



Revista Chilena de Historia Natural

ISSN: 0716-078X

info@biomedcentral.com

Sociedad de Biología de Chile

Chile

PALACIOS, YUSSI M.; PALFNER, GÖTZ; HERNÁNDEZ, CRISTIÁN E.
Comunidad ectomicorrícica en una cronosecuencia de *Pinus radiata* (Pinophyta:
Pinaceae) de la zona de transición climática mediterráneo-templada de Chile central
Revista Chilena de Historia Natural, vol. 85, núm. 1, 2012, pp. 61-71
Sociedad de Biología de Chile
Santiago, Chile

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=369944300005>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica

Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal

Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto



ARTÍCULO DE INVESTIGACIÓN

Comunidad ectomicorrícica en una cronosecuencia de *Pinus radiata* (Pinophyta: Pinaceae) de la zona de transición climática mediterráneo-templada de Chile central

The ectomycorrhizal community in a chronosequence of *Pinus radiata* (Pinophyta: Pinaceae) of the transitional Mediterranean-temperate climatic zone of central Chile

YUSSI M. PALACIOS¹, GÖTZ PALFNER^{1,*} & CRISTIÁN E. HERNÁNDEZ²

¹Laboratorio de Química de Productos Naturales, Departamento de Botánica, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile

²Departamento de Zoología, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile

*Autor correspondiente: gpalfner@udec.cl

RESUMEN

En ecosistemas naturales y plantaciones, las coníferas establecen asociaciones mutualistas con una comunidad diversa de hongos micorrícicos. El estudio de este tema en Sudamérica es aún incipiente, y no existen antecedentes sobre la dinámica temporal de esta comunidad, y menos de sus potenciales causas, a pesar de su importancia para un país forestal como Chile. En el presente trabajo se evaluó la dinámica de la comunidad ectomicorrícica, identificando y cuantificando los hongos formadores de esta asociación en raíces finas de *Pinus radiata* en plantaciones de 3, 10 y 20 años. Los resultados confirman que la comunidad ectomicorrícica de *P. radiata* cambia con la edad de los árboles, la cual difiere más bien en el patrón de dominancia que en la riqueza de especies, separándose un primer grupo de árboles de 3 y 10 años de un segundo grupo de 20 años. Un total de once morfotipos de micorrizas fueron diferenciados. Cuatro de ellos, identificados como *Hebeloma crustuliniforme*, *Inocybe* sp., *Russula sardonia* y *Pinirhiza spinulosa*, fueron los más abundantes (77, 29, 78 y 8 % respectivamente), mientras las otras se encontraron colonizando menos de 100 puntas de raíz (< 7 %), mostrando además una distribución en parches. La especie *Inocybe* sp. fue encontrada exclusivamente en ápices radicales de árboles de tres años, caracterizándose como micobionte de estado temprano. *Hebeloma crustuliniforme*, como colonizador de estado múltiple, estuvo presente en raicillas de todas las clases de edad, sin embargo fue dominante en árboles de 3 y 10 años, mientras *R. sardonia*, como especie de estado tardío, dominó en los árboles de 20 años junto con el morfotipo no identificado *Pinirhiza spinulosa* que fue registrado por primera vez en Chile. Nuestros resultados sugieren que no es el sitio per se el que genera el cambio de la comunidad ectomicorrícica, sino la interacción del bosque con el entorno.

Palabras clave: diversidad fúngica, sucesión, morfotipos ectomicorrícicos, plantaciones forestales.

ABSTRACT

In natural forest ecosystems and plantations, most trees live in mutualistic association with mycorrhizal fungi. Studies of this association in South America are still scarce, especially when referring to the causes of temporal dynamics of this symbiotic community, despite its importance in countries with a thriving forestry industry like Chile. This study evaluates the dynamics of the ectomycorrhizal community of *Pinus radiata* stands of 3, 10 and 20 years of age, identifying and quantifying the most common fungal colonizers of fine roots in each age class. The results confirm that the mycobiont community changes with host tree age but that age classes differ in dominance patterns rather than in species richness, with the three- and ten-year-old tree cohorts forming a group separate from the 20-year-old trees. A total of eleven ectomycorrhizal root morphotypes could be distinguished. Four of them which were identified as *Hebeloma crustuliniforme*, *Inocybe* sp., *Russula sardonia* and *Pinirhiza spinulosa*, were the most abundant (77, 29, 78 and 8 % respectively) and were found in more than one root sample whereas the remaining morphotypes accounted for less than 100 (< 7 %) root tips and showed a patchy distribution. *Inocybe* sp. was only found on root tips of three-year-old trees, characterizing as an early-stage mycobiont. *H. crustuliniforme* appeared as a multi-stage colonizer in all three age classes but was clearly dominant on roots of three- and ten-year-old trees, whereas *R. sardonia* was mainly found on roots of 20-year-old trees, classifying as a late-stage species together with the unidentified morphotype *Pinirhiza spinulosa* which is reported for the first time from Chile. Our results suggest that the observed changes in the ectomycorrhizal community are not induced by the site per se, but are rather an effect of the interaction between the trees and their environment.

Key words: fungal diversity, succession, ectomycorrhizal morphotypes, forest plantations.

INTRODUCCIÓN

Los hongos formadores de ectomicorrizas se encuentran asociados a un gran número de árboles (Wurzburger & Bledsoe 2001, Jones et al. 2002, Cázares et al. 2005, Trappe 2005, Kazuhide 2006a), y cumplen con un rol importante en el crecimiento de su hospedador (Smith & Read 1997, Koide et al. 1998, Daza et al. 1999, Manjón & Díez 1999, Moreno 1999, Parladé 1999, Högberg et al. 2001, Dickie et al. 2002, Guerin et al. 2002, Wurzburger et al. 2004). En cuanto a la dinámica ecológica de estos hongos, varios estudios han revelado cambios en la comunidad ectomicorrícica con el aumento de la edad de los árboles (Smith & Read 1997, Jumpponen et al. 2002, Palfner et al. 2005), los que consisten principalmente en un incremento de diversidad y un cambio de dominancia de algunas especies fúngicas (Visser et al. 1995, Horton & Bruns 2001, Dahlberg 2001, Gebhard et al. 2007). Aunque este patrón se repite en la mayoría de las cronosecuencias analizadas hasta la fecha, ha resultado difícil asignar estos cambios a factores bióticos o abióticos definidos (Twieg et al. 2009). Se ha propuesto que las especies dominantes tienen mayor adaptación a las condiciones edáficas particulares del sitio y provocan un mayor impacto nutricional en el árbol hospedero (Erland & Taylor 2002). Al respecto, Taylor et al. (2000) encontraron una correlación positiva entre el aumento del nitrógeno y la dominancia de *Tylospora fibrillosa* en cuatro bosques diferentes. Peter et al. (2001) sugieren un impacto de la historia de manejo del sitio, encontrando diferencias en la comunidad ectomicorrícica entre predios que han permanecido sin tala durante periodos prolongados y otros que han sido sujetos a tala rasa. Existe evidencia de que son las especies fúngicas con capacidad de formar propágulos resistentes o subsistir como saprobiontes, las favorecidas como colonizadoras tempranas después de una tala rasa u otro evento catastrófico (Grogan et al. 2000, Fujimura et al. 2005). Luego, los sitios sometidos a estos eventos son colonizados por especies tardías desde sitios aledaños (Visser 1995, Tóth & Barta 2010). Otro cambio relacionado con la edad de los árboles hospederos que puede influenciar la composición de la comunidad de hongos ectomicorrícicos, es el aumento

de la cobertura de dosel, que a su vez induce cambios en la abundancia de materia orgánica y del régimen hídrico en el suelo. Aunque existen investigaciones que describen diversos aspectos biológicos de la diversidad de hongos formadores de ectomicorrizas, principalmente en el hemisferio norte (Dahlberg 2001, Horton & Bruns 2001, Hobbie et al. 2005, Nara 2006) y en menor grado también en Chile (Garrido 1981, 1988, Palfner 2001), no existen estudios ecológicos del cambio temporal en esta comunidad al aumentar la edad de los árboles de mayor importancia forestal como *Pinus radiata* D. Don en Chile y son casi inexistentes en Sudamérica. Esto último a pesar de la importancia que podría tener el conocer la dinámica de estas comunidades y determinar cuáles serían los potenciales hongos micorrícicos que le estarían entregando mayor aporte nutricional a los árboles juveniles y maduros, respectivamente.

Estudios realizados en distintas edades de árboles nativos del hemisferio norte han revelado que las diferencias en la comunidad fúngica se basan en un cambio marcado de abundancia de algunas especies, y en la aparición y desaparición de otras (Jumpponen et al. 2002, Cázares et al. 2005, Palfner et al. 2005). No obstante, hay poca información si este patrón es consistente en comunidades de hongos ectomicorrícicos de especies de árboles que se encuentran fuera de su rango de distribución nativo. Un modelo para buscar respuesta a dicha afirmación es el caso específico de *Pinus radiata*, especie introducida en Chile, que comenzó a cultivarse masivamente alrededor de 1960, con exitosos resultados de establecimiento y crecimiento de sus plantaciones (Clapp 1995, Richardson 1998). El conocimiento de la comunidad de hongos asociada a *P. radiata* en Chile es escaso y solo se limita a información taxonómica sobre los cuerpos fructíferos y su observación en alguna clase de edad del árbol hospedador (Garrido 1981). Por lo que el presente estudio constituye la primera aproximación al conocimiento de la dinámica de la comunidad ectomicorrícica basada en estructuras radicales en plantaciones de *P. radiata* en Chile. El objetivo de este trabajo fue determinar si dicha comunidad cambia al aumentar la edad de los árboles. De esta manera se puede evaluar la hipótesis general de que las comunidades de hongos ectomicorrícicos

varían debido al cambio ontogénico del árbol hospedador, como un patrón general que apoya lo observado en el hemisferio norte dentro de su rango de distribución nativo.

MÉTODOS

El estudio se realizó en dos sitios de plantaciones de *P. radiata* en la región del Biobío, Chile: (1) Al suroeste de Concepción, plantación de tres años (36°51'22" S y 73°07'56" O) y de 10 años de edad (36°51'22" S y 73°07'50" O) y (2) Al sureste de la ciudad de Concepción, en una plantación de 20 años (36°50'30" S y 73°01'23" O). En la selección de las áreas se consideraron condiciones similares de precipitación, pendiente y ausencia de malezas y micorrización controlada, con el fin de evitar que influyeran en los resultados obtenidos. El primer sitio evaluado presenta una precipitación promedio anual de 900 mm, temperatura promedio de 12 °C y suelo a base de sedimentos marinos. El segundo sitio presenta exposición predominantemente sur, con una precipitación promedio anual de 1100 mm, temperatura promedio de 11.8 °C y un suelo con perfil arcilloso denso (Ceballos 2010). Las muestras fueron recolectadas en la época de invierno. Se tomaron 15 muestras de raíz por plantación, una por cada árbol seleccionado al azar. Con la finalidad de estandarizar el muestreo se trabajó 120 minutos en cada plantación, en donde se muestreó el primer árbol encontrado después de cinco minutos de caminata. La muestra extraída consistió en un cubo de 200 ml de raíces, tomado a 10 cm de distancia del árbol y 15 cm de profundidad, las que fueron selladas en bolsas herméticas en medio fresco para su transporte al laboratorio.

En el laboratorio, se extrajeron todas las puntas radicales micorrizadas y cada muestra fue analizada de manera secuencial. Los grupos de raíces más grandes fueron separados en una bandeja con agua y el material restante se extrajo en un tamiz de 1 mm, que aseguró el aislamiento de agrupaciones más pequeñas. Todas las puntas radicales fueron limpiadas cuidadosamente en agua, bajo una lupa estereoscópica (Olympus SZ40). En esta etapa las raíces micorrizadas fueron clasificadas dentro de dos categorías: senescente o activa. Para la clasificación de esta última categoría se utilizó el criterio usado por Cairney & Alexander (1992a, 1992b). Las micorrizas de la categoría activa fueron separadas en base a su morfología, color, y anatomía de acuerdo con el procedimiento de Agerer (1987-2006) e Ingleby et al. (1990) bajo lupa estereoscópica y microscopio compuesto (Leitz Dialux). Los morfotipos identificados se cuantificaron, por medio de un conteo manual de los ápices radiculares colonizados.

Para determinar el grado de estructuración entre las plantaciones de diferente edad se realizó un análisis de conglomerados comparando los valores del índice de similitud de Morisita, a través del método de grupos con promedios aritméticos no ponderados (UPGMA) (Sokal & Rohlf 1995). Adicionalmente se realizó un análisis de ordenación de Escalamiento Multidimensional no métrico (nMDS) (Field et al. 1982, Clarke 1993) sobre el cálculo de la matriz de similitud de Morisita, basado en los registros de abundancia de las especies. Se usó el índice Morisita como una medida de las diferencias dadas por la abundancia y la presencia de las especies. En este análisis se determinó los agrupamientos ajustando gráficos de envolventes convexas o cierre convexo (i.e. Convex Hull).

Para evaluar la significancia estadística de las diferencias en las comunidades ectomicorrícicas entre grupos de árboles de 3, 10 y 20 años, se realizó un análisis de similitudes ANOSIM de una vía basado en las medidas de distancia del índice de Morisita. En el ANOSIM, análogo a un análisis de varianza (ANOVA), se comparan las distancias entre grupos con las distancias intra grupos, usando los estadísticos rb o el ranking medio de todas las distancias entre grupos, y rw o el ranking medio de todas las distancias intra grupos, para calcular el valor R , que nos permite evaluar la disimilaridad entre grupos, donde:

$$R = \frac{rb - rw}{N * (N - 1) / 4}$$

Valores positivos de R ($0 < R \leq 1$) indican diferencias entre grupos, cuya significancia se evaluó a través de 50000 permutaciones de los valores observados. Para evaluar a posteriori entre qué grupo de árboles había diferencias, se realizaron ANOSIM pareados. Sin embargo, considerando que los datos de cada análisis pareado no son independientes se utilizaron valores de probabilidad (P) de Bonferroni corregidos, para no sobreestimar la significancia de las diferencias y poder corroborar la existencia de estructuración. Estos análisis fueron realizados en el programa PAST 1.68 (Hammer et al. 2001).

Las especies que más contribuyeron a las diferencias entre los grupos de árboles se determinaron usando el análisis SIMPER. Los resultados de SIMPER fueron posteriormente sustentados comparando la diferencia de abundancia de las especies fúngicas más relevantes entre los distintos grupos de árboles por medio del test no paramétrico Kruskal-Wallis, y luego Mann-Whitney para comparar estas diferencias de abundancia fúngica de manera pareada entre las edades arbóreas de 3 y 10 años, 3 y 20 años, y 10 y 20 años. Complementariamente se evaluaron los patrones de diversidad, calculando los siguientes descriptores: riqueza o número de especies S , diversidad según el índice de Shannon-Weaver H' (Shannon & Weaver 1949, Krebs 1998), Equidad J (Pielou 1975) y Dominancia D (Magurran 1988). Los valores de D fluctúan entre cero cuando todos los taxa están igualmente representados, y uno cuando un taxón domina completamente la comunidad. Para cada uno de estos descriptores de diversidad se determinaron los límites de confianza a un 95 % usando la técnica de bootstrapping (Manly 1997) con 1000 iteraciones, en el programa computacional PAST 1.68.

RESULTADOS

Se analizó un total de 9085 puntas de raíces micorrizadas de *P. radiata*, obtenidas de un total de 45 muestras de raíces con 15 muestras de raíces por plantación estudiada. Se encontró un total de 11 morfotipos fúngicos diferentes (Fig. 1 y Tabla 1), de los cuales tres fueron identificados a nivel de especie, tres a nivel de género, uno (*Pinirhiza spinulosa*) como morfotipo previamente descrito y los restantes no lograron ser identificados, debido a la falta de características diagnósticas suficientes.

El análisis de agrupamiento (UPGMA) y el análisis multidimensional no métrico (MDS) (Fig. 2), permiten agrupar a los árboles de 20 años con un 52 % de sustento bootstrap,

mientras que los árboles de 3 y 10 años no muestran un patrón de agrupación consistente. Es decir, la comunidad ectomicorrícica se estructura de acuerdo a la edad de los

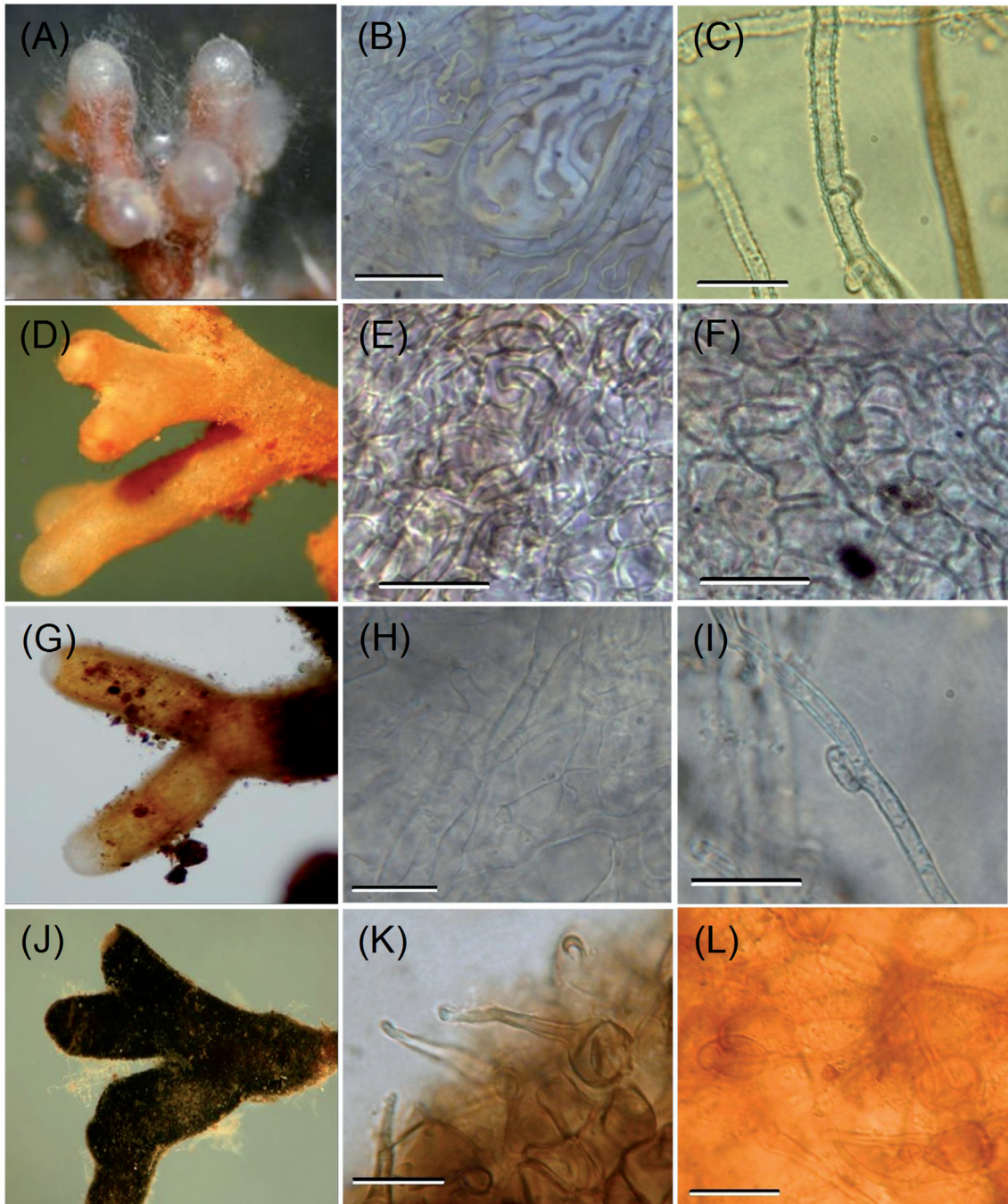


Fig. 1: Morfología y anatomía de las ectomicorrizas más frecuentes en cronosecuencia de *Pinus radiata* en la VIII Región, Chile: *H. crustuliniforme* (A, B, C), *R. sardonía* (D, E, F), *Inocybe* (G, H, I) y *Pinirrhiza spinulosa* (J, K, L). (barra de escala = 10 µm).

Morphology and anatomy of the ectomycorrhizae most commonly found in a chronosequence of the VIII Region, Chile: *H. crustuliniforme* (A, B, C), *R. sardonía* (D, E, F), *Inocybe* sp. (G, H, I) and *Pinirrhiza spinulosa* (J, K, L). (scale bar = 10 µm).

TABLA 1

Abundancia de las especies ectomicorrícicas en tres clases de edad de *Pinus radiata* en una cronosecuencia de la VIII Región, Chile.

Abundance of ectomycorrhizal species in the three age classes of *Pinus radiata* in a chronosequence in the VIII Region, Chile.

Hongo formador de micorriza	3 años	10 años	20 años
<i>Russula sardonia</i> Fr.		105	4793
<i>Hebeloma crustuliniforme</i> (Bull.) Quéf.	1536	765	410
<i>Pinirhiza spinulosa</i>		19	438
<i>Suillus luteus</i> (L.) Roussel	63		
<i>Tomentella</i> sp.			4
<i>Inocybe</i> sp.	673		
<i>Amanita</i> sp.		76	50
Morfotipo pardo no identificado (E1)			10
Morfotipo pardo no identificado (E2)	78	55	
Morfotipo pardo no identificado (E3)		5	
Morfotipo pardo no identificado (E4)		5	
Abundancia total de las especies fúngicas/morfotipos	2350	1030	5705

árboles, observándose un notorio cambio en la comunidad ectomicorrícica cuando los árboles de *P. radiata* alcanzan la edad de 20 años.

Estos resultados son sustentados por el análisis de similitud (ANOSIM) que muestra diferencias significativas entre grupos de árboles ($R = 0.5726$; $P < 0.0001$). Este análisis indica que existen diferencias significativas entre las plantaciones de 20 años con las de 3 ($R = 0.9207$; $P < 0.0001$) y 10 ($R = 0.791$; $P < 0.0001$) años. Sin embargo, entre las plantaciones de 3 y 10 años no existen diferencias significativas ($R = 0.03142$; $P = 0.3292$).

Los resultados del análisis SIMPER (Tabla 2) indican que las especies que explican el mayor porcentaje de las diferencias observadas con los árboles de 20 años son *R. sardonia* y *H. crustuliniforme*. Esta última, muestra ser una especie muy abundante en árboles de 3 y 10 años, con 65 y 74 % de ápices micorrícicos colonizados, respectivamente (Fig. 3). Mientras que *R. sardonia* es muy abundante en árboles de 20 años, con un 84 % de ápices micorrícicos colonizados (Fig. 3).

Los resultados del test Kruskal-Wallis y Mann-Whitney para la abundancia de *H. crustuliniforme* muestra diferencias significativas entre los árboles de 3 años con

los de 10 y 20 años, pero no entre los árboles de 10 y 20 años (Tabla 3). Mientras que para el caso de *R. sardonia* existen diferencias entre los árboles de 20 años con los de 3 y 10 años, y no entre los de 3 y 10 años de edad (Tabla 3).

El análisis de diversidad realizado (Tabla 4) demuestra que los árboles de 20 años poseen la menor diversidad ($H = 0.59$) y equidad ($J = 0.32$), y por lo tanto una dominancia mayor, representada por *R. sardonia* ($D = 0.717$) que los árboles de 3 y 10 años (Tabla 2). *R. sardonia* está acompañada por el morfotipo subdominante *P. spinulosa*. El grupo de tres años presenta la mayor equidad ($J = 0.61$) y menor dominancia observada ($D = 0.51$), por *H. crustuliniforme* y una especie del género *Inocybe* (Tabla 2). Los árboles de edad intermedia (10 años) presentan la mayor diversidad y riqueza observada (Tablas 1 y 4).

DISCUSIÓN

Dado que las muestras se tomaron en plantaciones cercanas, con condiciones edafoclimáticas similares y sin micorrización controlada, pero con una cobertura de dosel mucho más densa en árboles de 20 años, se concluye que la comunidad ectomicorrícica de

P. radiata estudiada se estructura de acuerdo a la edad de los árboles y no a cambios en las condiciones climáticas, con el mayor cambio observado en los árboles adultos de 20 años de edad. No se puede descartar que el cambio observado en el patrón de dominancia de las especies fúngicas presentes se deba parcialmente a diferencias edáficas, dado que el predio con las cohortes de árboles de 3 y 10 años se caracteriza por un suelo más arenoso que el predio de árboles de 20 años. Sin embargo, la presencia de las mismas

especies principales (i.e. *H. crustuliniforme* y *R. sardonia*) en los distintos predios indica que el efecto del suelo es menor, lo que concuerda con el estudio de Wurzbürger et al. (2004) quien reporta solo cambios en dominancia y no en la composición de la comunidad ectomicorrízica asociada a dos especies arbóreas (i.e. *Pinus contorta* y *Pinus muricata*) en tres sitios con notorias diferencias en las características del suelo. Patrones semejantes se han documentado en árboles nativos del hemisferio norte (Visser 1995, Palfner et al. 2005, Gebhardt et al.

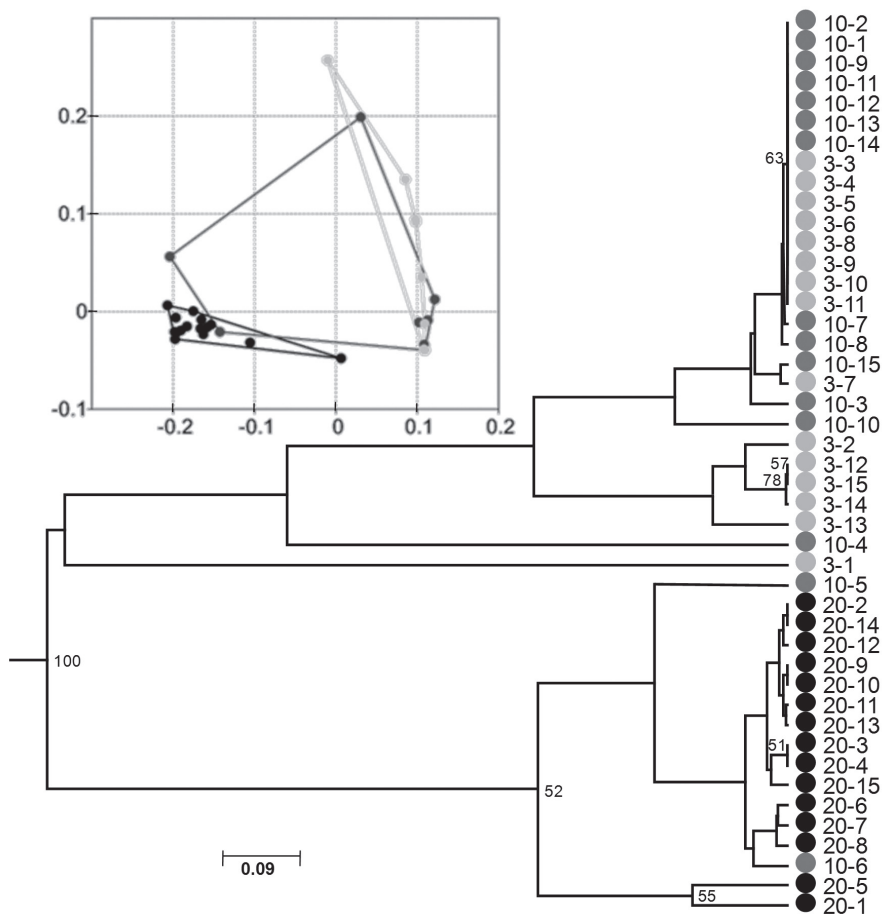


Fig. 2: Dendrograma de similitud de la comunidad ectomicorrízica en tres clases de edad de *Pinus radiata* en una cronosecuencia de la VIII Región, Chile, obtenido del algoritmo UPGMA e inserto el gráfico del análisis multidimensional no métrico MDS, basado en el índice de Morisita. Las diferentes tonalidades de gris en las figuras indican los grupos de árboles: 20 años (negro), 10 años (gris oscuro), 3 años (gris claro). Frente a los nodos del dendrograma, se muestran sólo los valores de sustento bootstrap superiores a un 50 %.

Dendrogram of similarity of the ectomycorrhizal community in three age-classes of *Pinus radiata* in a chronosequence in the VIII Region, Chile, obtained using the UPGMA algorithm and insert showing multidimensional non-metric analysis MDS, based on the Morisita index; different colors indicate the different tree-age classes: 20 years (black), 10 years (dark grey), 3 years (light grey); before the nodes of the phenogram, only those bootstrap values higher than 50 % are shown.

TABLA 2

Identificación de las principales especies ectomicorrízicas en una cronosecuencia de *Pinus radiata* en la VIII Región, Chile, que contribuyen a la diferencia entre los distintos grupos de árboles usando el análisis SIMPER. Los códigos E1, E2, E3, y E4 indican especies fúngicas no identificadas (ver Tabla 1).

Main ectomycorrhizal species in a chronosequence of *Pinus radiata* in the VIII Region, Chile, which contribute to the differences between the tree-age classes, based on SIMPER analysis. E1, E2, E3, and E4 codes indicate unidentified fungal species (see Table 1).

20 y 3 años				20 y 10 años				3 y 10 años			
Taxón	Contribución	% acumulado	Taxón	Contribución	% acumulado	Taxón	Contribución	% acumulado	Taxón	Contribución	% acumulado
R. sardonia	53.65	61.48	R. sardonia	61.9	74.41	H. crustuliniforme	30.13	74.41	H. crustuliniforme	30.13	54.12
H. crustuliniforme	17.67	81.73	H. crustuliniforme	11.13	87.79	Inocybe	14.6	87.79	Inocybe	14.6	80.34
Inocybe	8.006	90.9	P. spinulosa	6.693	95.84	R. sardonia	3.223	95.84	R. sardonia	3.223	86.13
P. spinulosa	5.598	97.32	Amanitoide	1.989	98.23	E2	2.794	98.23	E2	2.794	91.15
S. luteus	0.857	98.3	E2	1.092	99.54	Amanitoide	2.412	99.54	Amanitoide	2.412	95.48
E2	0.771	99.18	E1	0.126	99.69	S. luteus	1.646	99.69	S. luteus	1.646	98.44
Amanitoide	0.557	99.82	E4	0.103	99.82	P. spinulosa	0.528	99.82	P. spinulosa	0.528	99.39
E1	0.109	99.95	E3	0.102	99.94	E4	0.173	99.94	E4	0.173	99.7
Tomentella	0.045	100	Tomentella	0.0512	100	E3	0.169	100	E3	0.169	100
E4	0	100	S. luteus	0	100	Tomentella	0	100	Tomentella	0	100
E3	0	100	Inocybe	0	100	E1	0	100	E1	0	100

2007). Aunque este fenómeno aún no ha sido completamente explicado, investigaciones han detectado que la disponibilidad de nutrientes, oxígeno y agua son factores claves que determinan el cambio en la abundancia de algunos hongos (Cox et al. 2010), siendo estos factores producto de la cobertura de dosel más

densa y de la acumulación de materia orgánica en el suelo.

Las diferencias en la disponibilidad de nutrientes y agua en las distintas edades de *P. radiata* podrían estar explicando por qué el cambio en la comunidad ectomicorrícica en *P. radiata* no se basa en un cambio de

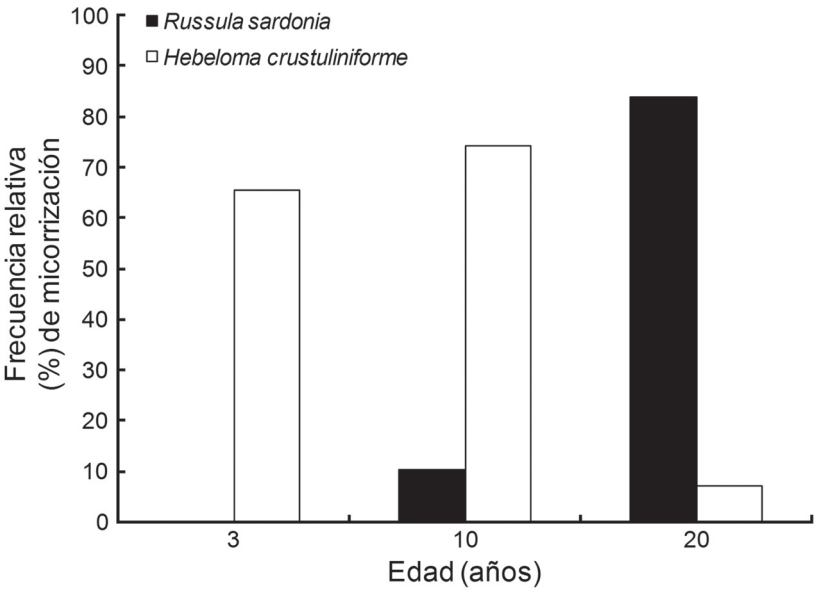


Fig. 3: Porcentaje de micorrización por *H. crustuliniforme* (barras blancas) y *R. sardonia* (barras negras) en las tres clases de edad de *P. radiata* en una cronosecuencia en la VIII Región, Chile.

Percentage of mycorrhization by *H. crustuliniforme* (white bars) and *R. sardonia* (black bars) in the three age classes of *P. radiata* in a chronosequence of the VIII Region, Chile.

TABLA 3

Análisis para determinar la diferencia de abundancia de *H. crustuliniforme* y *R. sardonia* entre las distintas clases de edad de una cronosecuencia de *Pinus radiata* en la VIII Región, Chile bajo la prueba no paramétrica Kruskal-Wallis, Mann-Whitney. Los valores significativos ($P < 0.05$) se señalan con un asterisco.

Results of the non-parametric Kruskal-Wallis and Mann-Whitney tests, showing differences in abundance of *H. crustuliniforme* and *R. sardonia* between the age-classes of a chronosequence of *P. radiata* in the VIII Region, Chile. Significant values ($P < 0.05$) are marked with an asterisk.

	Hebeloma crustuliniforme			Russula sardonia		
Kruskal-Wallis	P = 0.0003075			P = 0.0004978		
Mann-Whitney	3 años	10 años	20 años	3 años	10 años	20 años
	3 años	0.0191	0.00011*	3 años	0.5476	0.00339*
	10 años		0.068	10 años		0.00505*
	20 años			20 años		

riqueza de especies fúngicas, sino en un cambio de abundancia, que resulta en un desplazamiento en cuando a la dominancia de especies de estado temprano (*Inocybe*) y múltiple (*H. crustuliniforme*) por una especie de estado tardío (*R. sardonía*), las cuales estarían estableciendo una mayor relación con su hospedero, en términos de un mayor aporte nutricional. Nuestros resultados concuerdan con observaciones hechas por Garrido (1981) quien, basado en censos de carpóforos, caracterizó a *H. crustuliniforme* como una especie dominante en plantaciones recién establecidas o muy intervenidas, mientras *R. sardonía* correspondió a un hongo micorrízico dominante en plantaciones con poca intervención. Al respecto Wurzbürger et al. (2004) reportaron un cambio drástico en la abundancia de algunos hongos micorrízicos en coníferas presentes en sectores con distinta disponibilidad de agua, resultando en la dominancia de un hongo distinto en cada sector. Por otro lado, Erland & Taylor (2002) sugieren que la dominancia de algunas especies es en muchas ocasiones el resultado de un fuerte cambio nutricional, dada la estrecha relación que establecen ciertos hongos micorrízicos con su hospedador por un beneficio nutritivo. Paul et al. (2007) reportó una estrecha relación entre *Pinus contorta* y *Suillus tomentosus*, dada su eficiencia en la entrega de nitrógeno a la planta.

El censo taxonómico en las distintas clases de edad tiene apoyo en estudios previos: especies de *Hebeloma* e *Inocybe* son conocidas

como colonizadores pioneros y suelen abundar en viveros y plantaciones nuevas (Ingleby et al. 1990, Giachini & Oliveira 2000, Kazuhide 2006b), mientras especies de *Russula* han sido reportadas con más frecuencia en bosques maduros (Termorshuizen 1991, Palfner et al. 2005). La detección del morfotipo *Pinirhiza spinulosa* es notable, tratándose del primer hallazgo de este morfotipo asociado con *P. radiata* en Chile, habiendo sido descrito originalmente en Europa asociado a la especie frondosa *Fagus sylvatica* L. bajo el nombre de *Fagirhiza spinulosa* (Brand 1991).

Actualmente, los resultados observados en la comunidad ectomicorrízica estudiada en *P. radiata* en Chile son similares a los ya obtenidos en otros árboles nativos del hemisferio norte (Visser 1995), sustentando que la dinámica de la comunidad fúngica cuando aumenta la edad de su hospedador podría ser una respuesta general tanto en árboles nativos como introducidos, dado que este cambio en dominancia estaría guiado por los cambios ontogenéticos del árbol y las cambiantes condiciones locales que este mismo genera en su entorno, que finalmente favorecerían a ciertos hongos capaces de aprovechar o soportar las nuevas condiciones a través del tiempo. En consecuencia, no es el sitio per se el que genera el cambio de la comunidad ectomicorrízica, sino la interacción del bosque con el entorno. Los resultados demuestran que las plantaciones con especies introducidas en Chile, establecidas a gran escala hace unos 50 años, han logrado una

TABLA 4

Patrones de diversidad de hongos ectomicorrízicos en ápices radiculares de clases de edad de una cronosecuencia de *Pinus radiata* en la VIII Región, Chile, basados en los descriptores de dominancia D, Índice de diversidad de Shannon-Weaver H', Equidad J y Riqueza S. Valores de confianza al 95 % basados en bootstrapping.

Diversity patterns of ectomycorrhizal fungi on root tips in age-classes of a chronosequence of *Pinus radiata* in the VIII Region, Chile, based on dominance descriptors D, Shannon-Weaver Index H', Equity J and Richness S. Values of confidence 95 % based on bootstrapping.

	3 años	Límite inferior	Límite superior	10 años	Límite inferior	Límite superior	20 años	Límite inferior	Límite superior
Dominancia (D)	0.51	0.37	0.40	0.57	0.37	0.41	0.72	0.38	0.40
Shannon (H')	0.85	1.17	1.25	0.93	1.15	1.27	0.59	1.19	1.24
Equidad (J)	0.61	0.49	0.58	0.48	0.51	0.62	0.33	0.49	0.53
Riqueza (S)	4	8	11	7	7	11	6	10	11

dinámica simbiótica semejante a la que posee esta especie arbórea en su rango de distribución nativo con una diversidad fúngica mayor.

AGRADECIMIENTOS: Los autores desean agradecer a los Dres. Mario Silva y José Becerra su apoyo con implementos y material fungible del Laboratorio de Química de Productos Naturales, de la Universidad de Concepción.

LITERATURA CITADA

- AGERER R (ed) (1987-2006) Colour atlas of ectomycorrhizae 13th delivery. Einhorn- Verlag. Schwäbisch- Gmünd, Alemania.
- BRAND F (1991) Ektomykorrhizen an *Fagus sylvatica*. Charakterisierung und Identifizierung, ökologische Kennzeichnung und unsterile Kultivierung. IHW-Verlag, Eching, Alemania.
- CAIRNEY GW & IJ ALEXANDER (1992a) A study of ageing of spruce [*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.] Ectomycorrhizas. II. Carbohydrate allocation in ageing *Picea sitchensis*/ *Tylospora fibrillosa* (Burt.) Donk ectomycorrhizas. New Phytologist 122: 153-158.
- CAIRNEY GW & IJ ALEXANDER (1992b) A Study of ageing of spruce [*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.] Ectomycorrhizas. III. Phosphate absorption and transfer in ageing *Picea sitchensis*/ *Tylospora fibrillosa* (Burt.) Donk ectomycorrhizas. New Phytologist 122: 159-164.
- CÁZARES E, JM TRAPPE & A JUMPPONEN (2005) Mycorrhiza-plant colonization patterns on a subalpine glacier forefront as a model system of primary succession. Mycorrhiza 15: 405-416.
- CEBALLOS (2010) Dinámica de la humedad en el suelo en una plantación de *Pinus radiata* (D. Don) y un bosque nativo bajo similares condiciones edafoclimáticas. Tesis de título, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.
- CLAPP RA (1995) The unnatural history of the Monterey pine. Geographical Review 85: 1-19.
- CLARKE KR (1993) Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. Australian Journal of Ecology 18: 117-143.
- COX F, N BARSOUM, E LILLESKOV & M BIDARTONDO (2010) Nitrogen availability is a primary determinant of conifer mycorrhizas across complex environmental gradients. Ecology Letters 13: 1103-1113.
- DAHLBERG A (2001) Community ecology of ectomycorrhizal fungi: An advancing interdisciplinary field. New Phytologist 150: 555-562.
- DAZA A, M CAMACHO, F TEMPRANO, D RODRÍGUEZ & C SANTAMARÍA (1999) Inoculación en vivero forestal con hongos ectomicorrícicos y bacterias biofertilizadoras. En: Vázquez F, S Rincón, S Maqueda & E Doncel (eds) Micorrización en áreas mediterráneas de la Península Ibérica. Junta de Extremadura: 93-100. Mérida, España.
- DICKIE IA, RT KOIDE & KC STEINER (2002) Influences of established trees on mycorrhizas, nutrition, and growth of *Quercus rubra* seedlings. Ecological Monographs 72: 505-521.
- ERLAND S & AF TAYLOR (2002) Diversity of ectomycorrhizal fungal communities in relation to the abiotic environment. En: Van der Heijden MGA & IR Sanders (eds) Mycorrhizal ecology. Springer: 163-200. Berlin, Heidelberg, New York.
- FIELD J, K CLAKE & R WARWICK (1982) A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. Marine Ecology Progress Series 8: 37-52.
- FUJIMURA KE, JE SMITH, TR HORTON, NS WEBER & JW SPATAFORA (2005) Pezizalean mycorrhizas and sporocarps in ponderosa pine (*Pinus ponderosa*) after prescribed fires in eastern Oregon, USA. Mycorrhiza 15: 79-86.
- GARRIDO N (1981) Contribución al conocimiento de Agaricales (Mycota-Basidiomycetes) en plantaciones de *Pinus radiata* D. Don, en la Octava Región de Chile. Tesis de título, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.
- GARRIDO N (1988) Agaricales s. l. und ihre Mykorrhizen in den *Nothofagus*-Wäldern Mittelchiles. Bibliotheca Mycologica 120, J. Cramer, Berlin, Stuttgart, Alemania.
- GEBHARDT S, K NEUBERT, J WÖLLECKE, B MÜNZENBERGER & RF HÜTTL (2007) Ectomycorrhiza communities of red oak (*Quercus rubra* L.) of different age in the Lusatian lignite mining district, East Germany. Mycorrhiza 17: 279-290.
- GIACHINI A & V OLIVEIRA (2000) Ectomycorrhizal fungi in *Eucalyptus* and *Pinus* plantations in southern Brazil. Mycologia 92: 1166-1177.
- GROGAN P, J BAAR & TD BRUNS (2000) Below-ground ectomycorrhizal community structure in a recently burned bishop pine forest. Journal of Ecology 88: 1051-1062.
- GUERIN A, L AGUETTE, S CONVENTI, G RUIZ, C PLASSARD et al. (2002) The ectomycorrhizal symbiosis between *Lactarius deliciosus* and *Pinus sylvestris* in forest soil samples: Symbiotic efficiency and development on roots of a rDNA internal transcribed spacer-selected isolate of *L. deliciosus*. Mycorrhiza 13: 17-5.
- HAMMER O, DA HARPER & PD RYAN (2001) PAST: Palaeontological Statistics software package for education and data analysis. Palaeontologia Electronica 4: 9.
- HOBBIE E, A JUMPPONEN & J TRAPPE (2005) Foliar and fungal ^{15}N : ^{14}N ratios reflect development of mycorrhizae and nitrogen supply during primary succession: Testing analytical models. Oecologia 146: 258-268.
- HÖGBERG P, A NORDGREN, N BUCHMANN, AFS TAYLOR, A EKBLAD et al. (2001) Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. Nature 411: 789-792.
- HORTON T & T BRUNS (2001) The molecular revolution in ectomycorrhizal ecology: Peeking into the black box. Molecular Ecology 10: 1855-1871.
- INGLEBY K, PA MASON, FT LAST & V FLEMINGL (1990) Identification of ectomycorrhizas. ITE Research Publication. Vo.5. HMSO London, UK.
- JONES M, D DURALL & J CAIRNEY (2002) Ectomycorrhizal fungal communities in young forest stands regenerating after clearcut logging. New Phytologist 157: 399-422.
- JUMPPONEN A, JM TRAPPE & E CÁZARES (2002) Occurrence of ectomycorrhizal fungi on the forefront of retreating Lyman Glacier (Washington, USA) in relation to time since deglaciation. Mycorrhiza 12: 43-49.

- KAZUHIDE N (2006a) Pioneer dwarf willow may facilitate tree succession by providing late colonizers with compatible ectomycorrhizal fungi in a primary successional volcanic desert. *New Phytologist* 171: 187-198.
- KAZUHIDE N (2006b) Ectomycorrhizal networks and seedling establishment during early primary succession. *New Phytologist* 169: 169-178.
- KOIDE BR, L SUOMI, CM STEVENS & L McCORMICK (1998) Interactions between needles of *Pinus resinosa* and ectomycorrhizal fungi. *New Phytologist* 140: 539-547.
- KREBS CJ (1998) Ecological methodology. Benjamin Cummings, New York.
- MAGURRAN AE (1988) Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press, New Jersey, USA.
- MANJÓN J & J DÍEZ (1999) Las micorrizas. Importancia y tipos. En: Vázquez F, S Rincón, S Maqueda & E Doncel (eds) Micorrización en áreas mediterráneas de la Península Ibérica. Junta de Extremadura: 15-25. Mérida, España.
- MANLY BF (1997) Randomization, Bootstrap and Monte Carlo methods in Biology. Chapman and Hall, Boca Raton, USA.
- MORENO G (1999) Hongos ectomicorrízicos potencialmente aplicables al sudoeste peninsular. En: Vázquez F, S Rincón, S Maqueda & E Doncel (eds) Micorrización en áreas mediterráneas de la Península Ibérica. Junta de Extremadura: 27-32. Mérida, España.
- NARA K (2006) Ectomycorrhizal networks and seedling establishment during early primary succession. *New Phytologist* 169: 169-178.
- PALFNER G (2001) Taxonomische studien an ektomykorrhizen aus den *Nothofagus*-Wäldern Mittelsüdchiles. *Bibliotheca Mycologica* 190, J. Cramer, Berlin, Stuttgart, Alemania.
- PALFNER G, MA CASANOVA & DJ READ (2005) The mycorrhizal community in a forest chronosequence of Sitka spruce [*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.] in Northern England. *Mycorrhiza* 15: 571-579.
- PARLADÉ X (1999) Comportamiento en campo de planta de reforestación inoculada con hongos ectomicorrízicos. En: Vázquez F, S Rincón, S Maqueda & E Doncel (eds) Micorrización en áreas mediterráneas de la Península Ibérica. Junta de Extremadura: 61-75. Mérida, España.
- PAUL LR, BK CHAPMAN & CP CHANWAY (2007) Nitrogen fixation associated with *Suillus tomentosus* tuberculate ectomycorrhizae on *Pinus contorta* var. *latifolia*. *Annals of Botany*. 99: 1101-1109.
- PETER M, F AYER, S EGLI & R HONEGGER (2001) Above and below-ground community of ectomycorrhizal fungi in three Norway spruce (*Picea abies*) stands in Switzerland. *Canadian Journal of Botany* 79: 1134-1151.
- PIELOU E (1975) Ecological diversity. Wiley Interscience, New York, USA.
- RICHARDSON DM (1998) Forestry trees as invasive aliens. *Conservation Biology* 12: 18-26.
- SHANNON CE & W WEAVER (1949) The mathematical theory of communication. University of Illinois Press, Urbana, USA.
- SMITH S & D READ (1997) Mycorrhizal symbiosis. Segunda edición. Academic Press, San Diego, USA.
- SOKAL RR & FJ ROHLF (1995) Biometry: The principles and practice of statistics in biological research. Third edition. WH Freeman, New York, USA.
- TAYLOR AFS, F MARTIN & DJ READ (2000) Fungal diversity in ectomycorrhizal communities of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) and beech (*Fagus sylvatica* L.) along a north-south transect in Europe. En: Schulze ED (ed) Carbon and nitrogen cycling in European forest ecosystems: 343-365 Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, Alemania.
- TERMORSHUIZEN AJ (1991) Succession of mycorrhizal fungi in stands of *Pinus sylvestris* in The Netherlands. *Journal of Vegetation Science* 2: 555-564.
- TÓTH BB & Z BARTA (2010) Ecological studies of ectomycorrhizal fungi: An analysis of survey methods. *Fungal Diversity* 45: 3-19.
- TRAPPE JM (2005) A.B. Frank and mycorrhizae: The challenge to evolutionary and ecologic theory. *Mycorrhiza* 15: 277-281.
- TWIEG BD, DM DURALL, SW SIMARD & MD JONES (2009) Influence of soil nutrients on ectomycorrhizal communities in a chronosequence of mixed temperate forests. *Mycorrhiza* 19: 305-316.
- VISSER S (1995) Ectomycorrhizal fungal succession in jack pine stands following wildfire. *New Phytologist* 129: 389-401.
- WURZBURGER N & C BLEDSOE (2001) Comparison of ericoid and ectomycorrhizal colonization and ectomycorrhizal morphotypes in mixed conifer and pygmy forests on the northern California coast. *NRC Research* 79: 1202-1210.
- WURZBURGER N, AS HARTSHORN & RL HENDRICK (2004) Ectomycorrhizal fungal community structure across a bog-forest ecotone in southeastern Alaska. *Mycorrhiza* 14: 383-389.

Editor Asociado: Ernesto Gianoli

Recibido el 17 de mayo de 2011; aceptado el 11 de enero de 2012

