de tallo y diámetro del cuello) fue el suelo utilizado para cultivar las plantas, creciendo más



**Fig. 3.** Porcentaje de colonización ectomicorrícica, abundancia relativa de hongos ectomicorrícicos, y abundancia relativa de grupos funcionales de ectomicorrizas en *Nothofagus obliqua* (A, C y E, respectivamente) y *Pinus ponderosa* (B, D y F, respectivamente), plantadas en suelo de bosque nativo o en suelo de plantación, en conjunto con otra planta de su misma especie (SC) o de la especie restante (CC). En A y B, los puntos indican la media y las barras el error estándar.

**Fig. 3.** Percentage of ectomycorrhizal colonization, relative abundance of ectomycorrhizal fungi, and relative abundance of ectomycorrhizal functional groups in *Nothofagus obliqua* (A, C, and E, respectively) and *Pinus ponderosa* (B, D, and F, respectively), planted in native forest soil or plantation soil, along with another plant of the same species (SC) or the other species (CC). In A and B, points indicate the mean and bars the standard error.

en suelo de bosque que en suelo de plantación. Estos resultados pueden atribuirse a las diferencias en el contenido de nutrientes encontradas entre ambos tipos de suelo (Huat *et al.*, 2002; Xia y Wan, 2008), los cuales fueron mucho mayores en suelo de bosque. Los resultados obtenidos contradicen la hipótesis propuesta con respecto al efecto de la competencia en el crecimiento de las especies: en lugar de que la competencia disminuyera el desarrollo, se encontró un efecto nulo o incluso positivo en algunos casos, particularmente en *N. obliqua*. Es posible que estos beneficios para *N. obliqua* se deban a que consume más recursos que la exótica (en todos los casos presentó mayor altura y diámetro de cuello que *P. ponderosa*; Craine

y Dybzinski, 2013), por lo que la competencia interespecífica pudo haberle resultado más favorable que la intraespecífica (Mangla *et al.*, 2011). Una explicación alternativa, o complementaria, podría estar relacionada con que diferentes especies vegetales explotan los recursos nutricionales del suelo de maneras distintas y utilizando diferentes estrategias, reduciendo así la competencia directa entre dos especies diferentes y favoreciendo la coexistencia (Fichtner *et al.*, 2017; Adler *et al.*, 2018). Esto se ve sustentado por el hecho de que la diversidad funcional de los tipos exploratorios hallados en *P. ponderosa* haya sido mayor que en *N. obliqua*.

El hecho de que las plantas de *N. obliqua* se hayan desarrollado de manera óptima durante un período de tiempo prolongado (tres años) a la par de *P. ponderosa*, en suelos previamente dominados por plantaciones de pino, destaca la capacidad de esta especie nativa de competir y coexistir con la exótica de manera exitosa. Mejorar la fertilidad del suelo podría potenciar esta capacidad ya que, en suelo de bosque nativo donde el contenido nutricional es mayor, *N. obliqua* mostró un crecimiento superior y no se detectaron efectos negativos al coexistir con *P. ponderosa*. Estas observaciones indican que, con un manejo adecuado del suelo, una práctica común en la restauración ecológica, *N. obliqua* podría desempeñar un papel clave en la restauración de áreas modificadas por plantaciones de especies forestales exóticas (Hagen y Evju, 2013; Li *et al.*, 2013). Incluso, estos resultados destacan la potencialidad de utilizar ambas especies forestales para establecer plantaciones mixtas, las cuales tienen numerosos beneficios en relación a las monoespecíficas, como por ejemplo potenciar la productividad de la plantación hasta un 30%, junto con promover una mayor biodiversidad (Bielak *et al.*, 2015; Felton *et al.*, 2016; Wu *et al.*, 2019).

Por otro lado, las plantas de *P. ponderosa* se desarrollaron muy bien en suelo de bosque, y la competencia con *N. obliqua* no fue particularmente perjudicial para su crecimiento aún luego de tres años. Esto sugiere que esta especie de pino podría establecerse en bosques nativos sin mayores impedimentos, lo que constituye un gran riesgo desde el punto de vista de las invasiones biológicas (Liebhold *et al.*, 2017; Calviño-Cancela y van Etten, 2018). Sin embargo, es importante destacar que, bajo condiciones naturales, las plántulas de *P. ponderosa* crecerían bajo el dosel del bosque nativo y en competencia con el denso sotobosque, lo que podría impactar negativamente su éxito de establecimiento (Averett *et al.*, 2016; Gómez *et al.*, 2019). Este factor no fue considerado en el presente estudio, sin embargo, futuras investigaciones podrían abordar estas limitaciones mediante experimentos de campo en los que se evalúe el crecimiento y la supervivencia de *P. ponderosa* en condiciones más similares a las naturales, considerando la presencia de un sotobosque diverso y la sombra que generaría el dosel de un bosque de *Nothofagus*. Además, aunque este trabajo solo consideró los primeros ciclos de crecimiento de las plantas, estudios a largo plazo podrían examinar cómo perturbaciones como incendios o tala podrían afectar el establecimiento y la competencia de *P. ponderosa* con especies nativas, lo

que proporcionaría una comprensión más completa de su potencial invasivo en bosques nativos, y las limitaciones que enfrentaría en un escenario de invasión.

### Asociación entre las plantas y los hongos micorrícicos

En términos de colonización micorrícica, es de destacar que ambas especies forestales encontraron hongos simbioses compatibles en los dos tipos de suelos en los que fueron cultivadas. No obstante, cada especie mostró mayores porcentajes de colonización por EcM en los suelos donde típicamente se desarrollan: suelo de bosque nativo para *N. obliqua* y suelo de plantación para *P. ponderosa*. Este patrón respalda parcialmente la hipótesis de que las plantas se asocian con mayor éxito a hongos EcM presentes en suelos dominados por especies afines. Sin embargo, e independientemente de la competencia, ambas especies se asociaron con una mayor diversidad de hongos EcM al desarrollarse en suelo de plantación. Esto se contrapone a lo esperado inicialmente, es decir, que cada especie estaría colonizada por mayor diversidad de EcM al crecer en su suelo de origen. Es posible que este resultado sea consecuencia de una mayor disponibilidad de nutrientes en suelo de bosque, especialmente nitrógeno. Una alta disponibilidad de nitrógeno, como se observó en el suelo de bosque nativo, normalmente se encuentra asociado con una riqueza y diversidad reducida de hongos EcM (Parrent et al., 2006; Avis et al., 2008).

En términos de diversidad taxonómica, a pesar de que se observaron algunas especies de hongos EcM en común entre *N. obliqua* y *P. ponderosa*, cada especie se caracterizó por un ensamble característico de simbioses, lo que era de esperarse dado que estos hongos suelen tener una alta especificidad (Bruns et al., 2002; Lofgren et al., 2018). Es importante destacar, sin embargo, que se hallaron especies de EcM en común entre ambas plantas, lo cual brinda apoyo a la hipótesis de que la especificidad de hongos EcM es más flexible de lo que se considera en la actualidad (Pérez-Pazos et al., 2021). Por otro lado, cada especie se asoció a comunidades fúngicas compuestas por diferentes hongos EcM al ser cultivadas en los diferentes suelos evaluados. Ello se debe, por un lado, a que la comunidad de plantas que domina un determinado sitio modela las comunidades de hongos micorrícicos presentes (Tedersoo et al., 2012; van der Linde et al., 2018; Eagar et al., 2022). Por el otro, debe tenerse en cuenta que las condiciones nutricionales de cada suelo eran muy diferentes, por lo que es de esperar que las comunidades de microorganismos que se desarrollen en ellos también varíen considerablemente. Esto es así dado que deben adaptarse a diferentes condiciones ambientales y estrategias de adquisición de recursos (van der Linde et al., 2018). Además, es posible que haya una menor diversidad taxonómica de hongos EcM colonizando las raíces de ambas especies en

suelo de bosque nativo debido a su alto contenido de nutrientes, lo cual ha demostrado disminuir la riqueza y diversidad de estos hongos (Parrent *et al.*, 2006; Avis *et al.*, 2008).

La diversidad funcional también mostró patrones particulares. En términos generales, en las plantas cultivadas en suelos de plantación se halló mayor diversidad de grupos funcionales de EcM, aunque este efecto no fue uniforme en todas las métricas de diversidad funcional, sino que solo se notó en aquellas que otorgan más peso a los grupos menos abundantes. También es de destacar el cambio en los grupos funcionales según el tipo de suelo. Específicamente, las plantas, tanto de *N. obliqua* como de *P. ponderosa*, cultivadas en suelo de plantación casi no presentaron colonización por hongos EcM con alto contenido de melanina. Una de las posibles razones para este fenómeno es que, si bien estos hongos EcM son importantes en suelos con limitaciones de nutrientes o agua, como el de la plantación, también es cierto que su formación requiere mayor costo energético, porque lo que puede que las plantas no posean los recursos necesarios para sostener estas simbiosis de alto costo (Netherway y Bahram, 2024). Dado que estos hongos simbiotes en particular son fundamentales para enfrentar condiciones de estrés hídrico, su ausencia en suelos de plantación podría representar un desafío para restauraciones futuras con *N. obliqua* (Fernandez y Koide, 2013; Netherway y Bahram, 2024). Por lo tanto, para optimizar los esfuerzos de restauración en zonas previamente dominadas por plantaciones de pino o bien para establecer plantaciones mixtas, podría ser necesario introducir un inóculo ectomicorrícico que incluya hongos funcionalmente adaptados a estas condiciones, especialmente aquellos que proporcionen tolerancia al estrés hídrico (Asmelash *et al.*, 2016; Neuenkamp *et al.*, 2019). De este modo, se podrían incrementar las probabilidades de éxito en la reintroducción de *N. obliqua* y otras especies nativas en suelos alterados.

## CONCLUSIONES

En este estudio se evaluó cómo el origen del suelo y la competencia entre especies afectan el crecimiento de *Nothofagus obliqua* y *Pinus ponderosa*, así como sus asociaciones ectomicorrícicas y la diversidad fúngica en sus raíces. Encontramos que el origen del suelo desempeñó un papel central en el desarrollo de ambas especies, con un mejor crecimiento en suelo de bosque nativo que en suelo de plantación. Aunque esperábamos que la competencia redujera el crecimiento, los efectos observados fueron nulos o incluso positivos. Se observó que *N. obliqua* mostró una mayor capacidad de adaptación a condiciones de competencia directa, beneficiándose de la misma, mientras que *P. ponderosa* creció sin impedimentos ni beneficios al cultivarse junto a *N. obliqua*. A nivel de simbiotes, observamos un claro impacto de las plantas dominantes en la composición de las comunidades de hongos EcM, aunque ambas especies mostraron la capacidad de encontrar

simbiontes compatibles en ambos tipos de suelo, e incluso compartieron algunos de ellos. La falta de hongos EcM melanizados en suelos de plantación es notoria y sería importante avanzar en el estudio de este fenómeno, particularmente porque podría afectar negativamente el establecimiento de especies forestales de interés, ya sea desde una perspectiva económica (plantaciones) o ecológica (restauración). Nuestros resultados resaltan el potencial de *N. obliqua* como una especie clave para la restauración de bosques modificados por plantaciones de pino, mientras que también sugieren que *P. ponderosa* podría invadir bosques nativos al encontrar los simbiontes necesarios para su desarrollo, en ninguno de los casos viéndose limitadas por la competencia entre ellas.

### AGRADECIMIENTOS

Al INTA EEA Bariloche por su apoyo en el desarrollo de esta investigación.

### CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran que no tienen conflicto de intereses.

### BIBLIOGRAFÍA

- Adler, P. B., Smull, D., Beard, K. H., Choi, R. T., Furniss, T., Kulmatiski, A., Meiners, J. M., Tredennick, A. T. y Veblen, K. E. (2018). Competition and coexistence in plant communities: Intraspecific competition is stronger than interspecific competition. *Ecology Letters* 21 (9): 1319-1329. <https://doi.org/10.1111/ele.13098>
- Agerer, R. (Ed.). (1987). Colour atlas of ectomycorrhizae: With glossary. Delivery 2 (1th-5th del eds.). Einhorn-Verl. Diätenberger.
- Agerer, R. (2001). Exploration types of ectomycorrhizae. *Mycorrhiza* 11 (2): 107-114. <https://doi.org/10.1007/s005720100108>
- Asmelash, F., Bekele, T. y Birhane, E. (2016). The potential role of arbuscular mycorrhizal fungi in the restoration of degraded lands. *Frontiers in Microbiology* 7. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01095>
- Averett, J. P., McCune, B., Parks, C. G., Naylor, B. J., DelCurto, T. y Mata-González, R. (2016). Non-native plant invasion along elevation and canopy closure gradients in a middle rocky mountain ecosystem. *PLOS ONE* 11 (1): e0147826. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0147826>
- Avis, P. G., Mueller, G. M. y Lussenhop, J. (2008). Ectomycorrhizal fungal communities in two North American oak forests respond to nitrogen addition. *New Phytologist* 179 (2): Article 2. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02491.x>

- Azpilicueta, M. M., Gallo, L. A., Martinez, A., Varela, S. y others. (2010). Manual de viverización, cultivo y plantación de roble pellín en el norte de la región andino patagónica. 1a. edición. Buenos Aires: INTA.
- Barroetaveña, C., Salomón, M. E. S. y 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 (5): Article 5. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpz047>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software* 67 (1). <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Bielak, K., Dudzinska, M. y Pretzsch, H. (2015). Volume growth of mixed-species versus pure stands: Results from selected long-term experimental plots in Central Europe. *Sylvan* 159: 22-35.
- Bruns, T. D., Bidartondo, M. I. y Taylor, D. L. (2002). Host specificity in ectomycorrhizal communities: What do the exceptions tell us?1. *Integrative and Comparative Biology* 42 (2): 352-359. <https://doi.org/10.1093/icb/42.2.352>
- Calviño-Cancela, M. y van Etten, E. J. B. (2018). Invasive potential of *Eucalyptus globulus* and *Pinus radiata* into native eucalypt forests in Western Australia. *Forest Ecology and Management* 424: 246-258. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.05.001>
- Craine, J. M. y Dybzinski, R. (2013). Mechanisms of plant competition for nutrients, water and light. *Functional Ecology* 27 (4): 833-840. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12081>
- Dickie, I. A., Bolstridge, N., Cooper, J. A. y Peltzer, D. A. (2010). Co-invasion by *Pinus* and its mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 187 (2): 475-484. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03277.x>
- Donoso Zegers, C. (2006). Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina: Autoecología (1a ed.). Marisa Cuneo Ediciones.
- Eagar, A. C., Mushinski, R. M., Horning, A. L., Smemo, K. A., Phillips, R. P. y Blackwood, C. B. (2022). Arbuscular mycorrhizal tree communities have greater soil fungal diversity and relative abundances of saprotrophs and pathogens than ectomycorrhizal tree communities. *Applied and Environmental Microbiology* 88 (1): e01782-21. <https://doi.org/10.1128/AEM.01782-21>
- Felton, A., Nilsson, U., Sonesson, J., Felton, A. M., Roberge, J.-M., Ranius, T., Ahlström, M., Bergh, J., Björkman, C., Boberg, J., Drössler, L., Fahlvik, N., Gong, P., Holmström, E., Keskitalo, E. C. H., Klapwijk, M. J., Laudon, H., Lundmark, T., Niklasson, M., ... Wallertz, K. (2016). Replacing monocultures with mixed-species stands: Ecosystem service implications of two production forest alternatives in Sweden. *Ambio* 45 (2): 124-139. <https://doi.org/10.1007/s13280-015-0749-2>

- Fernandez, C. W. y Koide, R. T. (2013). The function of melanin in the ectomycorrhizal fungus *Cenococcum geophilum* under water stress. *Fungal Ecology* 6 (6): 479-486. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2013.08.004>
- Fernández, N. V., Marchelli, P., Gherghel, F., Kost, G. y 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>
- Fichtner, A., Härdtle, W., Li, Y., Bruelheide, H., Kunz, M. y von Oheimb, G. (2017). From competition to facilitation: How tree species respond to neighbourhood diversity. *Ecology Letters* 20 (7): 892-900. <https://doi.org/10.1111/ele.12786>
- Floriani, F. D., El Mujtar, V., Mateo, C., Sola, G., Peñalba, M. G., Sbrancia, R., Marchelli, P. y Fernández, N. V. (2024). Site conditions shaped the effect of silvicultural management on the biodiversity of ectomycorrhizal fungi in mixed *Nothofagus* forests. *Forest Ecology and Management* 563: 121981. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2024.121981>
- Galarco, S. P. y Ramilo, D. I. (2020). Plantaciones forestales en Argentina. Editorial de la Universidad Nacional de La Plata (EDULP). <https://doi.org/10.35537/10915/101543>
- Gazol, A., Zobel, M., Cantero, J. J., Davison, J., Esler, K. J., Jairus, T., Öpik, M., Vasar, M. y Moora, M. (2016). Impact of alien pines on local arbuscular mycorrhizal fungal communities—Evidence from two continents. *FEMS Microbiology Ecology* 92 (6): fiw073. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiw073>
- Gioria, M., Pyšek, P. y Osborne, B. A. (2018). Timing is everything: Does early and late germination favor invasions by herbaceous alien plants?. *Journal of Plant Ecology* 11 (1): 4-16. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtw105>
- Gómez, P., Murúa, M., Martín, J. S., Goncalves, E. y Bustamante, R. O. (2019). Maintaining close canopy cover prevents the invasion of *Pinus radiata*: Basic ecology to manage native forest invasibility. *PLOS ONE* 14 (5): e0210849. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0210849>
- Grand, L. F. y Harvey A. E. (1982). Quantitative measurement of ectomycorrhizae on plant roots. En: Schenk, N. C. (ed.), *Method and principles of mycorrhizal research*. APS Press. St. Paul, Minnesota, pp: 157-164.
- Haase, D. L. (2008). Understanding forest seedling quality: Measurements and interpretation. *Tree Planters' Notes* 52 (2): Article 2.
- Hagen, D. y Evju, M. (2013). Using Short-Term Monitoring Data to Achieve Goals in a Large-Scale Restoration. *Ecology and Society* 18 (3). <https://www.jstor.org/stable/26269355>
- Hartig, F. (2020). DHARMA: Residual diagnostics for hierarchical (multi-level/mixed) regression models. R package version 0.3, 3.
- Hill, M. O. (1973). Diversity and Evenness: A Unifying Notation and Its Consequences. *Ecology* 54 (2): 427-432. <https://doi.org/10.2307/1934352>

- Huat, O. K., Awang, K., Hashim, A. y Majid, N. M. (2002). Effects of fertilizers and vesicular–arbuscular mycorrhizas on the growth and photosynthesis of *Azadirachta excelsa* (Jack) Jacobs seedlings. *Forest Ecology and Management* 158 (1-3): Article 1-3. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00668-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00668-X)
- Iannone, B. V., Potter, K. M., Hamil, K.-A. D., Huang, W., Zhang, H., Guo, Q., Oswalt, C. M. y Woodall, C. W. Fei, S. (2016). Evidence of biotic resistance to invasions in forests of the Eastern USA. *Landscape Ecology* 31 (1): 85-99. <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0280-7>
- Izumi, H. (2024). Abundances of ectomycorrhizal exploration types show the type-dependent temporal dynamics over the seasons—A controlled growth container experiment. *International Microbiology*. <https://doi.org/10.1007/s10123-024-00573-z>
- Janowski, D. y Leski, T. (2023). Methods for identifying and measuring the diversity of ectomycorrhizal fungi. *Forestry: An International Journal of Forest Research* 96 (5): 639-652. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpad017>
- Jo, I., Potter, K. M., Domke, G. M. y Fei, S. (2018). Dominant forest tree mycorrhizal type mediates understory plant invasions. *Ecology Letters* 21 (2): 217-224. <https://doi.org/10.1111/ele.12884>
- Jonášová, M., van Hees, A. y Prach, K. (2006). Rehabilitation of monotonous exotic coniferous plantations: A case study of spontaneous establishment of different tree species. *Ecological Engineering* 28 (2): 141-148. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2006.05.008>
- Kiær, L. P., Weisbach, A. N. y Weiner, J. (2013). Root and shoot competition: A meta-analysis. *Journal of Ecology* 101 (5): 1298-1312. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12129>
- Koziol, L., Schultz, P. A., House, G. L., Bauer, J. T., Middleton, E. L. y Bever, J. D. (2018). The Plant Microbiome and Native Plant Restoration: The Example of Native Mycorrhizal Fungi. *BioScience* 68 (12): 996-1006. <https://doi.org/10.1093/biosci/biy125>
- Lenth, R., Singmann, H., Love, J., Buerkner, P. y Herve, M. (2018). emmeans: Estimated marginal means, aka least-squares means (R package, Version 1.4)[Computer software].
- Li, D. (2018). hillR: Taxonomic, functional, and phylogenetic diversity and similarity through Hill Numbers. *Journal of Open Source Software* 3 (31): 1041. <https://doi.org/10.21105/joss.01041>
- Li, S., Di, X., Wu, D. y Zhang, J. (2013). Effects of sewage sludge and nitrogen fertilizer on herbage growth and soil fertility improvement in restoration of the abandoned opencast mining areas in Shanxi, China. *Environmental Earth Sciences* 70 (7): 3323-3333. <https://doi.org/10.1007/s12665-013-2397-9>
- Liebhold, A. M., Brockerhoff, E. G., Kalisz, S., Nuñez, M. A., Wardle, D. A. y Wingfield, M. J. (2017). Biological invasions in forest ecosystems. *Biological Invasions* 19 (11): 3437-3458. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1458-5>

- Lofgren, L., Nguyen, N. H. y Kennedy, P. G. (2018). Ectomycorrhizal host specificity in a changing world: Can legacy effects explain anomalous current associations?. *New Phytologist* 220 (4): 1273-1284. <https://doi.org/10.1111/nph.15008>
- López-García, Á., Gil-Martínez, M., Navarro-Fernández, C. M., Kjølner, R., Azcón-Aguilar, C., Domínguez, M. T. y Marañón, T. (2018). Functional diversity of ectomycorrhizal fungal communities is reduced by trace element contamination. *Soil Biology and Biochemistry* 121: 202-211. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.03.021>
- Mangla, S., Sheley, R. L., James, J. J. y Radosovich, S. R. (2011). Intra and interspecific competition among invasive and native species during early stages of plant growth. *Plant Ecology* 212 (4): 531-542. <https://doi.org/10.1007/s11258-011-9909-z>
- Martin, D. M. (2017). Ecological restoration should be redefined for the twenty-first century. *Restoration Ecology* 25 (5): 668-673. <https://doi.org/10.1111/rec.12554>
- Martin, K. J. y Rygielwicz, P. T. (2005). Fungal-specific PCR primers developed for analysis of the ITS region of environmental DNA extracts. *BMC Microbiology* 5 (1): Article 1. <https://doi.org/10.1186/1471-2180-5-28>
- Martínez-Ramos, M., Pingarroni, A., Rodríguez-Velázquez, J., Toledo-Chelala, L., Zermeño-Hernández, I. y Bongers, F. (2016). Natural forest regeneration and ecological restoration in human-modified tropical landscapes. *Biotropica* 48 (6): 745-757. <https://doi.org/10.1111/btp.12382>
- Menzel, A., Hempel, S., Klotz, S., Moora, M., Pyšek, P., Rillig, M. C., Zobel, M. y Kühn, I. (2017). Mycorrhizal status helps explain invasion success of alien plant species. *Ecology* 98 (1): 92-102. <https://doi.org/10.1002/ecy.1621>
- Netherway, T. y Bahram, M. (2024). Melanized root-associated fungi: Key players in plant–soil systems. *Trends in Microbiology* 32 (12): 1190-1199. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2024.06.006>
- Neuenkamp, L., Prober, S. M., Price, J. N., Zobel, M. y Standish, R. J. (2019). Benefits of mycorrhizal inoculation to ecological restoration depend on plant functional type, restoration context and time. *Fungal Ecology* 40: 140-149. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2018.05.004>
- Ni, M., Liu, Y., Chu, C., Xu, H. y Fang, S. (2018). Fast seedling root growth leads to competitive superiority of invasive plants. *Biological Invasions* 20 (7): 1821-1832. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1664-9>
- Oksanen, J., Simpson, G. L., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Carvalho, G., Chirico, M., Caceres, M. D., Durand, S., ... Weedon, J. (2024). *vegan: Community Ecology Package (Versión 2.6-8)* [Software]. <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html>

- Orrock, J. L., Witter, M. S. y Reichman, O. J. (2008). Apparent Competition with an Exotic Plant Reduces Native Plant Establishment. *Ecology* 89 (4): 1168-1174. <https://doi.org/10.1890/07-0223.1>
- Parrent, J. L., Morris, W. F. y Vilgalys, R. (2006). CO<sub>2</sub>-enrichment and nutrient availability alter ectomycorrhizal fungal communities. *Ecology* 87 (9): Article 9. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[2278:CANAAE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[2278:CANAAE]2.0.CO;2)
- Pauchard, A., García, R., Zalba, S., Sarasola, M., Zenni, R., Ziller, S. y Nuñez, M. A. (2016). 14. Pine Invasions in South America: Reducing Their Ecological Impacts Through Active Management. En J. Canning-Clode (Ed.), *Biological Invasions in Changing Ecosystems: Vectors, Ecological Impacts, Management and Predictions* (pp. 318–342). De Gruyter Open Poland. <https://doi.org/10.1515/9783110438666-020>
- Pellitier, P. T., Van Nuland, M., Salamov, A., Grigoriev, I. V. y Peay, K. G. (2024). Potential for functional divergence in ectomycorrhizal fungal communities across a precipitation gradient. *ISME Communications* 4 (1): ycae031. <https://doi.org/10.1093/ismeco/ycae031>
- Pérez-Pazos, E., Certano, A., Gagne, J., Lebeuf, R., Siegel, N., Nguyen, N. y Kennedy, P. G. (2021). The slippery nature of ectomycorrhizal host specificity: *Suillus* fungi associated with novel pinoid (*Picea*) and abietoid (*Abies*) hosts. *Mycologia* 113: 891-901. <https://doi.org/10.1080/00275514.2021.1921525>
- R Core Team. (2022). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Sabatier, Y., Azpilicueta, M. M., Marchelli, P., González-Peñalba, M., Lozano, L., García, L., Martínez, A., Gallo, L. A., Umaña, F., Bran, D. y Pastorino, M. J. (2011). Distribución natural de *Nothofagus alpina* y *Nothofagus obliqua* (Nothofagaceae) en Argentina, dos especies de primera importancia forestal de los bosques templados norpatagónicos. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 46 (1-2): 131-138.
- Sapsford, S. J., Wakelin, A., Peltzer, D. A. y Dickie, I. A. (2022). Pine invasion drives loss of soil fungal diversity. *Biological Invasions* 24 (2): 401-414. <https://doi.org/10.1007/s10530-021-02649-7>
- Smith, S. E. y Read, D. J. (2008). *Mycorrhizal Symbiosis*. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-370526-6.X5001-6>
- Souza-Alonso, P., Saiz, G., García, R. A., Pauchard, A., Ferreira, A. y Merino, A. (2022). Post-fire ecological restoration in Latin American forest ecosystems: Insights and lessons from the last two decades. *Forest Ecology and Management* 509: 120083. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120083>
- Suz, L. M., Kallow, S., Reed, K., Bidartondo, M. I. y Barsoum, N. (2017). Pine mycorrhizal communities in pure and mixed pine-oak forests: Abiotic environment trumps neighboring oak host effects. *Forest Ecology and Management* 406: 370-380. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.09.030>

- Tedersoo, L., Bahram, M., Põlme, S., Kõljalg, 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., Põldmaa, K., ... Abarenkov, K. (2014). Global diversity and geography of soil fungi. *Science* 346 (6213): Article 6213. <https://doi.org/10.1126/science.1256688>
- Tedersoo, L., Bahram, M., Toots, M., Diédhiou, A. G., Henkel, T. W., Kjølner, R., Morris, M. H., Nara, K., Nouhra, E., Peay, K. G., Põlme, S., Ryberg, M., Smith, M. E. y Kõljalg, U. (2012). Towards global patterns in the diversity and community structure of ectomycorrhizal fungi: Global metastudy of ectomycorrhizal fungi. *Molecular Ecology* 21 (17): Article 17. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05602.x>
- Theoharides, K. A. y Dukes, J. S. (2007). Plant invasion across space and time: Factors affecting nonindigenous species success during four stages of invasion. *New Phytologist* 176 (2): 256-273. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02207.x>
- van der Linde, S., Suz, L. M., Orme, C. D. L., Cox, F., Andreae, H., Asi, E., Atkinson, B., Benham, S., Carroll, C., Cools, N., De Vos, B., Dietrich, H.-P., Eichhorn, J., Gehrmann, J., Grebenc, T., Gweon, H. S., Hansen, K., Jacob, F., Kristöfel, F., ... Bidartondo, M. I. (2018). Environment and host as large-scale controls of ectomycorrhizal fungi. *Nature* 558 (7709): Article 7709. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0189-9>
- Wu, D., Zhang, M., Peng, M., Sui, X., Li, W. y Sun, G. (2019). Variations in Soil Functional Fungal Community Structure Associated With Pure and Mixed Plantations in Typical Temperate Forests of China. *Frontiers in Microbiology* 10. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01636>
- Xia, J. y Wan, S. (2008). Global response patterns of terrestrial plant species to nitrogen addition. *New Phytologist* 179 (2): Article 2. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02488.x>
- Zamorano-Elgueta, C., Rey Benayas, J. M., Cayuela, L., Hantson, S. y Armenteras, D. (2015). Native forest replacement by exotic plantations in southern Chile (1985–2011) and partial compensation by natural regeneration. *Forest Ecology and Management* 345: 10-20. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.02.025>