



Fundación
Miguel Lillo
Tucumán
Argentina

doi

Efecto del fuego sobre las comunidades de ectomicorrizas asociadas a *Nothofagus antarctica* (Nothofagaceae) en condiciones de campo y vivero

Effect of fire on ectomycorrhizal communities associated with *Nothofagus antarctica* (Nothofagaceae) under field and nursery conditions

Soto-Mancilla Matias^{1,4*} ; A. Luciana Ebrecht^{1,4*} 
Jorgelina Franzese^{2,4} ; Verónica A. El Mujtar^{3,4} 
Natalia V. Fernández^{1,4} 

¹ Grupo de Microbiología Aplicada y Biotecnología Vegetal y del Suelo (MABves), Instituto Andino Patagónico de Tecnologías Biológicas y Geoambientales (IPATEC), Universidad Nacional del Comahue (UNCo), Quintral 1250, CP8400, Bariloche, Río Negro, Argentina.

² Grupo de Investigaciones de Ecología en Ambientes Antropizados, Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Medioambiente (INIBIOMA), Universidad Nacional del Comahue (UNCo), Quintral 1250, CP8400, Río Negro, Bariloche, Río Negro, Argentina.

³ Instituto de Investigaciones Forestales y Agropecuarias Bariloche (IFAB), Instituto Nacional de Tecnologías Agropecuarias (INTA), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Modesta Victoria 4450, CP8400, Bariloche, Río Negro, Argentina.

⁴ Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina.

* Estos autores contribuyeron de manera equivalente a este trabajo y comparten la autoría principal y mail de correspondencia.

* Autores corresponsales: <matias.soto@comahue-conicet.gob.ar> <lucianaebrecht@comahue-conicet.gob.ar>

Resumen

Los hongos ectomicorrícicos (HEcM) son esenciales para las plantas y los ecosistemas, especialmente luego de grandes disturbios como los incendios. Los bosques y matorrales Andino-patagónicos tienen asociados a su dinámica el fuego como disturbio natural, aunque en la actualidad los incendios ocurren de manera más frecuente e intensa. Los estudios

► Ref. bibliográfica: Soto-Mancilla, M.; Ebrecht, A. L.; Franzese, J.; El Mujtar, V.; Fernández, N. V. 2025. Efecto del fuego sobre las comunidades de ectomicorrizas asociadas a *Nothofagus antarctica* (Nothofagaceae) en condiciones de campo y vivero. *Lilloa* 62 – Suplemento N° 2: "Interacciones biológicas en un mundo cambiante": 131-156. doi: <https://doi.org/10.30550/j.lil/2138>

► Recibido: 5 de marzo 2025 – Aceptado: 15 de mayo 2025 – Publicado: 27 de junio 2025.

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



OPEN ACCESS

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

sobre las comunidades de HEcM suelen realizarse en condiciones de campo o de vivero, siendo la utilización conjunta de ambos enfoques poco frecuente. En este trabajo se compararon los efectos del fuego sobre la colonización, abundancia, diversidad taxonómica y funcional de comunidades de HEcM asociadas a *Nothofagus antarctica* (ñire) a través de dos enfoques complementarios: 1) luego de un incendio en condiciones naturales de campo y 2) mediante quemas experimentales en vivero. Se observó que mientras los porcentajes de colonización sólo se vieron afectados negativamente por el fuego en condiciones de campo, este disturbio impactó de forma negativa en la riqueza, diversidad taxonómica y composición de las comunidades de HEcM en plantas tanto de campo como de vivero. La diversidad funcional (tipos exploratorios) también se vio afectada por el fuego, reduciéndose la ocurrencia y abundancia de ectomorfortipos con mayor complejidad estructural. Conocer la dinámica de las comunidades de HEcM del suelo es relevante, debido a que pueden ayudar a los ecosistemas a recomponerse luego de los incendios, los cuales se proyectan más severos y frecuentes en la región.

Palabras clave: Hongos simbiotes; incendios forestales; matorral nativo; ñire; quema experimental.

Abstract

Ectomycorrhizal fungi (EcMF) are essential for plants and ecosystems, especially after major disturbances such as wildfires. Fire is a natural disturbance associated with the dynamics of Andean-Patagonian forests and shrublands; however, its frequency and intensity are currently increasing. Studies on EcMF communities are typically conducted under either field or nursery conditions, even though a combination of both approaches is uncommon. In this study, we compared the effects of fire on colonization, abundance, taxonomic and functional diversity of the EcMF communities associated with *Nothofagus antarctica* (ñire) using two complementary approaches: 1) after a wildfire under natural field conditions and 2) after experimental burns in a nursery experiment. While colonization rates were negatively affected by fire only under field conditions, this disturbance also negatively impacted the richness, taxonomic diversity, and composition of EcMF communities in both field and nursery plants. Functional diversity (exploration types) was also affected by the fire, leading to a reduction in the occurrence and abundance of ectomorphotypes with greater structural complexity. Understanding the dynamics of soil EcMF communities dynamics is relevant because they can help ecosystem recovery after wildfires, which are expected to become more severe and frequent in the region.

Keywords: Experimental burn; native shrubland; ñire; symbiotic fungi; wildfires.

INTRODUCCIÓN

Los hongos micorrícicos son uno de los grupos de hongos más importantes en los suelos, ya que forman asociaciones generalmente mutualistas con las raíces de las plantas (Smith y Read, 2008; Brundrett y Tadersoo, 2018). Esta relación simbiótica suele beneficiar a las plantas al facilitar el acceso a agua y nutrientes minerales del suelo, así como al aumentar su resistencia a distintos tipos de estrés bióticos y abióticos (p. ej., patógenos, sequía; Smith y Read, 2008; Tadersoo *et al.*, 2020). A cambio, los hongos obtienen productos carbonados derivados de la fotosíntesis y un hábitat adecuado para su desarrollo y reproducción (Smith y Read, 2008). Es posible distinguir entre dos grandes grupos de micorrizas: las endomicorrizas, que se desarrollan en el interior de las raíces, entre y dentro de las células corticales; y las ectomicorrizas (EcM), que forman una red intercelular en el córtex radical (red de Hartig) sin penetrar en el interior de sus células y además un manto hifal rodeando el exterior de las raíces finas de las plantas, lo que cambia su morfología (Smith y Read, 2008). Estos ápices modificados por hongos ectomicorrícicos (HEcM) se pueden agrupar en base a sus características morfológicas en grupos llamados ectomorfortipos.

Los ectomorfortipos también pueden clasificarse según la forma en la que exploran el suelo, lo que se conoce como tipo de exploración. El tipo de exploración es un rasgo funcional que vincula la presencia, morfología y diferenciación del micelio extraradical (hifas emanantes y cordones hifales denominados rizomorfos) que se proyecta desde el manto fúngico hacia el suelo, y que se asocia con diferentes estrategias de adquisición de nutrientes. Desde una perspectiva funcional, el tipo de exploración determina la capacidad de las EcM para colonizar nuevas raíces, formar redes micorrícicas o buscar, adquirir y transportar recursos (Agerer, 2001).

El establecimiento, el crecimiento y la supervivencia de diversas especies forestales de importancia a nivel global dependen de las EcM, incluidas las especies que se encuentran en los bosques templados y matorrales del hemisferio Sur (Smith y Read, 2008; Fernández *et al.*, 2015; Brundrett y Tadersoo, 2018). En particular, los bosques templados y matorrales Andino-patagónicos de América del Sur se caracterizan por la dominancia de especies de la familia Nothofagaceae (Donoso *et al.*, 2006). Los suelos de estos ambientes están compuestos por cenizas volcánicas (Andisoles), que se caracterizan por tener una alta capacidad de estabilizar materia orgánica, retener agua, amortiguar el pH y mantener bajos los niveles de fósforo (P) biodisponible para las plantas (Mazzarino y Gobbi, 2005; Fernández *et al.*, 2013). Las especies de *Nothofagus* poseen raíces ampliamente colonizadas por EcM (Nouhra *et al.*, 2013; Fernández *et al.*, 2015; Floriani *et al.* 2024), las cuales son sumamente eficientes en la absorción de P. Por lo tanto, esta simbiosis se considera una adaptación clave para el establecimiento de *Nothofagus* en estos suelos con baja biodisponibilidad de P (Mazzarino y Gobbi, 2005; Diehl *et al.*, 2008).

El fuego es un disturbio natural asociado a la dinámica de los bosques y matorrales Andino-patagónicos (Veblen *et al.*, 1996). Sin embargo, en la actualidad, y debido al cambio global y al creciente impacto antrópico, estos ambientes se ven afectados por fuegos más frecuentes y de mayor intensidad (Alauzis *et al.*, 2004; Kitzberger *et al.*, 2022). Además, esta región presenta una estacionalidad climática marcada y la temporada de incendios coincide con el periodo de mayor déficit hídrico, que se concentra en los meses de verano (Kitzberger y Veblen, 2003). Muchos de los efectos de los incendios sobre los ecosistemas son directos, como la pérdida de biomasa vegetal y la abundancia y diversidad de los organismos del suelo, así como también la combustión del horizonte orgánico. Otros efectos son indirectos, como el aumento de la insolación del suelo y la disminución del albedo (Certini, 2005). Los organismos del suelo se ven afectados tanto por los efectos directos como indirectos (Adkins *et al.*, 2020; Dove y Hart, 2017; Chávez *et al.*, 2020).

Si bien luego de un incendio generalmente se observa una disminución de la riqueza y diversidad de hongos del suelo, también se han registrado efectos neutros o positivos sobre la diversidad fúngica (Cairney y Bastias, 2007; Dove y Hart, 2017). La variabilidad en las respuestas de las comunidades fúngicas del suelo puede depender de la severidad y frecuencia de los incendios (Dove y Hart, 2017), pero también de la capacidad de los hongos para tolerar las altas temperaturas, siendo algunos capaces de formar estructuras de resistencia como esporas o esclerocios (Neary *et al.*, 1999; Cairney y Bastias, 2007; Dove y Hart, 2017; Adkins *et al.*, 2020). En particular, el calentamiento del suelo es el principal factor que afecta a las comunidades de HEcM, ya que generalmente provoca una disminución de su biomasa (Stendell *et al.*, 1999; Vásquez-Gassibe *et al.*, 2016) y cambios significativos en la estructura de sus comunidades (Cairney y Bastias, 2007; Dove y Hart, 2017).

Nothofagus antarctica (G. Forst.) Oerst es una especie dominante en los matorrales Andino-patagónicos, extendiéndose latitudinalmente desde los 36° 30' hasta los 56° 00' S y altitudinalmente desde el nivel del mar hasta los 2.000 m s.n.m (Bahamonde *et al.*, 2011). Esta especie presenta sus raíces altamente colonizadas por EcM (Carron, 2021; Fernández *et al.*, 2022; Soto-Mancilla, 2022; Ebrecht, 2023), y el nivel de colonización suele depender de diversos factores ambientales o intrínsecos de las plantas, como el estado fisiológico o la edad de los individuos (Fernández *et al.* 2015; Moguilevsky, 2024). La propagación de *N. antarctica* depende principalmente de la reproducción vegetativa, produciendo rebrotes de raíz y de raíces adventicias desde ramas parcialmente enterradas (Veblen *et al.*, 1996), aunque esta capacidad puede reducirse luego de incendios intensos (Cóbar-Carranza *et al.*, 2014). Por lo tanto, luego de un fuego intenso es probable que se requiera de una recolonización desde semillas de ejemplares en pie debido a una disminución de la capacidad de rebrote o bien de procesos de restauración activa a partir de plantas cultivadas en vivero.

Dado que la regeneración natural por semillas es baja (Donoso *et al.*, 2006), una forma factible de estudiar el impacto de los incendios sobre las plántulas o estadíos de desarrollo tempranos de esta especie es mediante su cultivo en vivero.

Los ensayos en vivero son una herramienta valiosa para generar información novedosa que complementa aquella obtenida en campo. Estos ensayos simplifican la influencia de los factores ambientales, permitiendo enfocarse en variables particulares (p. ej., sequía, disponibilidad de nutrientes) o atributos específicos de la especie en estudio (Fernández *et al.*, 2022). El objetivo de este trabajo fue evaluar cómo el fuego afecta a la abundancia y la estructura de las comunidades de HEcM (riqueza, diversidad taxonómica y funcional) asociados a las raíces de *N. antarctica* en matorrales Andino-patagónicos mediante dos aproximaciones metodológicas complementarias: 1) en campo y en individuos adultos bajo condiciones naturales en sitios afectados o no afectados por un incendio forestal, y 2) bajo condiciones controladas de vivero, en plántulas que crecieron en suelo quemado y no quemado.

MATERIALES Y MÉTODOS

Especie de estudio

Nothofagus antarctica (ñire) es una especie leñosa caducifolia que se encuentra ampliamente distribuida en la región Andino-patagónica de Argentina y Chile (Donoso *et al.*, 2006). Esta especie tiene una de las menores tasas de germinación entre las especies de *Nothofagus* en América (Donoso *et al.*, 2006), ya que tiene semillas con poca capacidad germinativa (Salinas *et al.*, 2014). Por tanto, es de las especies de *Nothofagus* que más depende de la reproducción vegetativa, estrategia que le permite regenerarse con relativa rapidez luego de los incendios, incluso llegando a ser la especie dominante (Veblen *et al.*, 1996). Sin embargo, la capacidad de rebrote de *N. antarctica* puede estar limitada por la intensidad del incendio (Cóbar-Carranza *et al.*, 2014). Un aspecto relevante a considerar es la capacidad de esta especie de asociarse con HEcM, tanto en condiciones de campo como de vivero (Carron, 2021; Fernández *et al.*, 2022; Soto-Mancilla, 2022; Ebrecht, 2023); por ende resulta importante entender las dinámicas de esta asociación en distintos contextos de fuego.

Diseño experimental

En este trabajo se evaluaron las variaciones de las comunidades de HEcM de *N. antarctica* mediante dos enfoques complementarios definidos según la procedencia de las plantas de estudio: condiciones naturales de campo y ensayos en vivero. En ambos enfoques se incluyeron dos tratamientos relacionados con el estado del suelo: 1) quemado y 2) no quemado. A continuación, se describen las actividades realizadas para cada enfoque.

Estudio a campo.— El estudio a campo se llevó a cabo en la región del Noroeste patagónico, específicamente en el paraje Cuesta del Ternero, próximo a El Bolsón (Río Negro, Argentina). En este sitio, el día 24 de enero del 2021 se inició un incendio de origen antrópico, que prosiguió hasta su extinción un mes después, afectando diferentes tipos de ecosistemas nativos (bosque, matorral y estepa) (Mohr Bell, 2021). Aproximadamente 6.300 ha fueron afectadas y, en términos de la superficie total quemada, los matorrales de *N. antarctica* corresponden a los tipos de ecosistemas más afectados (793 ha); donde el fuego fue severo o moderado (Mohr Bell, 2021).

En diciembre de 2021, diez meses después del incendio, se definieron en Cuesta del Ternero dos sitios de muestreo en función de su condición luego del incendio: quemado ($41^{\circ}52'43.31''S$, $71^{\circ}26'40.78''O$, elevación 607 m snm) y no quemado ($41^{\circ}52'43.05''S$, $71^{\circ}26'41.62''O$, elevación 605 m snm). En cada sitio se eligieron al azar cinco individuos vivos de *N. antarctica* que estaban a una distancia no menor a 50 m entre sí. De estos individuos se tomaron tres submuestras de suelo y raíces con un sacabocado de 20 cm de profundidad. En el sitio quemado los ejemplares a partir de los cuales se colectaron las raíces correspondieron a plantas quemadas de *N. antarctica* que sobrevivieron al incendio y que se encontraban rebrotando al momento del muestreo. Las tres submuestras tomadas alrededor de cada individuo fueron combinadas, homogeneizadas y reservadas hasta su procesamiento en el laboratorio. Las muestras fueron cernidas en un tamiz con malla de 2 mm para separar las raíces del suelo circundante. Estas fueron lavadas con agua corriente, secadas y conservadas a $-10^{\circ}C$ hasta su análisis, el cual se describe en la sección tres.

Estudio en vivero.— Para llevar a cabo el ensayo en vivero se recolectó suelo de matorral nativo del noroeste patagónico con dominancia de *N. antarctica* el cual no presentó indicios de haber sufrido disturbios recientes por fuego. El suelo se recolectó luego de la remoción de la hojarasca mediante sacabocados de 10 cm de diámetro y 15 cm de profundidad procurando mantener la estructura del mismo lo más intacta posible, ya que se ha demostrado que los hongos del suelo pueden llegar a presentar una fuerte estratificación vertical (Clemmensen et al., 2014; Taylor et al., 2014; Day et al., 2019). Se rellenaron un total de 20 macetas metálicas de 1 L con suelo de matorral respetando su estructura vertical. El suelo recolectado y colocado en las macetas metálicas se dejó secar durante dos días para que pierda humedad antes de realizar las quemas experimentales, ya que los incendios suelen ocurrir en verano cuando la humedad del ambiente y del suelo son bajas (Castillo et al., 2003).

Las 20 macetas fueron subdivididas de forma aleatoria en dos grupos de igual número. Cada grupo correspondió a un tratamiento: quemado (temperatura superficial aproximada de $900^{\circ}C$) y control (suelo sin quemar). La selección de la temperatura de quema del suelo se definió considerando las temperaturas registradas en ecosistemas mediterráneos durante

un evento de fuego. Para incendios forestales se estima que la temperatura máxima del suelo en superficie puede alcanzar los 200-300 °C, aunque en presencia de combustible como troncos y ramas gruesas es común que se alcancen los 500-700 °C, llegando a superar, esporádicamente, los 1500 °C (Urretavizcaya *et al.*, 2005). Para simular las condiciones experimentadas durante un evento natural de fuego de alta intensidad, las llamas se proporcionaron con un soplete desde la parte superior de la maceta. De esta manera, las mayores temperaturas se registraron en la superficie, con una disminución gradual a medida que aumentó la profundidad del sustrato. Para registrar la temperatura del suelo se utilizaron termocuplas tipo K conectadas a un datalogger. El fuego se proporcionó hasta que la temperatura superficial del suelo se mantuvo constante durante 30 segundos (para ello, se requirió un tiempo de quema total de entre 2 y 3 minutos). Luego de las quemaduras, las macetas se dejaron enfriar durante dos días antes del trasplante de las plántulas.

Las semillas para realizar el ensayo se adquirieron en el Laboratorio de Análisis de Semillas (LAS) del Instituto de Biotecnología Esquel (InBiEs). Previamente a la colecta y quema del suelo, las semillas de *N. antarctica* fueron desinfectadas en superficie con hipoclorito de sodio al 5 % (Varela y Arana, 2011) y se estratificaron en placas de Petri estériles bajo condiciones de humedad y frío (4 °C) durante 45 días (Premoli, 1991; Varela y Arana, 2011). Una vez finalizada la estratificación, las semillas se colocaron en un sustrato inerte compuesto de partes iguales de turba y arena volcánica (1:1) para su germinación (Azpilicueta *et al.*, 2010; Schinelli Casares, 2012). Las plántulas se trasplantaron a las macetas con el suelo correspondiente a cada tratamiento (quemado / no-quemado) cuando ya poseían sus primeras hojas verdaderas (solo una plántula en suelo quemado no prosperó hasta el final del ensayo).

Se plantó una plántula por maceta, teniendo diez macetas por cada uno de los tratamientos (n = 10; 20 macetas en total). Finalmente, las macetas fueron distribuidas aleatoriamente dentro de un vivero con riego automatizado durante seis meses. Transcurrido este tiempo, las raíces fueron separadas de la parte aérea de cada plántula y lavadas con agua corriente, secadas y conservadas a -10 °C hasta su análisis, el cual se describe a continuación.

Análisis de las comunidades de hongos ectomicorrícicos

En cada una de las muestras de raíz se cuantificó el porcentaje de colonización por HEcM siguiendo el método de conteo de puntas colonizadas descrito por Grand y Harvey (1982). Además, mediante el uso de microscopio estereoscópico y óptico se observaron las características morfológicas propias de esta simbiosis (forma, color, tamaño, ramificación, textura del manto, presencia y tipo de micelio extrarradical; Agerer, 1987-2006) y en

base a ellas se construyeron grupos de similitud morfológica, denominados ectomorfortipos. Además, se clasificaron los ectomorfortipos según los tipos exploratorios en tres grupos: 1) de contacto, que carece o posee escasas hifas emanantes por lo que el micelio se limita principalmente a la superficie de las raíces, con poca extensión en el suelo circundante; 2) de corta distancia, los cuales presentan hifas emanantes que se extienden desde las raíces y exploran áreas cercanas; y 3) de mediana y larga distancia, caracterizados por presentar rizomorfos (cordones de hifas de diferente complejidad) que se extienden lejos de las raíces permitiendo explorar mayor volumen de suelo (Agerer, 2001).

Para la identificación taxonómica, se realizaron extracciones de ADN de todos los ectomorfortipos presentes en las raíces de las plantas de campo y vivero. Para ello, se colocaron 20 mL de buffer de extracción en un Eppendorf estéril, al cual se le agregaron ápices radicales colonizados de cada ectomorfortipo. Los ápices se aplastaron contra las paredes del tubo con un pilón esterilizado para romper el tejido. Los tubos se incubaron durante 10 minutos a temperatura ambiente y otros 10 minutos a 95 °C. Finalmente, se agregaron 20 μ L de una solución de BSA 3 % a cada tubo (Soto-Mancilla, 2022; Ebrecht, 2023). El ADN obtenido mediante este método fue utilizado como templado para PCR (Reacción en Cadena de la Polimerasa), utilizando los primers específicos para hongos: ITS1F (5'-CTTGGTCATTTAGAGGAACTAA-3'; Gardes y Bruns, 1993) e ITS4 (5'- TCCTCCGCTTATTGATATGC-3'; White *et al.*, 1990). La PCR se realizó bajo las siguientes condiciones: un ciclo de desnaturalización de 5 minutos a 94 °C, 35 ciclos de 30 segundos a 94 °C, 45 segundos a 50 °C, 1 minuto y 10 segundos a 72 °C, y una extensión final de 10 minutos a 72 °C. Los productos de PCR fueron separados mediante electroforesis en geles de agarosa al 1 % (p/v) y aquellos que presentaron una única banda fueron enviados a secuenciar a la empresa MACROGEN (Seúl, Corea). Las secuencias obtenidas se compararon con la base de datos pública GenBank de NCBI (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/BLAST/Blast.cgi>), utilizando la función BLASTn para la identificación de cada taxón. La asignación de especie a cada secuencia se realizó teniendo en cuenta un porcentaje de homología mayor al 97% (Nouhra *et al.*, 2013). Las secuencias fueron depositadas en la base de datos pública GenBank del NCBI y están disponibles bajo los números de acceso PQ105105-PQ105137 y PQ737335-PQ737342. La riqueza (número de taxones de HEcM por muestra) y los índices de diversidad de Shannon e inverso de Simpson se calcularon con los datos obtenidos de la secuenciación de los HEcM. Se consideraron ambos índices debido a que uno pondera principalmente las especies raras, mientras que el otro las especies dominantes, respectivamente.

Análisis estadístico

En ambas procedencias de las plantas (campo y vivero) el factor de análisis fue la condición del suelo (quemado / no-quemado) para todas las variables estudiadas. Para el porcentaje de colonización, riqueza de HEcM, diversidad de HEcM y abundancias de tipos exploratorios se emplearon modelos lineales simples, mientras que para el análisis de la proporción de ocurrencia (presencia / ausencia) de los diferentes tipos exploratorios se emplearon modelos lineales generalizados, utilizando una distribución binomial. También se llevó a cabo un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS, por sus siglas en inglés) con distancias de Bray-Curtis calculadas en función de las abundancias relativas de los taxones de HEcM. Además, se realizó un análisis de varianza multivariado permutacional (PERMANOVA) para evaluar los cambios en la composición de las comunidades de HEcM entre tratamientos. La verificación de la homogeneidad de varianza de este análisis se llevó a cabo mediante la función *betadisper*. Por último, para identificar las especies que más contribuyen a la diferenciación entre las condiciones de quema de cada procedencia se realizó un análisis de porcentaje de similitud (SIMPER, por sus siglas en inglés). Todos los análisis estadísticos se realizaron con el software R v. 4.3.2 (R Core Team, 2023). Se utilizó el paquete *lme4* para estimar los parámetros, el paquete *DHARMA* para verificar los supuestos de los modelos (Bartón, 2020), el paquete *emmeans* para las comparaciones post-hoc (Lenth, 2023), los paquetes *Vegan* y *PairwiseAdonis* para los análisis de composición de comunidades (Heine, 2023; Oksanen *et al.*, 2023), el paquete *BiodiversityR* para la estimación de los índices de diversidad (Shannon e Inverso de Simpson) y el paquete *ggplot2* para realizar los gráficos.

RESULTADOS

Todas las raíces analizadas de campo y vivero presentaron colonización por HEcM. El porcentaje de colonización por HEcM en las raíces de *N. antarctica* fue alto, encontrándose en todos los casos por encima del 70%. Sin embargo, se observaron respuestas diferentes para los tratamientos dependiendo de la procedencia de las plantas. Mientras que en el campo hubo una diferencia significativa en el porcentaje de colonización entre suelo quemado y no-quemado ($F_{1,8}=6,14$, $p=0,038$; Fig. 1A), en el vivero los porcentajes de colonización no variaron significativamente entre tratamientos ($F_{1,16}=1,28$, $p=0,273$; Fig. 1A). En términos generales, en campo los porcentajes de colonización fueron más altos que los observados en vivero (Fig. 1A).

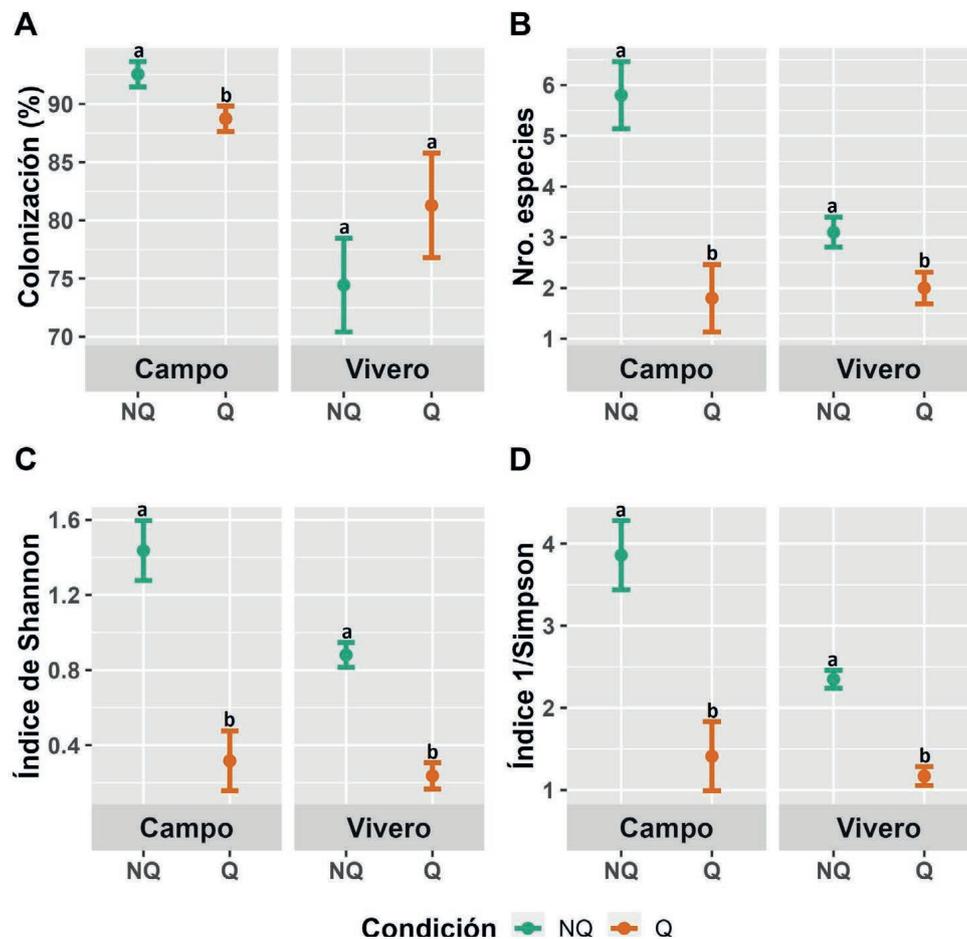


Fig. 1. A) Colonización. B) Riqueza. C) Índice de diversidad de Shannon. D) Inverso de Simpson de hongos ectomicorrícicos en raíces de *Nothofagus antarctica* en suelo no quemado (NQ) y quemado (Q) en condiciones de campo y vivero. Los puntos corresponden a la media y las barras al error estándar (n campo = 5, n vivero = 10). Las diferentes letras indican diferencias significativas.

Fig. 1. A) Colonization. B) Richness. C) Shannon diversity index. D) Inverse Simpson diversity index of ectomycorrhizal fungi in *Nothofagus antarctica* roots in unburned (NQ) and burned (Q) soils under field and nursery conditions. Points correspond to the mean and bars to the standard error (n field = 5, n nursery = 10). Different letters indicate significant differences.

Se encontraron un total de 16 especies de HEcM en las raíces de *N. antarctica* analizadas, perteneciendo cuatro al Filo Ascomycota y 12 al Filo Basidiomycota (Tabla 1). *Cenococcum geophilum* (Ascomycota) fue la única especie que se encontró tanto en plantas de campo como de vivero mientras que las restantes 15 se encontraron en condiciones de campo (ocho) o de vivero (siete). La mitad de las especies estuvieron presentes en suelos quemados, siendo *Descolea brunnea* y *Tulasnella* sp.1 (Basidiomycota) las que se encontraron exclusivamente en esta condición. Por otro lado, *Helotiaceae* sp. 1, *Cortinarius* sp. 1, *Cortinarius* sp. 3, *Hebeloma mesophaeum*, *Hysterangium* sp. 1, *Inocybaceae* sp. 1, *Thelephora terrestris* y *Tomentella* sp. 1 se hallaron únicamente en suelos no-quemados.

Tabla 1. Especies de hongos ectomicorrícicos presentes en raíces de *Nothofagus antarctica* y sus tipos exploratorios (contacto, corta y media distancia) según la condición del suelo (Q: quemado, NQ: no quemado) y la procedencia de las plantas (Campo o Vivero).

Table 1. Species of ectomycorrhizal fungi present in *Nothofagus antarctica* roots and their exploratory types (contact, short and medium distance) according to the soil condition (Q: Burned, NQ: Unburned) and plant origins (Field or Nursery).

Taxa	Tipo exploratorio	Campo		Vivero	
		NQ	Q	NQ	Q
Ascomycota					
<i>Cenococcum geophilum</i>	Corta	X		X	X
<i>Helotiaceae</i> sp. 1	Corta			X	
<i>Pyronemataceae</i> sp. 1	Corta	X	X		
<i>Ruhandiella patagonica</i>	Contacto			X	X
Basidiomycota					
<i>Cortinarius</i> sp. 1	Media	X			
<i>Cortinarius</i> sp. 2	Media	X	X		
<i>Cortinarius</i> sp. 3	Media	X			
<i>Descolea brunnea</i>	Contacto				X
<i>Hebeloma mesophaeum</i>	Media			X	
<i>Hysterangium</i> sp. 1	Media	X			
<i>Inocybaceae</i> sp. 1	Corta	X			
<i>Rickenella minuta</i>	Contacto			X	X
<i>Thelephora terrestris</i>	Corta			X	
<i>Tomentella patagonica</i>	Corta	X	X		
<i>Tomentella</i> sp. 1	Corta	X			
<i>Tulasnella</i> sp. 1	Corta				X

La riqueza de HEcM presente en las raíces de *N. antarctica*, tanto en campo como en vivero, fue mayor en el suelo no-quemado en comparación al quemado ($F_{1,8}=18,18$, $p=0,002$; $F_{1,17}=6,53$, $p=0,02$, respectivamente; Fig. 1B). Por otro lado, tanto las muestras provenientes del campo como las de vivero tuvieron índices de diversidad de Shannon ($F_{1,8}=24,56$, $p<0,001$; $F_{1,17}=44,76$, $p<0,001$, respectivamente; Fig. 1C) y del inverso de Simpson ($F_{1,8}=16,9$, $p=0,003$; $F_{1,17}=55,69$, $p<0,001$, respectivamente; Fig. 1D) significativamente más bajos en el suelo quemado con respecto al no quemado. Como puede observarse, en suelos no quemados la riqueza de HEcM y ambos índices de diversidad fueron casi el doble en el campo respecto al vivero, mientras que en los suelos quemados no se observó esta diferencia (Fig. 1B-D).

En el análisis de NMDS, para cada procedencia se observó una separación de las muestras en dos grupos. El NMDS indicó que la composición de las comunidades de HEcM se diferenciaron según la primera dimensión, siendo diferentes entre el suelo quemado y no-quemado (Fig. 2A-B). Esto puede asociarse a la condición de quema del suelo, lo cual fue confirmado por el PERMANOVA para ambas procedencias (campo: $F_{1,9}=6,98$; $p=0,01$; vivero: $F_{1,18}=88,91$; $p<0,001$).

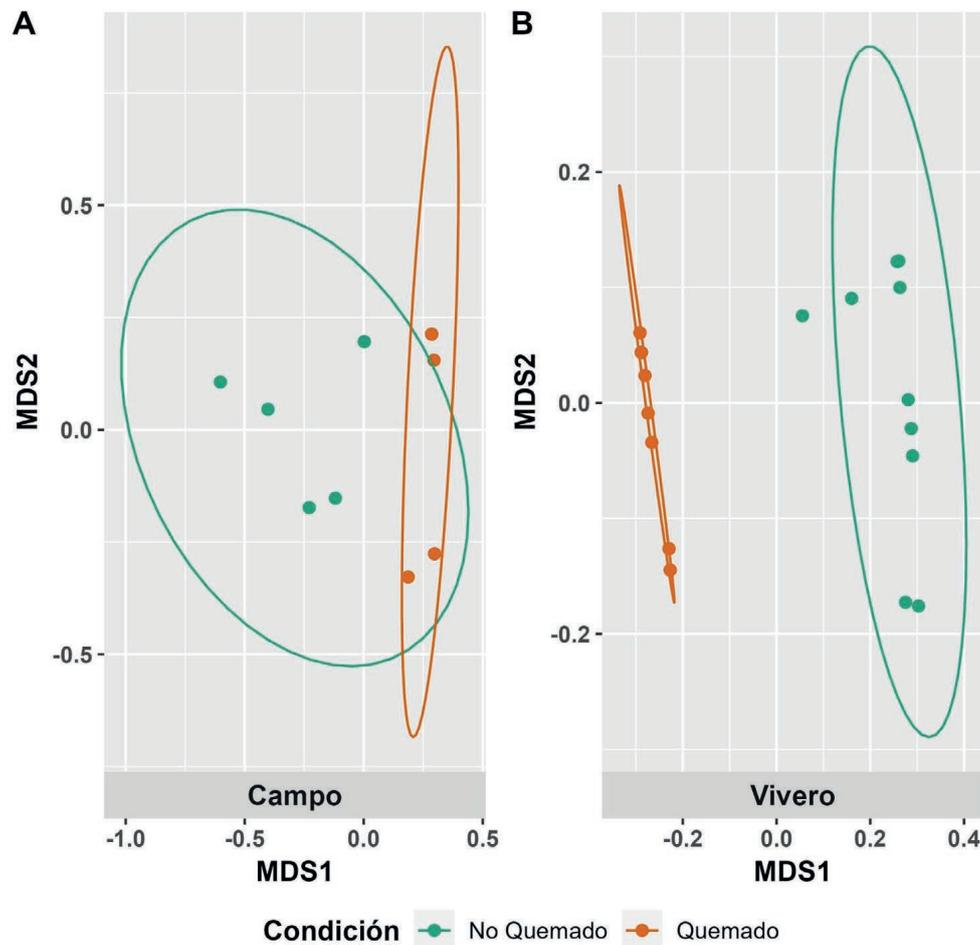


Fig. 2. NMDS de las comunidades de hongos ectomicorrícicos de *Nothofagus antarctica* según la condición del suelo (No quemado / Quemado) y procedencia de las plantas, (A) campo y (B) vivero (n campo = 5, n vivero = 10).

Fig. 2. NMDS of ectomycorrhizal fungal communities of *Nothofagus antarctica* according to soil condition (Unburned / Burned) and plant origin (A) field and (B) nursery conditions (n field = 5, n nursery = 10).

El análisis SIMPER mostró que en vivero, *Rickenella minuta* y *Thelephora terrestris* fueron las principales especies asociadas con la disimilitud de las comunidades de HEcM entre las condiciones de quemado y no-quemado (con una contribución del 45,3% y 42,3% a la disimilitud, respectivamente; Fig. 3). Mientras que en campo, *Tomentella patagonica*, *Inocybaceae* sp. 1, *Cortinarius* sp. 2 e *Hysterangium* sp. 1 fueron las principales especies asociadas con la disimilitud de las comunidades de HEcM entre quemado y no-quemado (con una contribución del 36,2%, 16,5%, 15,7% y 9,2% a la disimilitud, respectivamente; Fig. 3). En vivero, se observó que en suelos no-quemados *Rickenella minuta* y *Thelephora terrestris* presentaron abundancias relativas semejantes, mientras que en suelos quemados *Rickenella minuta* aumentó su abundancia relativa (Fig. 3).

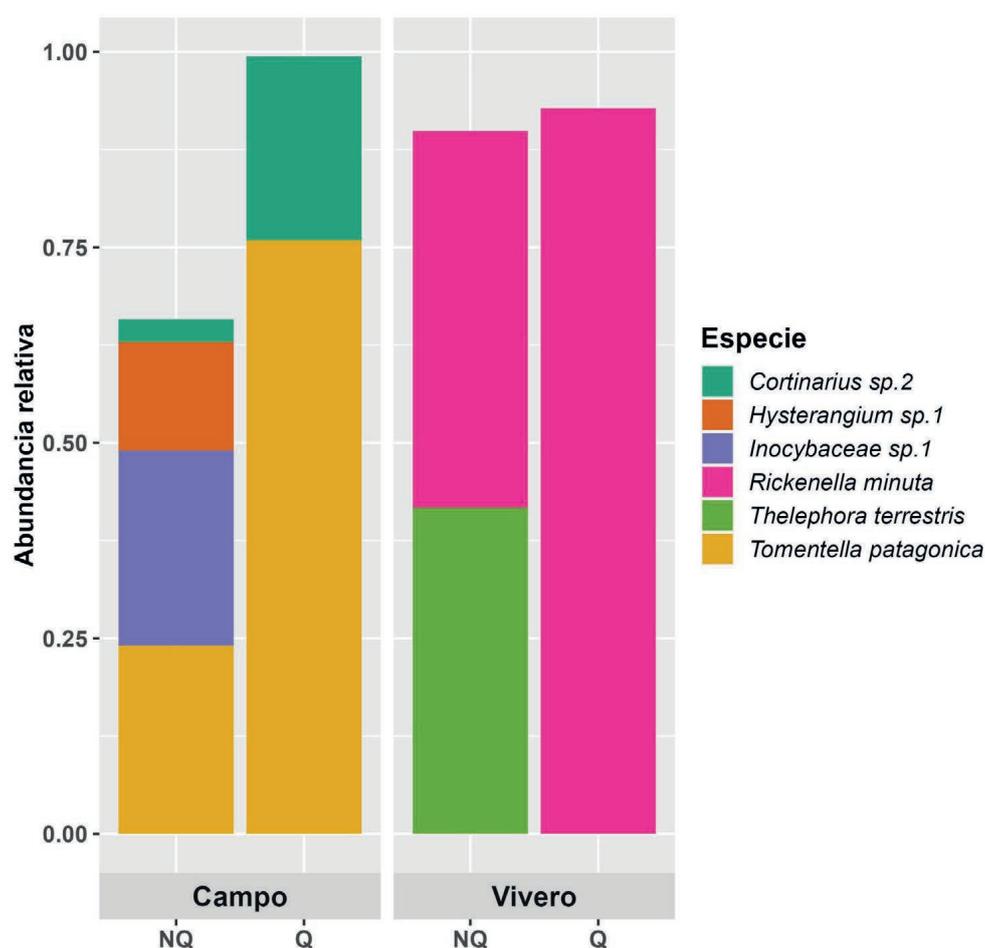


Fig. 3. Abundancia relativa apilada de las especies de hongos ectomicorrícicos que explican más del 70% de la variación, encontrados en raíces de *Nothofagus antarctica* según la condición de quema del suelo (NQ = no quemado, Q = quemado) y la procedencia de las plantas (campo o vivero).

Fig. 3. Stacked relative abundance of ectomycorrhizal fungal species that explain more than 70% of the variation, found in *Nothofagus antarctica* roots according to soil burning condition (NQ = unburned, Q = burned) and plant origin (field or nursery).

Por otro lado, en el suelo de campo no-quemado se observó una gran abundancia de *Tomentella patagonica* e *Inocybaceae sp. 1*, con una menor abundancia relativa de *Hysterangium sp. 1* y *Cortinarius sp. 2*; aunque en suelos quemados *T. patagonica* y *Cortinarius sp. 2* aumentaron sus abundancias relativas (Fig. 3).

De las 16 especies identificadas de HEcM en todas las muestras, tres (19%) corresponden al tipo de exploración de contacto, ocho (50%) de corta distancia y cinco (31%) de media distancia (Tabla 1). Los ectomorfortipos de contacto estuvieron presentes en las raíces de todas las plántulas de vivero, no observándose diferencia en la proporción de ocurrencia (número de plantas en las que estuvieron presentes) según la condición del suelo ($X^2_{1,17}=4,28$; $p=0,999$; Fig. 4A). Este tipo de ectomorfortipo no fue hallado en las raíces de las plantas provenientes del campo (Fig. 4A).

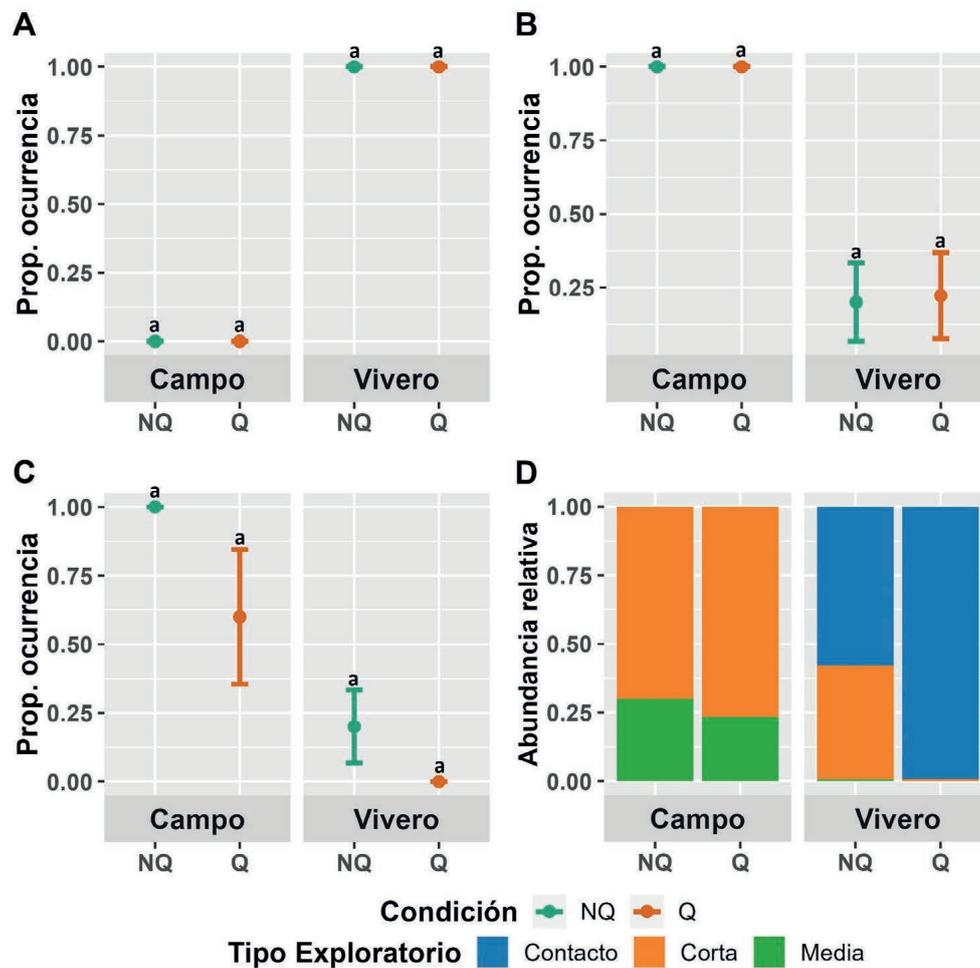


Fig. 4. Proporción de ocurrencia de los tipos exploratorios de contacto (A), corta distancia (B) y media distancia (C) encontrados en raíces de *Nothofagus antarctica* en suelos no quemados (NQ) y quemados (Q) en campo y vivero. Abundancia relativa de cada tipo exploratorio (D). Los puntos corresponden a la media y las barras al error estándar (n campo = 5, n vivero = 10). Las diferentes letras indican diferencias significativas.

Fig. 4. Proportion of occurrence for exploratory type; contact (A), short distance (B) and medium distance (C) found in *Nothofagus antarctica* roots in unburned (NQ) and burned (Q) soils under field and nursery conditions. Relative abundance of each exploratory type (D). Points correspond to the mean and bars to the standard error (n field = 5, n nursery = 10). Different letters indicate significant differences.

La proporción de ocurrencia de ectomorfotipos de corta y media distancia tampoco varió según la condición del suelo en las muestras de campo (corta: $X^2_1=4,28$; $p=0,999$; media: $X^2_1=6,73$; $p=0,070$; Fig. 4B y 4C) ni en las de vivero (corta: $X^2_1=19,54$; $p=0,905$; media: $X^2_1=10,01$; $p=0,095$; Fig. 4B y 4C).

Por último, con respecto a la abundancia relativa de cada tipo exploratorio, se observó que los ectomorfotipos de corta distancia fueron los dominantes en campo, mientras que en el vivero los más abundantes fueron los de contacto (Fig. 4D).

Si bien en las raíces de las plantas de campo la abundancia de ectomorfotipos de corta distancia tendió a aumentar y la de media distancia a disminuir en suelos quemados, las diferencias no fueron significativas ($F_{1,8}=0,174$, $p=0,687$; $F_{1,8}=0,173$, $p=0,687$, respectivamente; Fig. 4D). En cuanto a las plantas de vivero, la abundancia de ectomorfotipos de contacto se incrementó luego de la quema ($F_{1,17}=305,77$, $p<0,001$; Fig. 4D), mientras que los de corta distancia disminuyeron significativamente ($F_{1,17}=302,46$, $p<0,001$; Fig. 4D). La abundancia de ectomorfotipos de media distancia no presentó variaciones significativas ($F_{1,17}=1,607$, $p=0,222$; Fig. 4D).

DISCUSIÓN

En este trabajo se estudió el efecto que tuvo el fuego sobre las ectomicorizas (colonización, riqueza, diversidad taxonómica y funcional) de *N. antarctica* según dos enfoques: 1) en ejemplares de *N. antarctica* en un matorral nativo que sufrió un incendio forestal y 2) en plántulas en un ensayo de vivero con quema experimental.

La colonización ectomicorrícica en las raíces de *N. antarctica* mayor al 70% en todos los casos coincide con lo reportado para especies del género *Nothofagus* en Patagonia (Longo *et al.*, 2011, Fernández *et al.*, 2022). El fuego no afectó la colonización ectomicorrícica en las raíces de las plántulas de vivero, pero si disminuyó el porcentaje de colonización para las plantas a campo. Que en vivero la colonización luego del fuego no se haya visto afectada puede deberse a que, tanto en campo como en vivero, el impacto del fuego disminuye con la profundidad del suelo, así los horizontes más profundos pueden actuar como reservorio de esporas y/o micelio para permitir una colonización rápida luego de un incendio (Yang *et al.*, 2020). Es posible que el tiempo de quema durante el experimento no haya sido suficiente para afectar la fracción más profunda de las macetas. Por otro lado, que en campo las plantas del sitio quemado hayan presentado una menor colonización, puede estar explicado por la intensidad y duración del fuego, ya que en campo existe mayor cantidad de material combustible llegando a generar altas temperaturas durante tiempos más prolongados que los utilizados en el ensayo a vivero (Hanan *et al.*, 2022).

El hecho de que la riqueza y diversidad de HEcM fueran mayores en suelos no quemados, tanto en condiciones de campo como de vivero, coincide con lo reportado por Longo *et al.* (2011). Estos autores observaron diferencias en la riqueza y diversidad de HEcM en bosques maduros monoespecíficos de *N. pumilio* de Patagonia afectados por incendios de alta intensidad, pero sólo para el sitio con menor tiempo transcurrido desde el incendio (6-7 años). En el mismo trabajo, no se encontraron diferencias en la riqueza, diversidad y colonización por HEcM entre quemado y no quemado en aquellos sitios con mayor tiempo desde el incendio (10 años).

Por otro lado, los resultados obtenidos coinciden con el meta-análisis de Dove y Hart (2017), en el que se reporta una disminución significativa de la riqueza de HEcM en ambientes de matorral templado a causa del fuego. Aunque hay que considerar que el estudio de Dove y Hart (2017) también revela que los resultados varían según los grupos de hongos y metodologías empleadas en la evaluación de la riqueza. La disminución en los valores de los índices de diversidad en suelo quemado muestra que las comunidades de HEcM asociadas a las raíces de *N. antarctica* se vuelven menos equitativas, encontrándose dominadas por un reducido número de especies. Esto también explica el cambio observado por efecto del fuego en la estructura de las comunidades de HEcM, tanto en campo como vivero. Es así como el fuego puede actuar como un agente selectivo, propiciando a aquellas especies que presentan adaptaciones a las altas temperaturas y/o que sean tolerantes a las condiciones post-fuego (Neary *et al.*, 1999; Cairney y Bastias, 2007; Dove y Hart, 2017; Adkins *et al.*, 2020).

El hecho de que la colonización ectomicorrícica fue mayor en los ejemplares de campo y de que la composición de las comunidades de HEcM variara entre las procedencias de las plantas puede deberse a los distintos tipos de inóculo presentes en el sustrato en el que se desarrollaron las mismas. En el campo se estudiaron individuos cuyas raíces contaban con un nivel de colonización previo y se encontraban asociadas a redes micorrícicas pre-existentes, las cuales facilitan la colonización y promueven la diversidad de HEcM (Simard *et al.*, 2012). Por el contrario, las plántulas en vivero fueron colonizadas únicamente a partir del inóculo disponible en el suelo en forma de propágulos (esporas, fragmentos de micelio o de raíces colonizadas), ya que durante la recolección del suelo para el ensayo (mediante sacabocado) las redes micorrícicas se ven afectadas negativamente por disrupción de las mismas, lo que explicaría la menor colonización y diversidad de HEcM en estas plantas. Por otro lado, en el vivero las condiciones de temperatura y humedad suelen ser más estables que en el campo, favoreciendo el crecimiento de algunas especies de HEcM con respecto a otras (Rudawska *et al.*, 2006). Por ejemplo, es posible que especies de HEcM poco competitivas en condiciones naturales se beneficien bajo las condiciones del vivero, ya que la competencia entre HEcM puede ser contexto dependiente (Fernández *et al.*, 2013, Moeller y Peay, 2016, Rudawska *et al.*, 2006), contribuyendo así a las diferencias observadas en la composición de los HEcM de cada procedencia. Para explicar estas diferencias, también debe considerarse la edad de las plantas, ya que se ha observado en *Nothofagus* de Patagonia que los adultos en condiciones naturales tienden a presentar mayores porcentajes de colonización que las plántulas (Fernández *et al.* 2015; Fernández *et al.* 2022; Moguilevsky, 2024). Estos hechos también explicarían que, en el caso de plantas no sometidas al fuego, la riqueza y diversidad de HEcM haya sido superior en los ejemplares de campo con respecto a los de vivero, junto a factores anteriormente discutidos como la edad de las plantas y el contexto ambiental.

Entre las especies identificadas en este trabajo, hay especies de Pyronemataceae, *Cortinarius* y *Rickenella* y *T. patagonica* que son tolerantes al fuego y se las han encontrado en ambientes post-incendio (Buscardo *et al.*, 2010; Hernández-Rodríguez *et al.*, 2013; Smith *et al.*, 2015; Enright *et al.*, 2022). Incluso se han clasificado a diferentes especies de la familia Pyronemataceae como pirófilas, ya que se han detectado cuerpos fructíferos rápidamente en sitios que han sufrido un incendio reciente (Enright *et al.*, 2022) y cuentan con adaptaciones al fuego. Por ejemplo, algunas especies del género *Pyronema* (Pyronemataceae) y *Cortinarius* (Cortinariaceae) son capaces de formar esclerocios (estructuras de resistencia) que podrían ser termotolerantes (Smith *et al.*, 2015; Enright *et al.*, 2022), lo que explicaría su tolerancia a este disturbio. Respecto a *T. patagonica*, no se han encontrado reportes sobre la formación de estructuras de resistencia o sobre su presencia en alguna especie de *Nothofagus* post-fuego. Sin embargo, hay registros de especies del género *Tomentella* en condiciones post-incendio en otros ecosistemas (Buscardo *et al.*, 2010). Estas características podrían explicar el cambio en la abundancia relativa de estas especies, ya que varias de éstas aportan a explicar las diferencias entre ambas condiciones del suelo en campo y vivero. Hasta el momento, no hemos hallado reportes sobre la presencia de especies de Pyronemataceae y *T. patagonica* en ejemplares de *Nothofagus* post-fuego, por lo que este trabajo aporta información novedosa también en este aspecto. En cuanto a las especies cosmopolitas, *C. geophilum* y *Thelephora terrestris* han sido frecuentemente registradas en etapas tempranas post-fuego (Cowan *et al.*, 2016; Glassman *et al.*, 2016; Pulido-Chavez *et al.*, 2021). De hecho, algunas especies de *Cenococcum* y *Thelephora* son capaces de tolerar temperaturas por encima de los 700 °C (Cowan *et al.*, 2016). Por lo que la ausencia de éstas especies en condición de quemado en este trabajo resulta llamativa y requiere de mayores estudios.

Si bien la cosmopolita *C. geophilum* fue la única especie que se encontró tanto en campo como en vivero, todas las especies de HEcM identificadas son frecuentes en raíces del género *Nothofagus* (Fernández *et al.*, 2022; Floriani *et al.*, 2024). Algunas especies, como *R. patagonica* anteriormente identificada como *Peziza* sp. (Fernández *et al.*, 2013), se ha observado principalmente en plántulas y asociada a estadios sucesionales tempranos (Fernández *et al.*, 2013; Kraisitudomsook *et al.*, 2019). Por el contrario, las del género *Cortinarius* suelen ser comunes en individuos adultos o en plántulas que se desarrollan en estrecha relación con las redes micorrícicas de éstos (Moguilevsky, 2024), por lo que suelen aparecer más tarde en la sucesión ectomicorrícica (LeDuc *et al.*, 2013). Esto demuestra que las comunidades de HEcM en las raíces de los ejemplares de campo se asemejan más a las de individuos adultos o de sucesión tardía que a las plántulas de vivero, las cuáles están en estadios tempranos del proceso de sucesión. Por lo tanto, es evidente la importancia de las raíces y capas profundas del suelo como reservorio natural de estos hongos simbioses y para la óptima recuperación de la vegetación post-fuego.

Los tipos exploratorios pueden ser utilizados como indicadores de las estrategias de obtención de recursos que presentan los HEcM. Las especies vegetales ectomicorrícicas suelen poseer diferentes tipos exploratorios simultáneamente, ya que cada uno le brinda diferentes beneficios (Agerer, 2001). Una de las hipótesis propuestas para explicar la dominancia de HEcM de contacto en plántulas de vivero es su menor costo de carbono para la planta huésped (Fernández *et al.*, 2017). Por lo tanto, EcM de contacto podrían ser más propicias durante el desarrollo temprano de las plántulas, las cuales invierten la mayor parte de sus recursos en el crecimiento. Asimismo, la mayor prevalencia de este tipo exploratorio en plantas de vivero puede estar relacionada con la mayor disponibilidad de agua y, por lo tanto, menor necesidad de explorar el suelo en búsqueda de la misma. En este sentido, algunos trabajos han observado que los tipos de exploración de contacto se encuentran presentes en un amplio rango ambiental, pero son más frecuentes en ambientes húmedos y cálidos (Defrenne *et al.*, 2019), similares a las condiciones del vivero. En cuanto al efecto del fuego tras las quemaduras experimentales, el aumento en la abundancia de EcM de contacto en suelos quemados podría deberse a que las nuevas condiciones ambientales, como cambios en la disponibilidad de nutrientes o en las propiedades del suelo (ej. pH y conductividad), propician su desarrollo con respecto a los de corta distancia. Por otro lado, es posible que las especies de HEcM que formaban ectomorfitipos de corta distancia en vivero fueran más sensibles a las altas temperaturas.

Se ha reportado que, en condiciones naturales, luego de un incendio los tipos de exploración de media distancia suelen ser los más frecuentes (Olchowik *et al.*, 2021), ya que permiten explorar mayor volumen de suelo en búsqueda de recursos, en particular de agua, que se torna limitante luego de un incendio. Nuestros resultados contrastan con esta información, ya que se observó una dominancia del tipo exploratorio de corta distancia en todas las raíces provenientes del campo independientemente de la condición del suelo. Esta dominancia de ectomorfitipos de corta distancia podría deberse a la densidad de raíces en el suelo del matorral estudiado, ya que en áreas con alta densidad de raíces suelen desarrollarse mejor los ectomorfitipos con este tipo exploratorio (Peay *et al.*, 2011). En este trabajo la recolección de muestras se realizó en matorrales densos de *N. antarctica*, donde la densidad de raíces era elevada. Por otro lado, los ectomorfitipos de media distancia transfieren N de manera más efectiva desde la degradación de materia orgánica del suelo, pero su formación y mantenimiento conlleva altos costos metabólicos para la planta huésped (van der Linde *et al.*, 2018). En cambio, los ectomorfitipos de corta distancia son capaces de utilizar más fácilmente el N inorgánico presente en el suelo (Truong *et al.*, 2024) y requieren de un menor costo metabólico. Dado que se han observado elevados niveles de N inorgánico en los suelos luego de incendios (Prieto-Fernández *et al.*, 1998; Neary *et al.*, 1999), es de esperar que la abundancia de este tipo exploratorio sea alta tras este disturbio; ya que las

plantas podrían necesitar utilizar sus recursos eficientemente, reduciendo el aporte de energía para la formación de ectomorfotipos de alto costo, como las de media y larga distancia.

Conocer cómo cambian y se estructuran las comunidades luego de un incendio es relevante porque se genera conocimiento novedoso sobre los procesos de sucesión bajo condiciones naturales. Esta información es fundamental para comprender la dinámica de los ecosistemas y plantear posteriores estrategias de prevención, conservación y restauración. En particular para las comunidades de HEcM, los efectos a causa de este tipo de disturbios pueden durar varios años. Por ejemplo, estudios realizados cuatro años después de un incendio prescrito de intensidad media reportan aún una disminución significativa en la abundancia relativa de HEcM (Castaño *et al.* 2020). Asimismo, el metanálisis de Dove y Hart (2017) indica que los efectos de un incendio sobre las comunidades de HEcM pueden perdurar hasta dos décadas en algunos casos. Esto tiene particular importancia, ya que la presencia y diversidad de estos hongos simbiotes es fundamental para la recuperación de los suelos y la vegetación (Barreiro y Díaz-Raviña, 2021). Por lo tanto, contar con esta información en la región Andino-patagónica, donde los incendios se han tornado más frecuentes, intensos y de larga duración, afectando decenas de miles de hectáreas cada verano, es sumamente relevante y de gran importancia ecológica y aplicada.

CONCLUSIONES

Las dos aproximaciones experimentales utilizadas para evaluar cómo el fuego afecta las comunidades de HEcM asociados a *N. antarctica* en matorrales Andino-patagónicos, mostraron respuestas similares frente a los eventos de quema. Mientras que la colonización se vió negativamente afectada por el fuego únicamente en campo, la riqueza y diversidad taxonómica de los HEcM se redujo drásticamente en plantas de ambas procedencias. Además, en ambas aproximaciones se observó que luego del fuego se redujeron la ocurrencia y abundancia de tipos exploratorios de mayor complejidad estructural (de media distancia en ejemplares de campo y de corta distancia en vivero). En conjunto, estos cambios explican el marcado efecto del fuego sobre la estructura de estas comunidades de HEcM tanto en las plantas de campo como las de vivero, aunque la composición de especies entre ambas procedencias no fuese la misma.

La utilización conjunta de enfoques a campo y vivero para el estudio de las comunidades de HEcM es poco frecuente. Por lo tanto, el enfoque múltiple de este trabajo otorga una mirada más completa e integradora sobre los efectos complejos de los incendios en la colonización ectomicorrícica, la estructuración de las comunidades de HEcM y su diversidad taxonómica y funcional. Este tipo de estudios resultan fundamentales, ya que los HEcM cumplen funciones claves en los ambientes naturales y brindan numerosos

servicios ecosistémicos (provisión, regulación, soporte y culturales), por lo que son necesarios más estudios en distintas regiones afectadas por incendios en Patagonia a fin de poder comparar entre distintos contextos ecológicos y abordar de manera más integral esta problemática. Además, *N. antarctica* es una especie nativa de gran valor ecológico, económico y cultural en toda la Patagonia. Destacan aún más la importancia de este trabajo las proyecciones de ocurrencia de incendios más frecuentes y de mayor intensidad en la Patagonia argentina, principalmente como consecuencia del cambio global y el avance de las actividades antrópicas sobre los ambientes naturales.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos el financiamiento del proyecto PICT 2018-4029 con el cual fue posible realizar este trabajo, al Grupo de Genética Forestal del INTA EEA Bariloche y en particular a Alejandro Aparicio por brindarnos el espacio y herramientas necesarias para realizar el ensayo de vivero y al CONICET. Además, agradecemos a los revisores anónimos por sus valiosos comentarios, los cuales contribuyeron significativamente a la mejora de este artículo.

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran que no hay conflictos de intereses.

BIBLIOGRAFÍA

- Adkins, J., Docherty, K. M., Gutknecht, J. L. y Miesel, J. R. (2020). How do soil microbial communities respond to fire in the intermediate term? Investigating direct and indirect effects associated with fire occurrence and burn severity. *Science of the Total Environment* 745: 140957.
- Agerer, R. (1987-2006). Colour atlas of ectomycorrhizae. Einhorn-Verlag, Munich, Alemania.
- Agerer, R. (2001). Exploration types of ectomycorrhizae: a proposal to classify ectomycorrhizal mycelial systems according to their patterns of differentiation and putative ecological importance. *Mycorrhiza* 11: 107-114.
- Alauzis, M. V., Mazzarino, M. J., Raffaele, E. y Roselli, L. (2004). Wildfires in NW Patagonia: long-term effects on a *Nothofagus* forest soil. *Forest Ecology and Management* 192 (2-3): 131-142.

- Azpilicueta, M. M., Gallo, L. A., Martínez, A. y Varela, S. (2010). Manual de viverización, cultivo y plantación de Roble Pellín en el norte de la región Andino Patagónica.
- Bahamonde, H. A., Peri, P. L., Monelos, L. H. y Martínez Pastur, G. (2011). Aspectos ecológicos de la regeneración por semillas en bosques nativos de *Nothofagus antarctica* en Patagonia Sur, Argentina. *Bosque* (Valdivia) 32 (1): 20-29.
- Barreiro, A. y Díaz-Raviña, M. (2021). Fire impacts on soil microorganisms: Mass, activity, and diversity. *Current Opinion in Environmental Science & Health* 22: 100264.
- Bartón, K. (2020). DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models. R package ver. 0.4.6. <https://CRAN.R-project.org/package=DHARMA> (consultado en noviembre, 2024).
- Brundrett, M. C. y Tedersoo, L. (2018). Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. *New Phytologist* 220 (4): 1108-1115.
- Buscardo, E., Rodríguez-Echeverría, S., Martín, M. P., De Angelis, P., Pereira, J. S. y Freitas, H. (2010). Impact of wildfire return interval on the ectomycorrhizal resistant propagules communities of a Mediterranean open forest. *Fungal Biology* 114 (8): 628-636.
- Cairney, J. W. y Bastias, B. A. (2007). Influences of fire on forest soil fungal communities. *Canadian Journal of Forest Research* 37 (2): 207-215.
- Carron, A. (2021). Impacto del manejo forestal del matorral nativo en el NO patagónico sobre las comunidades microbianas del suelo y los simbiontes radicales. (Tesis de Doctorado, Universidad Nacional del Comahue. Centro Regional Universitario Bariloche).
- Castaño, C., Hernández-Rodríguez, M., Geml, J., Eberhart, J., Olaizola, J., Oria-de-Rueda, J. A. y Martín-Pinto, P. (2020). Resistance of the soil fungal communities to medium-intensity fire prevention treatments in a Mediterranean scrubland. *Forest Ecology and Management* 472: 118217.
- Castillo, M., Pedertera P. y Peña E. (2003). Incendios forestales y medio ambiente: una síntesis global. *Revista Ambiente y Desarrollo de CIPMA* 19 (3-4): 44-53.
- Certini, G. (2005). Effects of fire on properties of forest soils: a review. *Oecologia* 143 (1): 1-10.
- Chávez, D., Machuca, Á., Fuentes-Ramirez, A., Fernández, N. y Cornejo, P. (2020). Shifts in soil traits and arbuscular mycorrhizal symbiosis represent the conservation status of *Araucaria araucana* forests and the effects after fire events. *Forest Ecology and Management* 458: 117806.
- Clemmensen, K. E., Finlay, R. D., Dahlberg, A., Stenlid, J., Wardle, D. A. y Lindahl, B. D. (2014). Carbon sequestration is related to mycorrhizal fungal community shifts during long term succession in boreal forests. *New Phytologist* 205 (4): 1525-1536.

- Cóbar-Carranza, A. J., García, R. A., Pauchard, A. y Pena, E. (2014). Effect of *Pinus contorta* invasion on forest fuel properties and its potential implications on the fire regime of *Araucaria araucana* and *Nothofagus antarctica* forests. *Biological Invasions* 16: 2273-2291.
- Cowan A. D., Smith, J. E. y Fitzgerald, S. A. (2016). Recovering lost ground: effects of soil burn intensity on nutrients and ectomycorrhiza communities of ponderosa pine seedlings. *Forest Ecology and Management* 378: 160-172.
- Day, N. J., Dunfield, K. E., Johnstone, J. F., Mack, M. C., Turetsky, M. R., Walker, X. J., ... y Baltzer, J. L. (2019). Wildfire severity reduces richness and alters composition of soil fungal communities in boreal forests of western Canada. *Global change biology* 25 (7): 2310-2324.
- Defrenne, C. E., Philpott, T. J., Guichon, S. H., Roach, W. J., Pickles, B. J. y Simard, S. W. (2019). Shifts in ectomycorrhizal fungal communities and exploration types relate to the environment and fine-root traits across interior Douglas-fir forests of western Canada. *Frontiers in Plant Science* 10: 643.
- Diehl, P., Mazzarino, M. J. y 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.
- Donoso, C., Steinke, L. y Premoli, A. (2006). *Nothofagus antarctica* (G. Forster) Oerst. In: Donoso Zegers C ed. Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina. *Autoecología*. Valdivia, pp 401-410.
- Dove, N. C. y Hart, S. C. (2017). Fire reduces fungal species richness and in situ mycorrhizal colonization: a meta-analysis. *Fire Ecology* 13: 37-65.
- Ebrecht, A. L. (2023). Efecto de los incendios sobre las comunidades fúngicas a distintas profundidades del suelo en dos ecosistemas forestales nativos (Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional del Comahue. Centro Regional Universitario Bariloche).
- Enright, D. J., Frangioso, K. M., Isobe, K., Rizzo, D. M. y Glassman, S. I. (2022). Mega-fire in redwood tanoak forest reduces bacterial and fungal richness and selects for pyrophilous taxa that are phylogenetically conserved. *Molecular Ecology* 31 (8): 2475-2493.
- Fernández, N. V., Marchelli, P. y Fontenla, S. B. (2013). Ectomycorrhizas naturally established in *Nothofagus nervosa* seedlings under different cultivation practices in a forest nursery. *Microbial ecology* 66: 581-592.
- 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.
- Fernández, C. W., Nguyen, N. H., Stefanski, A., Han, Y., Hobbie, S. E., Montgomery, R. A., ... y Kennedy, P. G. (2017). Ectomycorrhizal fun-

- gal response to warming is linked to poor host performance at the boreal-temperate ecotone. *Global Change Biology* 23 (4): 1598-1609.
- Fernández, N., Fontenla, S., Fioroni, F., Soto-Mancilla, M., Carron, A., Mogueilevsky, D., ... y Mestre, M. C. (2022). Mycorrhizas in *Nothofagus* From South America: What Do We Know From Nursery and Field Experiences?. In *Mycorrhizal Fungi in South America: Biodiversity, Conservation, and Sustainable Food Production* (pp. 281-304). Cham: Springer International Publishing.
- Floriani, F. D., El Mujtar, V., Mateo, C., Sola, G., Peñalba, M. G., Sbrancia, R., ... 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.
- Gardes, M. y Bruns, T. D. (1993). ITS primers with enhanced specificity for Basidiomycetes — application to the identification of mycorrhizae and rusts. *Molecular Ecology* 2 (2): 113-118.
- Glassman, S. I., Levine, C. R., DiRocco, A. M., Battles, J. J. y Bruns, T. D. (2016). Ectomycorrhizal fungal spore bank recovery after a severe forest fire: some like it hot. *The ISME journal* 10 (5): 1228-1239.
- Grand, L. F. y Harvey, A. E. (1982). Quantitative measurement of ectomycorrhizae on plant roots. En: *Methods and Principles of Mycorrhizal Research*. Shenck NC (Ed.). American Phytopathological Society, Saint Paul: 157-164.
- Hanan, E. J., Kennedy, M. C., Ren, J., Johnson, M. C. y Smith, A. M. (2022). Missing climate feedbacks in fire models: limitations and uncertainties in fuel loadings and the role of decomposition in fine fuel accumulation. *Journal of Advances in Modeling Earth Systems* 14 (3): e2021MS002818.
- Heine, J. H. 2023. pairwiseAdonis: Pairwise Comparison Using Adonis. R package ver. 0.4.0. <https://cran.r-project.org/web/packages/pairwise/index.html> (consultado en noviembre, 2024).
- Hernández-Rodríguez, M., Oria-de-Rueda, J. A. y Martín-Pinto, P. (2013). Post-fire fungal succession in a Mediterranean ecosystem dominated by *Cistus ladanifer* L. *Forest Ecology and Management* 289: 48-57.
- Kitzberger, T. y Veblen, T. T. (2003). Influences of climate on fire in northern Patagonia, Argentina. *Fire and climatic change in temperate ecosystems of the western Americas*: 296-321.
- Kitzberger, T., Tiribelli, F., Barberá, I., Gowda, J. H., Morales, J. M., Zalazar, L. y Paritsis, J. (2022). Projections of fire probability and ecosystem vulnerability under 21st century climate across a trans-Andean productivity gradient in Patagonia. *Science of the Total Environment* 839: 156303.
- Kraisitudomsook, N., Healy, R. A., Mujic, A. B., Pfister, D. H., Nouhra, E. R. y Smith, M. E. (2019). Systematic study of truffles in the genus *Ruhlandiella*, with the description of two new species from Patagonia. *Mycologia* 111 (3): 477-492.

- LeDuc, S. D., Lilleskov, E. A., Horton, T. R. y Rothstein, D. E. (2013). Ectomycorrhizal fungal succession coincides with shifts in organic nitrogen availability and canopy closure in post-wildfire jack pine forests. *Oecologia* 172: 257-269.
- Lenth, R. V. (2023). emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. R package version 1.8.8. <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans> (consultado en noviembre, 2024).
- Longo, M. S., Urcelay, C. y 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.
- Mazzarino, M. J. y Gobbi, M. E. (2005). Indicadores de circulación de nutrientes en bosques Andino-Patagónicos. *IDIA* 21 (5):15-18.
- Moeller, H. V. y Peay, K. G. (2016). Competition-function tradeoffs in ectomycorrhizal fungi. *PeerJ* 4: e2270.
- Moguilevsky, D. (2024). Micorrizas y comunidades vegetales en bosques de *Nothofagus pumilio* afectados por la erupción del complejo volcánico Puyehue-Cordón Caulle. (Tesis de Doctorado, Universidad Nacional del Comahue. Centro Regional Universitario Bariloche).
- Mohr Bell, D. (2021). Informe de superficie afectada por el Incendio de Paraje Los Repollos - Cuesta del Ternero, El Bolsón, provincia de Río Negro. CIFAB (9).
- Neary, D. G., Klopatek, C. C., DeBano, L. F. y Ffolliott, P. F. (1999). Fire effects on belowground sustainability: a review and synthesis. *Forest Ecology and Management* 122 (1-2): 51-71.
- Nouhra, E., Urcelay, C., Longo, S. y Tedersoo, L. (2013). Ectomycorrhizal fungal communities associated to *Nothofagus* species in Northern Patagonia. *Mycorrhiza* 23 (6): 487-496.
- Olchowik, J., Hilszczańska, D., Studnicki, M., Malewski, T., Kariman, K. y Borowski, Z. (2021). Post-fire dynamics of ectomycorrhizal fungal communities in a Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) forest of Poland. *PeerJ* 9: e12076.
- Oksanen, J., F. Guillaume, D. Lyon, R. B. M. Simpson, P. Soetaert, H. y Wagner. (2023). vegan: Community Ecology Package. R package version 2.6-4. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan> (consultado en noviembre, 2024).
- Peay, K. G., Kennedy, P. G. y Bruns, T. D. (2011). Rethinking ectomycorrhizal succession: are root density and hyphal exploration types drivers of spatial and temporal zonation?. *Fungal Ecology* 4 (3): 233-240.
- Premoli, A. C. (1991). Morfología y capacidad germinativa en poblaciones de *Nothofagus antarctica* (Foster) Oerst. del noroeste andino patagónico. *Bosque* 12 (2): 53-59.
- Prieto-Fernández, A., Acea, M. J. y Carballas, T. (1998). Soil microbial and extractable C and N after wildfire. *Biology and Fertility of Soils* 27: 132-142.

- Pulido-Chavez, M. F., Alvarado, E. C., DeLuca, T. H., Edmonds, R. L. y Glassman, S. I. (2021). High-severity wildfire reduces richness and alters composition of ectomycorrhizal fungi in low-severity adapted ponderosa pine forests. *Forest Ecology and Management* 485: 118923.
- R Core Team. (2023). R: A language and environment for statistical computing. Version 4.3.2. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/> (consultado en noviembre, 2024).
- Rudawska, M., Leski, T., Trocha, L. K. y Gornowicz, R. (2006). Ectomycorrhizal status of Norway spruce seedlings from bare-root forest nurseries. *Forest Ecology and Management* 236 (2-3): 375-384.
- Salinas, S., Acuña Aroca, B., Koch, Z. y Uribe, M. (2014). Propagación sexual y asexual de Ñire *Nothofagus antarctica* (Forster) Oerst en la Patagonia Chilena.
- Schinelli Casares, T. (2012). Producción de *Nothofagus* bajo condiciones controladas. 1a Ed. Esquel: Ediciones INTA.
- Simard, S. W., Beiler, K. J., Bingham, M. A., Deslippe, J. R., Philip, L. J. y Teste, F. P. (2012). Mycorrhizal networks: mechanisms, ecology and modelling. *Fungal Biology Reviews* 26 (1): 39-60.
- Smith, M. E., Henkel, T. W. y Rollins, J. A. (2015). How many fungi make sclerotia?. *Fungal Ecology* 13: 211-220.
- Smith, S. E. y Read, D. J. (2008). Mycorrhizal symbiosis (3rd edition). Academic press.
- Soto Mancilla, M. A. (2022). Impacto de la intensidad del fuego sobre el comportamiento micorrízico y crecimiento temprano de una especie forestal nativa (*Nothofagus antarctica*) y otra exótica invasora (*Pinus contorta*) (Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional del Comahue. Centro Regional Universitario Bariloche).
- Stendell, E. R., Horton, T. R. y Bruns, T. D. (1999). Early effects of prescribed fire on the structure of the ectomycorrhizal fungus community in a Sierra Nevada ponderosa pine forest. *Mycological Research* 103 (10): 1353-1359.
- Taylor, D. L., Hollingsworth, T. N., McFarland, J. W., Lennon, N. J., Nussbaum, C. y Ruess, R. W. (2014). A first comprehensive census of fungi in soil reveals both hyperdiversity and fine-scale niche partitioning. *Ecological monographs* 84 (1): 3-20.
- Tedersoo, L., Bahram, M. y Zobel, M. (2020). How mycorrhizal associations drive plant population and community biology. *Science* 367 (6480): eabal223.
- Truong, C., Gabbarini, L. A., Moretto, A., Escobar, J. M. y Smith, M. E. (2024). Ectomycorrhizal fungi and the nitrogen economy of *Nothofagus* in southern Patagonia. *Ecology and Evolution* 14 (10): e70299.
- Urretavizcaya, M. F., Defossé, G. E. y Gonda, H. E. (2005). Cambios ambientales y restauración ecológica post incendio en bosques de *Austrocedrus chilensis*. (Tesis de Doctorado, Universidad Nacional del Comahue. Centro Regional Universitario Bariloche).

- Van der Linde, S., Suz, L. M., Orme, C. D. L., Cox, F., Andreae, H., Asi, E., ... y Bidartondo, M. I. (2018). Environment and host as large-scale controls of ectomycorrhizal fungi. *Nature* 558 (7709): 243-248.
- Vásquez-Gassibe, P., Oria-de-Rueda, J. A., Santos-del-Blanco, L. y Martín-Pinto, P. (2016). The effects of fire severity on ectomycorrhizal colonization and morphometric features in *Pinus pinaster* Ait. seedlings. *Forest Systems* 25 (1): e050-e050.
- Varela, S. A. y Arana, V. (2011). Latencia y germinación de semillas. Tratamientos pregerminativos. Serie técnica: "Sistemas Forestales Integrados". Área Forestal – INTA EEA Bariloche.
- Veblen, T. T., Donoso, C., Kitzberger, T. y Rebertus, A. J. (1996). Ecology of southern Chilean and Argentinean *Nothofagus* forests. En: T.T Veblen (Ed.), *The ecology and biogeography of Nothofagus forests* (pp. 93-353). Yale University Press.
- White, T.J., Bruns, T., Lee, S. y Taylor, J. W. (1990). Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In *PCR protocols: a guide to methods and applications*. Edited by M.A. Innis, D.H. Gelfand, J.J. Sninsky, and T.J. White. Academic Press, New York. pp. 315-322.
- Yang, T., Tedersoo, L., Lin, X., Fitzpatrick, M. C., Jia, Y., Liu, X., ... y Chu, H. (2020). Distinct fungal successional trajectories following wildfire between soil horizons in a cold-temperate forest. *New Phytologist* 227 (2): 572-587.