



Universidad Austral de Chile

Facultad de Ciencias Forestales y Recursos Naturales

Relaciones entre el crecimiento de *Fitzroya cupressoides* y sus rasgos subterráneos bajo distintas condiciones nutricionales en el Parque Nacional Alerce Costero

Patrocinante: Sr. César Marín

Co-patrocinante: Sra. Rocío Urrutia-Jalabert

Trabajo de Tesina presentado como parte

de los requisitos para optar al título de

Ingeniera en Conservación de Recursos Naturales

CONSTANZA ELENA MARTÍNEZ MANZANO

VALDIVIA

2025

Índice de materias		Página
i	Calificación del Comité de Titulación	ii
ii	Agradecimientos	iii
iii	RESUMEN	iv
1	INTRODUCCIÓN	
1.1	Crecimiento de los árboles	1
1.2	Hongos micorrízicos y su rol en el crecimiento vegetal	2
1.3	Rasgos subterráneos	5
1.4	<i>Fitzroya cupressoides</i> y la relevancia de su estudio	6
1.5	Objetivos	8
2	MÉTODOS	8
2.1	Área de estudio	8
2.2	Definición de los sectores con distinta disponibilidad de fósforo en el suelo	10
2.3	Química del suelo	11
2.4	Mediciones de rasgos subterráneos	11
2.5	Cuantificación del crecimiento de <i>F. cupressoides</i>	14
2.6	Análisis estadístico	14
3	RESULTADOS	15
3.1	Química del suelo	15
3.2	Rasgos subterráneos	16
3.3	Crecimiento	27
3.4	Relaciones entre crecimiento, química del suelo, y rasgos subterráneos	28
4	DISCUSIÓN	31
4.1	Química del suelo	31
4.2	Rasgos subterráneos	33
4.3	Relaciones entre crecimiento, química del suelo, y rasgos subterráneos	39
4.4	Limitaciones del estudio	41
4.5	Proyecciones	42
5.	CONCLUSIÓN	42
6.	REFERENCIAS	43
Anexos	1 Escenarios predichos para la simbiosis micorrízica arbuscular.	53
	2 Cartografía con los árboles seleccionados de <i>F. cupressoides</i> para el estudio.	
	3 Distribución del fósforo disponible en el suelo en las tres parcelas de estudio.	
	4 Anexo 4. Colonización micorrízica total y por estructura.	
	5 Microscopía de estructuras micorrízicas en raíces de <i>F. cupressoides</i> .	
	6 Índices de diversidad de HMA en el suelo.	

- 7 Índices de diversidad de HMA en raíces.
- 8 Relaciones entre índices de diversidad de HMA y variables del suelo.

Calificación del Comité de Titulación

	Nota
Patrocinante: Sr. Cesar Marín Daza	<u>7.0</u>
Co-patrocinante: Sra. Rocío Urrutia-Jalabert	<u>7.0</u>
Informante: Sra. Milen Duarte Muñoz	<u>6.6</u>
Informante: Sr. Roberto Godoy	<u>7.0</u>

El Patrocinante acredita que el presente Trabajo de Titulación cumple con los requisitos de contenido y de forma contemplados en el Reglamento de Titulación de la Escuela. Del mismo modo, acredita que en el presente documento han sido consideradas las sugerencias y modificaciones propuestas por los demás integrantes del Comité de Titulación.



César Marín D.

Agradecimientos

Agradezco profundamente a mis padres, Joaquín y Elizabeth, por las oportunidades que me han brindado, por su paciencia y apoyo incondicional a lo largo de toda mi formación.

A mis profesores, César Marín y Rocío Urrutia, por su permanente disposición, guía y apoyo, y por ser una enorme inspiración tanto en lo académico como en lo personal. Sus conocimientos y orientaciones fueron fundamentales para la realización de este trabajo.

También, a Nancy Collins Johnson, por su calidez, generosidad y por las valiosas observaciones, así como al equipo de su laboratorio, quienes apoyaron el trabajo relacionado con la colonización micorrízica. Agradezco igualmente a Manju Gupta, por su ayuda en el análisis bioinformático, y a don Erwin y al equipo del Laboratorio de Ecología del Suelo de la Universidad Santo Tomás, por su apoyo y acompañamiento en las tareas de laboratorio.

A mis amigas y amigos, por sostenerme con su cariño, su paciencia y su humor en cada etapa de la universidad. Gracias por las conversaciones, las risas y la compañía en los momentos difíciles y en los celebrados, sin las cuales este camino habría sido mucho más pesado.

A todas las personas que, de alguna u otra forma, fueron parte de este proyecto, por compartir su tiempo, su conocimiento y su apoyo, y por contribuir a que este trabajo se convirtiera en una fuente de grandes aprendizajes.

Finalmente, agradezco al proyecto Fondecyt Regular N.º 1240186 (2024–2028), dentro del cual se desarrolló esta tesis, por el apoyo y financiamiento que hicieron posible este trabajo.

RESUMEN

Si bien el crecimiento radial de los árboles se debe a factores climáticos, edáficos, y biológicos, las relaciones entre rasgos subterráneos y el crecimiento ha sido poco estudiada, pese al rol de los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) en la nutrición de las plantas. Dado este contexto, se busca evaluar cómo se relaciona el crecimiento radial de *Fitzroya cupressoides* con sus rasgos subterráneos y la química del suelo en distintas condiciones de fósforo disponible en el Parque Nacional Alerce Costero. Si bien *F. cupressoides* ha sido ampliamente investigada, se desconocen sus rasgos subterráneos y la relación que mantienen con su crecimiento radial. En este estudio se definieron zonas de baja, media, y alta disponibilidad de fósforo, en donde se analizó la química del suelo y rasgos subterráneos tales como nutrientes de las raíces, colonización micorrízica, actividad enzimática, y microbioma micorrízico. Los valores de fósforo en el suelo obtenidos configuraron un gradiente nutricional continuo entre los árboles muestreados. Se encontró que los árboles se desarrollan en suelos de alta acidez, abundante materia orgánica, y restringidos por nitrógeno. El crecimiento radial de los últimos 5 años fue bajo en las tres zonas de disponibilidad de P y se asoció negativamente con fósforo disponible, nitrógeno, magnesio, y potasio del suelo, pero positivamente con el calcio en raíces. Todos los árboles estuvieron colonizados por HMA y la colonización se correlacionó negativamente con la relación C:N, sugiriendo una simbiosis limitada por nitrógeno. El P-Olsen se relacionó positivamente con la colonización vesicular de HMA, confirmando que en condiciones más ‘lujosas’ de nutrientes, esta simbiosis es menos mutualista. La diversidad de HMA superó lo reportado previamente para la especie. En conjunto, los resultados indicaron que el crecimiento de *F. cupressoides* estuvo relacionado principalmente al contexto edáfico, mientras que el funcionamiento micorrízico estuvo condicionado por la disponibilidad de N y P.

Palabras clave: *Fitzroya cupressoides*, rasgos subterráneos, hongos micorrízicos arbusculares, crecimiento radial.

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Crecimiento de los árboles

El crecimiento de los árboles, componente central de la productividad, la diversidad y la estabilidad de los ecosistemas forestales, es un proceso cuyo entendimiento resulta esencial para la ecología, el manejo forestal, y la conservación (Munné-Bosch 2018). Los anillos de crecimiento del fuste de los árboles constituyen una fuente para inferir retrospectivamente información sobre el crecimiento arbóreo a lo largo de gradientes ambientales y escalas temporales, pues se ven afectados por las condiciones climáticas de la estación en que se formaron, pero también por atributos intrínsecos del árbol, la composición atmosférica y edáfica, interacciones sinecológicas, entre otros (Fritts 1976, Babst *et al.* 2018, Gadermaier *et al.* 2024).

El estudio de los anillos de crecimiento se realiza a través de la dendrocronología, disciplina que relaciona sus características con las condiciones ambientales en las que se formaron (Fritts 1976). Dado que el clima es el factor más importante en la variabilidad interanual del crecimiento a escala global, evaluar las relaciones entre el crecimiento arbóreo y el clima ha sido un objetivo central de muchos estudios sobre anillos de crecimiento (Babst *et al.* 2018). No obstante, también se ha estudiado cómo características del bosque, como la densidad de árboles, interacciones ecológicas y el manejo forestal, influyen en el ancho de los anillos (Franco *et al.* 2019, Castagneri *et al.* 2021). Así como también se ha investigado el efecto de la composición química atmosférica (Peñuelas *et al.* 2010), la disponibilidad de nutrientes y agua en el suelo (Gadermaier *et al.* 2024, González-Reyes *et al.* 2024), y de perturbaciones (Castagneri *et al.* 2021, Lara *et al.* 1999).

Sin embargo, los modelos de crecimiento radial que incorporan solo el clima dejan una fracción considerable de la varianza sin explicar, rara vez superan el 60–70 % de varianza explicada, y con mayor frecuencia se sitúan en el rango de 30–50 % (Babst *et al.* 2018, Wilmking *et al.* 2020), sugiriendo que aunque el clima es un predictor clave, no basta para describir por completo la dinámica del ancho de los anillos de crecimiento. Incorporar predictores como procesos microbianos del suelo podría ayudar a explicar el crecimiento, dado que han mostrado mejorar el poder explicativo en modelos de procesos ecosistémicos, como los ciclos de nutrientes (Graham *et al.* 2016).

Las comunidades subterráneas son fundamentales para el funcionamiento de los ecosistemas terrestres, ya que participan en procesos de descomposición y mineralización de la materia orgánica del suelo, así como en la adquisición de nutrientes y en el crecimiento de las plantas (Bardgett y van der Putten 2014). Se estima que los microorganismos contribuyen hasta un 80 % a la productividad de las plantas, ya que proveen los nutrientes necesarios para su desarrollo (van der Heijden *et al.* 2015). En

específico, se estima que las plantas destinan entre el 10 y el 30 % de su producción fotosintética a los hongos micorrízicos y, a cambio, pueden llegar a cubrir hasta el 90 % de sus requerimientos nutricionales a través de esta simbiosis (Wen *et al.* 2022), lo que resalta su rol en la nutrición y crecimiento vegetal (Smith y Read 2008).

1.2. Hongos micorrízicos y su rol en el crecimiento vegetal

Un proceso microbiano que tiene gran influencia en el crecimiento de las plantas son las micorrizas (Hoeksema *et al.* 2010). Las micorrizas son una asociación simbiótica entre plantas y hongos del suelo que se presenta en cerca del 86 % de las especies de plantas vasculares a nivel global (Meng *et al.* 2023). Esta asociación les permite a las plantas mejorar su acceso a nutrientes esenciales para su crecimiento, así como incrementar su tolerancia al estrés biótico y abiótico, a cambio de entregar los carbohidratos necesarios para el metabolismo de los hongos (Smith y Read 2008). Las micorrizas influyen fuertemente en el rendimiento de las plantas y su biodiversidad, estructuran las comunidades vegetales, y afectan a una escala global la biogeoquímica terrestre, principalmente por su rol en los ciclos de nutrientes (van der Heijden *et al.* 2015, Crowther *et al.* 2019, Tedersoo *et al.* 2020, Meng *et al.* 2023).

Se han identificado cuatro tipos de micorrizas: micorrizas arbusculares, ectomicorrizas, micorrizas ericoides, y micorrizas orquideoides (Smith y Read 2008). El tipo de asociación micorrízica más común en las plantas vasculares son los hongos micorrízicos arbusculares (HMA), con cerca del 72 % de las especies de plantas vasculares asociadas a este tipo de hongos (Meng *et al.* 2023), encontrándose presentes en casi todos los ecosistemas terrestres (Ma *et al.* 2023). Estos hongos pertenecen al filo *Glomeromycota*, que tiene actualmente 370 especies descritas en el planeta (<http://www.amf-phylogeny.com/>), de las cuales 71 están presentes en Chile (Marín *et al.* 2025, GBIF), y con una historia evolutiva de más de 406 millones de años (Strullu-Derrien *et al.* 2018, Tedersoo *et al.* 2020). El nombre “arbuscular” deriva de estructuras características, los arbusculos, que se encuentran dentro de las células corticales de las raíces de las plantas y permiten el intercambio de nutrientes con las plantas, al igual que las estructuras intracelulares en espiral llamadas *coils* (Smith y Read 2008). Los HMA también se caracterizan por formar estructuras de almacenamiento en las células del córtex de las raíces, llamadas vesículas (Smith y Read 2008). Los nutrientes almacenados en las vesículas no son compartidos con las plantas, ocupan espacio radicular, y en consecuencia han sido denominadas estructuras egoístas, aún cuando se les asigna una función de reserva (Johnson *et al.* 2010).

El principal beneficio atribuido a la simbiosis HMA es el aumento en la nutrición mineral de las plantas, especialmente en la adquisición de fósforo (P) y nitrógeno (N), aunque también se han demostrado beneficios en torno al contenido de potasio (K), calcio (Ca), y magnesio (Mg) (Wipf *et al.*

2019, Wu *et al.* 2011). En particular, el P y N son requeridos en grandes cantidades por las plantas debido a su papel en la fotosíntesis, metabolismo, y síntesis de proteínas (Johnson 2010), aunque en ambientes naturales la mayoría de las plantas enfrenta de forma constante concentraciones limitantes de ambos nutrientes (Lambers *et al.* 2008, Du *et al.* 2020).

En el caso del P, la mayor parte se encuentra en compuestos orgánicos o queda inmovilizado en el suelo por la adsorción a minerales y arcillas, y por la formación de fosfatos de hierro y aluminio en condiciones ácidas, y fosfatos de calcio en condiciones básicas, volviéndose inaccesible para las plantas (Lambers *et al.* 2008, Wipf *et al.* 2019). Además, la absorción de P por las raíces genera zonas de agotamiento junto a la superficie radicular, debido a la baja movilidad de este nutriente en el suelo (Wipf *et al.* 2019). En cambio, los compuestos inorgánicos de N en el suelo suelen ser más solubles y móviles, y se distribuyen de manera heterogénea en el suelo (Lambers *et al.* 2008). Gracias a la extensa red de delgadas hifas, que se puede extender más de 10 cm desde la raíz y alcanzar densidades superiores a 10 m de hifa por gramo de suelo, los HMA aumentan la superficie de absorción de las plantas, lo que les permite superar las zonas de agotamiento en la rizósfera y acceder a volúmenes de suelo que no estarían disponibles para plantas no colonizadas (Bennet y Grotten 2022, Cavagnaro *et al.* 2015).

Los HMA, al ser simbioses obligados, dependen del C suministrado por la planta, la que invierte en los hongos hasta el 30 % de los fotoasimilados en forma de carbohidratos y lípidos (Wen *et al.* 2022, Bennet y Grotten 2022). A cambio, los HMA contribuyen sustantivamente al suministro de nutrientes, pudiendo proveer en algunos sistemas más del 50 % del N y hasta el 90 % del P que asimilan las plantas (Bennet y Grotten 2022, Wipf *et al.* 2019, Wen *et al.* 2022). Adicionalmente, los HMA pueden contribuir de manera significativa a la absorción de agua, estimándose en aproximadamente un 20 % su contribución a la absorción total de agua de las plantas, lo que destaca el papel de esta simbiosis en su estado hídrico (Kakouridis *et al.* 2022, Ruth *et al.* 2011).

En la misma línea, un meta-análisis realizado por Wu *et al.* (2024) mostró que la inoculación con HMA aumenta en promedio la biomasa (47 %), la concentración de N (16 %) y de P (27 %), y la absorción total de N y P de la planta (67 y 105 %, respectivamente). Además, se reportó que la magnitud de la respuesta crece con la tasa de colonización (Wu *et al.* 2024). En Chile, estudios pioneros realizados en plántulas de cuatro coníferas nativas demostraron un efecto positivo del endosimbionte micorrízico inoculado experimentalmente, evidenciando en las plantas inoculadas aumentos en el diámetro a la altura del cuello de la raíz, largo de tallo y raíces, peso fresco y seco de ambos órganos, entre otros parámetros (Godoy *et al.* 1993).

No obstante, se ha observado que la respuesta de las plantas a la inoculación con HMA es contexto dependiente. Un meta-análisis realizado por Hoeksema *et al.* (2010), que analizó la respuesta de las

plantas a la micorrización en términos de biomasa, reportó que plantas de gramíneas del tipo metabólico C4 y otras plantas no fijadoras de N exhiben mayores respuestas a la inoculación, en comparación a gramíneas C3 y plantas fijadoras de N. También, el meta-análisis reportó que la respuesta de las plantas fue más alta cuando estas tenían una limitación de P que cuando tenían una limitación de N (Hoeksema *et al.* 2010). Así, el funcionamiento de la simbiosis micorrízica se encuentra condicionado por el contexto biótico y abiótico, al estar mediado por factores como las características de las plantas, las condiciones bióticas y abióticas del suelo, entre otros (Johnson *et al.* 1997, Hoeksema *et al.* 2010).

Se ha planteado la existencia de un continuo mutualismo-parasitismo en el funcionamiento micorrízico, donde la fertilidad del suelo es un gran determinante en el grado de mutualismo entre la planta y el hongo micorrízico (Johnson *et al.* 1997). Aunque estas asociaciones suelen ser mutualistas, también pueden darse casos de neutralismo, e incluso parasitismo nutricional cuando hay una gran cantidad de nutrientes en el suelo, afectando negativamente el crecimiento del hospedero (Johnson *et al.* 1997, 2015). Johnson (2010) desarrolló un marco conceptual para comprender el funcionamiento de esta simbiosis, proponiendo que la relación planta-HMA se encuentra fuertemente influida por la estequiometría del P y N disponible en el suelo. A su vez, la dinámica de estas asociaciones está definida por dos factores adicionales: los requerimientos de recursos y la capacidad de cada socio de la simbiosis para adquirirlos (Johnson 2010). Los hongos presentan una relación C:N menor que las plantas, lo que incrementa su demanda de N e impulsa su inmovilización cuando este nutriente es limitante, en tanto que en situaciones con suficiente disponibilidad de N existe un suministro hacia la planta, definiendo la dirección y la intensidad de los flujos de N y P en la simbiosis (Johnson 2010). Además, dado que el N es móvil en la solución del suelo, su captación es eficiente tanto por las raíces como por el micelio, en cambio, la baja movilidad del P confiere al micelio extrarradical una ventaja en el volumen de suelo a explorar (Johnson 2010). Así, se distinguen cuatro escenarios en esta simbiosis (anexo 1).

En suelos deficientes tanto de N como de P, se predice que la interacción planta-HMA es mutuamente beneficiosa, aunque tenue (mutualismo limitado, anexo 1), ya que, si bien el intercambio de C por P favorece a la planta, la limitación de N en el suelo restringe la producción de C por fotosíntesis de la planta, y, con ello, el suministro de C que sostiene al hongo. Por su parte, en situaciones en donde el N es abundante, pero el P es limitante (mutualismo fuerte, anexo 1), se espera un mutualismo intensificado, en donde la mayor disponibilidad de N eleva la capacidad fotosintética de la planta, lo que permite invertir más C en los HMA, quienes invierten en un micelio que explora con ventaja un nutriente poco móvil y fuertemente adsorbido, generando un intercambio de C por P que favorece a ambos socios de la simbiosis (Johnson 2010).

Por otro lado, cuando existe una gran disponibilidad de P en suelo, pero el N es limitante, se predice un comensalismo, ya que la planta deja de obtener beneficios del intercambio de C por P, y la demanda de C por parte del hongo se mantiene controlada debido a que su crecimiento está limitado por N (comensalismo, anexo 1). Finalmente, en condiciones de gran disponibilidad de N y P (parasitismo, anexo 1), los HMA se vuelven redundantes e implican un gasto de C para la planta a cambio de bajos beneficios, ya que las plantas obtienen el P necesario prácticamente sin la necesidad de HMA, y la demanda de C del hongo, el que no se encuentra limitado por N, puede deprimir el crecimiento vegetal, desplazando la interacción hacia el parasitismo (Johnson 2010).

De igual forma, a nivel molecular se ha evidenciado que en situaciones de altos niveles de P las vías metabólicas de absorción de nutrientes a partir de los HMA son casi completamente reprimidas, y, como consecuencia, el aporte micorrízico al P vegetal se vuelve marginal bajo esas condiciones, disminuyendo los beneficios nutricionales de la simbiosis para la planta en esas condiciones (Nagy *et al.* 2008).

Por último, la disponibilidad de P en el suelo es uno de los predictores más importantes en la distribución de la diversidad de HMA. En un meta-análisis a escala global se encontró que su riqueza y abundancia disminuyó con el aumento del P disponible en el suelo (Ma *et al.* 2023), debido a que en suelos ricos en P las plantas reducen su inversión de C en la simbiosis al poder absorber el nutriente directamente, lo que limita el desarrollo de los HMA y resulta en una baja diversidad y abundancia de hongos micorrízicos (Ma *et al.* 2023, Johnson *et al.* 2015). Además, el mismo artículo reportó que la abundancia de esporas y la colonización micorrízica disminuyó a mayor disponibilidad de P, pero aumentó con el pH del suelo (Ma *et al.* 2023).

1.3. Rasgos subterráneos

Un rasgo es una característica cuantificable (morfológica, fisiológica, fenológica, o conductual) de un individuo que influye en su desempeño o éxito reproductivo en el ambiente en el que se desarrolla (Chaudhary *et al.* 2022, Antunes *et al.* 2025). En las plantas, los rasgos subterráneos son claves para la adquisición de recursos y la estabilidad ecosistémica, además de ser altamente plásticos en respuesta a gradientes ambientales, lo que permite a las plantas enfrentar condiciones ambientales cambiantes, especialmente en lo que respecta al suministro de nutrientes y agua en el suelo (Bardgett *et al.* 2014). Profundizar en el conocimiento de rasgos subterráneos permite una comprensión predictiva para vincular comunidades y procesos ecosistémicos, y contribuye a explicaciones mecanicistas de procesos mediados por microorganismos que afectan el funcionamiento de los ecosistemas (Bardgett *et al.* 2014, Chaudhary *et al.* 2022).

Algunos de los rasgos esenciales para comprender cómo los procesos subterráneos se vinculan con los ciclos de nutrientes y el crecimiento de las plantas, son aquellos que capturan tanto el estado nutricional de las plantas como la actividad del microbioma asociado. Dado esto, los rasgos seleccionados incluyeron la química de las raíces, colonización micorrízica, actividad enzimática y microbioma micorrízico arbuscular, los que entregan información sobre el estado nutricional de la planta, estado de la simbiosis, adquisición de nutrientes y actividad biológica, y diversidad de HMA, respectivamente (Antunes *et al.* 2025, Koerselman y Meuleman, 1996, Johnson, 2010, Frew 2025).

1.4. *Fitzroya cupressoides* y la relevancia de su estudio

Fitzroya cupressoides (Molina) I.M. Johnst es una conífera endémica de los bosques templados del sur de Chile y Argentina (Donoso *et al.* 2006). Esta especie se distingue por su tamaño, llegando a alcanzar diámetros a la altura del pecho de 4 metros y 50 metros de altura, y por su longevidad, ya que pueden llegar a vivir más de 3600 años (Lara y Villalba 1993). Estas características le confieren la capacidad de almacenar grandes cantidades de C incluso por milenios, por lo que estos bosques presentan el mayor tiempo de residencia de C de la madera registrado a nivel mundial (Lara *et al.* 2008, Urrutia-Jalabert *et al.* 2015a).

En Chile, *Fitzroya cupressoides* presenta una distribución disyunta, encontrándose restringido a poblaciones en la cordillera de los Andes y de la Costa, entre los 39°50' y 43°S, con pequeños remanentes presentes en la depresión intermedia en torno a los 41°S (Urrutia-Jalabert *et al.* 2018). La distribución actual ha sido moldeada por presiones antrópicas históricas, en donde los bosques de la depresión intermedia y de la cordillera de la Costa se han visto particularmente afectados por incendios y explotación maderera (Lara *et al.* 2008). Debido a esto, *F. cupressoides* ha sido clasificada como “en peligro” de acuerdo a la Lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, 2025). En la última década, se ha reportado la susceptibilidad de las poblaciones de la cordillera de la Costa a las condiciones ambientales más secas y calurosas asociadas al cambio climático, enfatizando la importancia de su protección (Urrutia-Jalabert *et al.* 2015b, Pérez-Quezada *et al.* 2023).

Desde una perspectiva científica, *F. cupressoides* ha sido ampliamente investigado mediante la dendrocronología. Gracias a su longevidad, los anillos de crecimiento de esta especie han sido utilizados para reconstruir las temperaturas de los últimos cinco milenios (Lara *et al.* 2020), y para comprender los cambios ambientales de los últimos siglos y milenios (Lara *et al.* 1999, Lara *et al.* 2008, Boninsegna *et al.* 2009, Bertin 2020). Así, se ha demostrado que la temperatura es la principal variable climática que controla el crecimiento de *F. cupressoides*, en donde condiciones cálidas y secas afectan negativamente el crecimiento de la especie (Lara *et al.* 2000, Urrutia-Jalabert *et al.* 2015a, b, c). Además, esta especie

ha mostrado una disminución sostenida en su crecimiento radial en la cordillera de la Costa, que va desde los 0.2 a los 0.5 mm/año (González *et al.* 2022, Urrutia-Jalabert *et al.* 2015a), principalmente desde la década de 1970, atribuido a una combinación de veranos más cálidos y menores precipitaciones estivales en suelos que tienen una baja capacidad de retención hídrica (Urrutia-Jalabert *et al.* 2015b).

Asimismo, la ecología de *F. cupressoides* está fuertemente condicionada por el ambiente edáfico en que se desarrolla. Esta especie crece en suelos muy restrictivos, de baja fertilidad y alta acidez, donde pocas especies arbóreas logran establecerse y crecer (Donoso *et al.* 2006). La persistencia de la especie en estos ambientes marginales sugiere una fuerte dependencia de procesos biológicos de retención, absorción y reciclaje de nutrientes y, en particular, de las asociaciones micorrízicas como vía clave para la adquisición de nutrientes en suelos pobres (Oyarzún *et al.* 1998).

Los primeros estudios sobre los rasgos subterráneos de *F. cupressoides* caracterizaron la morfoanatomía de sus raíces micorrízicas, demostrando que se asocia a HMA (Godoy y Mayr, 1989). Asimismo, Godoy *et al.* (1993) demostraron que la inoculación con HMA aumenta el largo de tallo y raíz, además del peso fresco y seco de plántulas de *F. cupressoides* en vivero frente al control sin inoculación. Más recientemente, se estudiaron las comunidades de hongos presentes en los suelos donde se desarrolla la especie, mediante métodos de identificación morfológicos (Marín *et al.* 2017) y de metabarcoding (Marín *et al.* 2023), encontrando seis especies de HMA y una gran diversidad y abundancia de hongos saprótrofos, respectivamente.

Boninsegna *et al.* (2009) identificaron que el primer componente principal de una red de cronologías de *F. cupressoides* se asociaba primordialmente al clima regional, el cual explicaba un 42.2 % de la variabilidad común. Esto indica que una fracción considerable del crecimiento de esta especie no se atribuye a variables climáticas, lo que pone de relieve la importancia de considerar cómo otras dimensiones del entorno, como el suelo y sus componentes biológicos, podrían contribuir a este proceso. A pesar de la evidencia de que las comunidades de HMA modulan la adquisición de recursos en función de la disponibilidad de N y P en el suelo, lo que puede traducirse en variación del crecimiento, se desconoce cómo los rasgos subterráneos de *F. cupressoides* se relacionan con su crecimiento en distintas condiciones de disponibilidad de nutrientes en el suelo.

1.5. Objetivos

A partir de este contexto, y de la existencia de sectores cercanos con distinta disponibilidad de P disponible en el suelo del Parque Nacional Alerce Costero (Truong *et al.* 2025; *In rev.*), este trabajo plantea la siguiente pregunta de investigación:

¿Cómo es la relación entre el crecimiento radial de *F. cupressoides* y sus rasgos subterráneos bajo distintas concentraciones de fósforo disponible en el suelo del Parque Nacional Alerce Costero?

Para responderla, se establece como objetivo general “evaluar las relaciones entre el crecimiento radial de *F. cupressoides* y sus rasgos subterráneos bajo distintas concentraciones de fósforo disponible en el suelo en el Parque Nacional Alerce Costero”. Los objetivos específicos son los siguientes:

1. Caracterizar las propiedades químicas del suelo de *F. cupressoides* en los sectores con distintas concentraciones de fósforo disponible en el suelo.
2. Determinar los rasgos subterráneos de *F. cupressoides* en los sectores con distintas concentraciones de fósforo disponible en el suelo.
3. Examinar las relaciones entre el crecimiento de *F. cupressoides*, sus rasgos subterráneos, y la química del suelo en las distintas condiciones de fósforo disponible en el suelo.

2. MÉTODOS

2.1. Área de estudio

El área de estudio corresponde a un bosque de *Fitzroya cupressoides* en el sector sur (Mirador) del Parque Nacional Alerce Costero (PNAC), el cual se ubica en la región de Los Ríos, entre las comunas de La Unión y Corral (40°11' S 73°26' W, 886 – 900 m.s.n.m.) (figura 1).

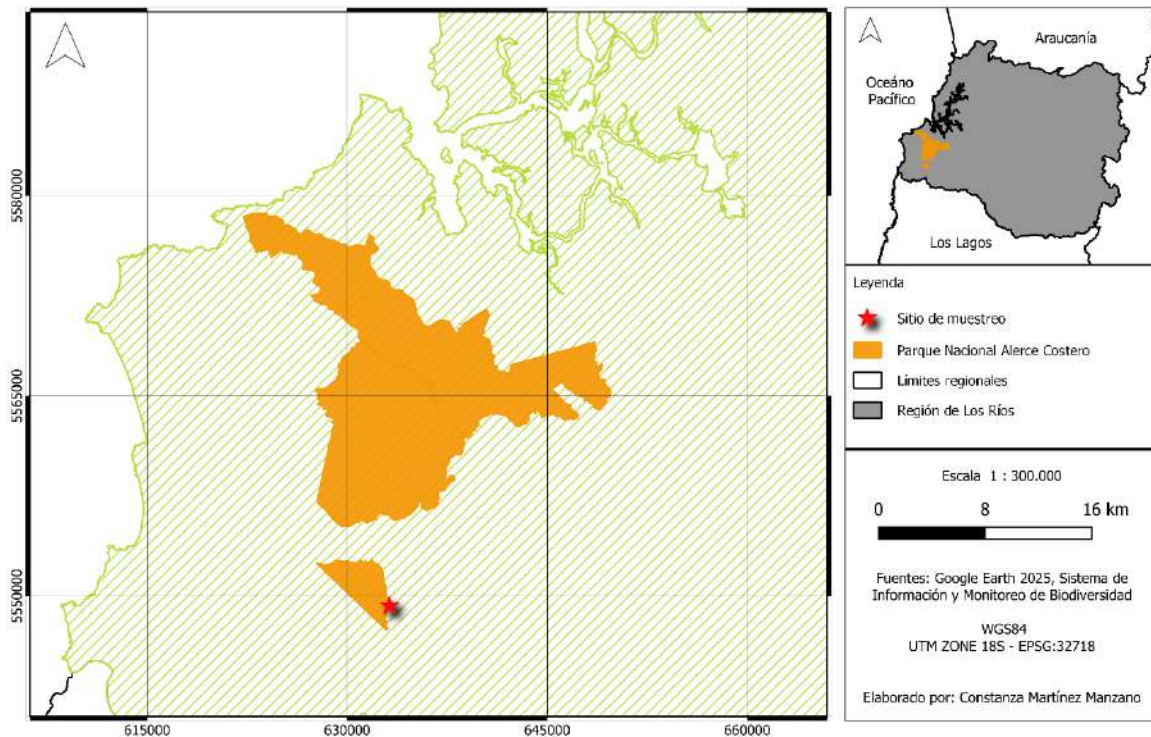


Figura 1. Área de estudio en el Parque Nacional Alerce Costero, región de Los Ríos, Chile.

El sitio de estudio presenta un clima templado lluvioso con una significativa influencia mediterránea (González *et al.* 2022). La precipitación media anual alcanza los 4500 mm (Urrutia-Jalabert *et al.* 2015a), y se distribuye a lo largo de todo el año, con aproximadamente un 9 % ocurriendo durante el verano (Urrutia-Jalabert *et al.* 2018), mientras que presenta una temperatura media anual de 7.5 °C (Urrutia-Jalabert *et al.* 2015a).

Los suelos en la cordillera de la Costa están altamente meteorizados y se originaron mediante procesos *in situ*, a partir de la meteorización del material parental, que corresponde a micaesquisto, una roca metamórfica proveniente del Precámbrico al Paleozoico (Veblen y Ashton 1982). En las zonas altas de la cordillera, los bosques de *F. cupressoides* se encuentran asociados a suelos delgados y con drenaje pobre debido a la roca no meteorizada en profundidad, presentando procesos de podzolización (Veblen y Ashton 1982). Respecto a sus propiedades químicas, estos suelos presentan pH ácido y son pobres en nutrientes por el constante proceso de lixiviación, además de presentar altos niveles de aluminio (Urrutia-Jalabert *et al.* 2015a). No obstante, los suelos de la zona varían considerablemente en distancias cortas y a una elevación constante, por ejemplo, en cuanto a la concentración de N y sus tasas de mineralización de la MOS (Matus y Lusk 2000). Asimismo, de acuerdo con estudios realizados en la zona (Truong *et al. In rev.*), se han encontrado sectores con distintas concentraciones de P-Olsen (4 a 24.5 ppm) en cortos rangos de distancia (<250 m) y a elevaciones similares (menos de 10 m de diferencia).

En cuanto a la vegetación, conforme con estudios realizados en el mismo sitio (Lara *et al.* 1999), está dominada por *F. cupressoides*, con una alta densidad de árboles (2550 individuos/ha), los cuales forman un dosel cerrado. Debido a las difíciles condiciones ambientales, esta especie crece mayormente en rodales puros o acompañado en menor proporción por *Nothofagus nitida* (Phil.) Krasser, *Drimys winteri* J.R. Forst. & G. Forst. Var. (dc.) A. Gray, *Saxegothaea conspicua* Lindl. y *Weinmannia trichosperma* (cav.) Kuntze (Lara *et al.* 1999, González *et al.* 2022).

Respecto a la diversidad presente en el suelo, los bosques de *F. cupressoides* en la cordillera de la Costa presentan una alta dominancia micorrízica de HMA, reportándose seis especies clasificadas a través de métodos morfológicos, que pertenecen a los géneros *Acaulospora*, *Claroideoglossum*, y *Scutellospora* (Marín *et al.* 2017). Además, mediante métodos de metabarcoding se han registrado entre 486 y 560 especies de hongos pertenecientes a todos los gremios funcionales en los suelos de estos bosques, con una marcada dominancia de hongos saprófitos (Marín *et al.* 2023).

2.2. Definición de los sectores con distinta disponibilidad de fósforo en el suelo

En junio de 2024 se realizó un muestreo inicial en el sendero que lleva al Alerce Milenario, en donde se seleccionaron 100 árboles maduros coetáneos (25-45 cm de diámetro a la altura del pecho, DAP) de *F. cupressoides* para la recolección de muestras compuestas de suelo, tomadas a 15 cm de profundidad en la base de cada árbol. Además, se registró la ubicación geográfica y el DAP de cada individuo. Las muestras de suelo fueron analizadas en el Laboratorio de Suelos Forestales de la Universidad Austral de Chile, para determinar fósforo disponible (método P-Olsen) y nitrógeno total (N_T; digestión Kjeldahl).

El análisis de P-Olsen evidenció un rango entre 9.4 y 44.6 mg/kg, lo que permitió identificar sectores con distinta disponibilidad de P. Con base en estos valores extremos se establecieron tres zonas con 12 árboles cada una, de disponibilidad baja, media, y alta de P, denominadas P1, P4, y P5, respectivamente (cuadro 1 y anexo 2). Estas zonas definieron los sectores de muestreo empleados en los análisis posteriores.

Cuadro 1. Valores de P disponible (mg/kg) para cada parcela definida en el bosque de *F. cupressoides* en el Parque Nacional Alerce Costero.

	Media ± DE	Rango
P1	13.8 ± 2.4	9.4 - 16.4
P4	24.3 ± 4.9	14.6 - 28.8
P5	35.6 ± 6.8	24.8 - 46.6

En septiembre de 2024 se realizó un segundo muestreo con el fin de coleccionar el material necesario para las mediciones relacionadas a la química del suelo, rasgos subterráneos, y crecimiento de las plantas.

2.3. Química del suelo

Se coleccionaron nuevamente muestras compuestas de suelo rizosférico de 300 gr cada una, a una profundidad de 0-15 cm en la base de cada uno de los 36 árboles seleccionados para su análisis químico, el cual fue realizado en el Laboratorio de Suelos Forestales de la Universidad Austral de Chile. Los análisis realizados incluyen el pH en agua (relación suelo:solución = 1:2.5), el P disponible a través del método Olsen, la fracción extraíble de Na, K, Ca, y Mg mediante extracción con Acetato de Amonio a pH 7, el C total (C_T) por oxidación con Dicromato de Potasio y Ácido Sulfúrico, y N total con el método de digestión de Kjeldahl, de acuerdo a lo señalado en Sadzawka *et al.* (2006).

2.4. Mediciones de los rasgos subterráneos

En cada uno de los 36 árboles seleccionados se recolectó material radical fino (< 2 mm, 300 gr de peso fresco) y suelo rizosférico con el fin de medir distintos rasgos subterráneos en cada individuo.

2.4.1. Química de raíces

La química de raíces es un rasgo fisiológico usado como indicador del estado nutricional de las plantas. Es de especial relevancia la estequiometría de N y P, dado que se ha propuesto como un indicador importante sobre la limitación de nutrientes de las plantas (Koerselman y Meuleman 1996, Johnson 2010). Se cuantificó la concentración de elementos (N, P, K, Ca, Mg) según Sadzawka *et al.* (2007). En el caso del N, este fue obtenido a partir del método de extracción Kjeldahl. Para los demás macronutrientes, se utilizó el método de calcinación a 500° C durante 7 horas y posterior extracción con HCl al 10%. Estos análisis fueron realizados en el Laboratorio de Suelos Forestales de la Universidad Austral de Chile.

2.4.2. Colonización micorrízica

La colonización micorrízica es un rasgo morfológico de la simbiosis (Chaudhary *et al.* 2022), que ofrece un indicador para inferir los resultados funcionales de esta interacción (Frew 2025). Para evaluarla, se siguió la metodología de tinción descrita por la Colección Internacional de Cultivos de *Glomeromycota* (CICG, <https://sites.google.com/view/cicg-furb-english>). Se seleccionaron raíces finas de los 36 árboles, las cuales fueron sumergidas en una solución de hidróxido de potasio (KOH) al 10% en baño maría a 90°C durante 60 minutos, para así eliminar el contenido citoplasmático de las células de

las raíces. Posteriormente, se retiró el KOH y las raíces se lavaron con agua para adicionarles peróxido de hidrógeno (H₂O₂) al 3 % por 10 minutos a temperatura ambiente para blanquear el tejido. Una vez transcurrido ese tiempo, se retiró el H₂O₂ y las raíces se cubrieron con ácido clorhídrico (HCl) al 1 % , el cual fue retirado al cabo de 10 minutos. Este paso se realizó con el fin de neutralizar residuos alcalinos del KOH y acondicionar el tejido para el teñido posterior. Finalmente, se añadió a las raíces una solución de glicerol con azul de metileno al 0.05 % durante 50 minutos a 90° C. La cuantificación de la colonización se realizó mediante el método de intersección de líneas de cuadrícula (Giovannetti y Mosse, 1980). Específicamente, las raíces se colocaron aleatoriamente sobre placas Petri con líneas de cuadrícula de 1 cm², donde se cuantificó la colonización de raíces por HMA y sus estructuras (arbúsculos, vesículas y *coils*). Se cuantificaron 100 intersecciones por cada muestra de raíces de cada individuo (árbol), de acuerdo a lo recomendado por Giovannetti y Mosse (1980).

2.4.3. Actividad enzimática

En ecología de micorrizas, la actividad enzimática se entiende como un rasgo fisiológico relacionado con la adquisición de nutrientes y la actividad biológica (Chaudhary *et al.* 2022, Antunes *et al.* 2025). Además, es considerada como un indicador preciso sobre las dinámicas biológicas en el suelo, ya que integran información sobre el estado y condiciones fisicoquímicas del suelo (Paul 2007). Bacterias y hongos sintetizan y liberan enzimas extracelulares, tales como ureasas, proteasas, esterases, fosfatasas, entre otras, catalizando las reacciones para la descomposición de la MOS y los ciclos de nutrientes en los ecosistemas terrestres (Paul 2007).

A partir de las muestras de suelo rizosférico colectadas se determinó la actividad ureasa y fosfatasa ácida, enzimas que son esenciales en la transformación de urea en el suelo a amonio y dióxido de carbono, y en la hidrolización del fósforo orgánico presente en el suelo, respectivamente. Los análisis se llevaron a cabo por el Centro BIOREN de la Universidad de La Frontera. En el caso de la fosfatasa ácida, esta se evaluó mediante el método colorimétrico descrito por Tabatabai y Bremner (1969). Se midió la absorbancia a 400 nm, correspondiente a la cantidad de p-nitrofenol liberado, por lo que se ocupó la siguiente fórmula para obtener la actividad fosfatasa ácida [1]:

$$Fosfatasa\ ácida\ \left(\frac{\mu g pNP}{g\ suelo \times h}\right) = \frac{[|M| - (|C| + |B|)] \times V \times FD}{t \times m \times \varepsilon} \quad [1]$$

Donde “M” corresponde a la absorbancia de la muestra, “C” a la absorbancia del control, “B” a la absorbancia del blanco, “V” al volumen del extracto incubado, “FD” al factor de dilución, “t” al tiempo de incubación, “m” al valor real de lo masado en gramos, y “ε” al coeficiente de la curva de calibración.

La actividad ureasa se determinó incubando el suelo con una solución de urea a 79 mM, y luego cuantificando el amonio liberado mediante una reacción colorimétrica con salicilato de sodio y dicloroisocianurato. La absorbancia se midió a 690 nm y se calculó la actividad ureasa con la fórmula [2]:

$$\text{Actividad ureasa} \left(\frac{\mu\text{gN-NH}_4}{\text{gsuelo} \times \text{h}} \right) = \frac{(M-B) \times V \times FD}{m \times t} \quad [2]$$

Donde “M” es la cantidad de N-NH₄/mL en la muestra obtenida mediante la ecuación de la recta de la curva de calibración, “B” es la cantidad de N-NH₄/mL en el blanco, “V” es el volumen total del extracto incubado, “FD” es el factor de dilución, “m” el valor real de lo masado en gramos, y “t” el tiempo de incubación.

2.4.4. Microbioma micorrízico arbuscular

Se analizaron las comunidades de HMA asociadas a las raíces y al suelo rizosférico de cada individuo de *F. cupressoides* seleccionado mediante técnicas de metabarcoding. Este análisis fue realizado en el laboratorio Austral-Omics de la Universidad Austral de Chile. Para ello, se amplificaron regiones marcadoras (WANDA-AML2) del ADN ribosomal SSU (Opik *et al.* 2010), con el fin de caracterizar la diversidad y composición de las comunidades de HMA presentes.

En una primera etapa se procedió con la extracción de ADN. Para las raíces se utilizó el kit comercial *Quick-DNA™ Fecal/Soil Microbe Miniprep Kit* de Zymo, y para el suelo el kit *DNeasy PowerSoil Pro-Kit* de QIAGEN. La concentración de ADN fue cuantificada por fluorimetría en un equipo Qubit 4.0, empleando el kit *Qubit dsDNA HS Assay Kit*. La muestra de raíces perteneciente al árbol P5.T19 fue eliminada debido a que no se observó una correcta amplificación de los fragmentos de interés en todas las muestras, la cual arrojó bandas tenues para los tres marcadores moleculares. Posteriormente, la preparación de las bibliotecas de amplicones se realizó siguiendo el protocolo *Illumina 16S Metagenomic Sequencing Library Preparation*. Para la amplificación se utilizó la región del gen SSU, con los *primers* WANDA-AML2 (WANDA F: *CAGCCGCGGTAATTCCAGCT* y AML2 R: *GAACCCAAACACTTTGGTTTCC*) (Lee *et al.* 2008, Dumbrell *et al.* 2011). La secuenciación se llevó a cabo en un equipo *Illumina NextSeq 1000*.

Las lecturas obtenidas fueron procesadas mediante la plataforma QIIME2 (Bolyen *et al.* 2018). Dada la adecuada calidad de las secuencias crudas, no fue necesario aplicar recortes ni pasos de depuración adicionales. Se empleó el método DADA2 (Callahan *et al.* 2016) para generar variantes de secuencia de amplicón (ASV, por sus siglas en inglés *Amplicon Variant Sequence*), que corrige errores de

secuenciación y permite obtener secuencias únicas de alta resolución. Este proceso resultó en un total de 2332 ASV en las muestras de raíces, y 2202 para las muestras de suelo. Se utilizó la herramienta VSEARCH para la asignación taxonómica, herramienta que compara las ASV obtenidas con la base de datos MaarjAM (Opik *et al.* 2010). Se empleó un umbral de similitud de 97 %, pudiendo clasificar las secuencias hasta el nivel de taxón virtual (VTX, por sus siglas en inglés *Virtual Taxa*).

2.5. Cuantificación del crecimiento de *F. cupressoides*

Esta actividad se realizó como parte de una tesis complementaria que fue desarrollada en paralelo (Acevedo, 2025). Para este propósito, se colectaron dos tarugos a la altura del DAP por cada individuo de *F. cupressoides* selecciones mediante barrenos de incremento de 5 mm de diámetro. Las muestras colectadas fueron montadas y analizadas como se detalla en Acevedo (2025) y en Urrutia-Jalabert *et al.* (2015a). Se midió el ancho de anillos de los últimos cinco años para los 36 árboles utilizando el programa CooRecorder 9.5 (Cybis Elektronik & Data AB), y se calculó el promedio del crecimiento para esos últimos cinco años por árbol.

2.6. Análisis estadístico

Se realizó un análisis estadístico descriptivo con medidas de posición central y dispersión (media, desviación estándar, y coeficiente de variación). Se exploraron las relaciones entre el crecimiento medio, la química del suelo, y rasgos subterráneos de los individuos seleccionados de *F. cupressoides* mediante el coeficiente de correlación por rangos de Spearman (r_s), ya que los datos no presentaron una distribución normal bivariada (Johson y Kuby 2012).

Para describir los patrones de diversidad de HMA se calcularon índices de diversidad que consideran diversidad alfa, dominancia y equitatividad (Riqueza, S; Abundancia; índice de Shannon, H' ; índice de diversidad de Simpson, 1-D1; índice de dominancia de Berger Parker, BP), a partir de la función *diversityresult* del paquete *BiodiversityR* (Kindt y Coe, 2005). Además, se identificaron las variables edáficas que predicen la estructura de las comunidades de HMA mediante un análisis canónico de correspondencia (CCA) utilizando la función *cca* del paquete *vegan* (Oksanen *et al.* 2022). Las variables se seleccionaron utilizando la función *ordistep* del mismo paquete. Previo al análisis, se prepararon las matrices comunitarias de acuerdo a Bakker (2024).

En todas las pruebas estadísticas se consideró un nivel de significancia del 95 %. El procesamiento de la base de datos y análisis estadístico fueron realizados utilizando el *software* RStudio version 4.4.1 (R core team 2024), que incluyó la carga de las siguientes librerías: “readxl” (Wickham *et al.* 2019a),

“dplyr” (Wickham *et al.* 2019b), “ggplot2” (Wickham 2011), “corrplot” (Wei y Simko 2024), y “BiodiversityR” (Kindt y Coe, 2005).

3. RESULTADOS

3.1. Química del suelo

En el segundo muestreo (septiembre de 2024), los valores de P disponible oscilaron en un orden de magnitud, entre 5.4 a 47.2 mg/kg, lo que permitió cubrir un amplio rango de valores. A pesar de que las concentraciones medias aumentaron de P1 a P5 (cuadro 2), la variabilidad dentro de las parcelas produjo un solapamiento entre ellas (anexo 3). De esta forma, el P disponible se comporta como una variable continua que describe un gradiente nutricional de P a una escala de sitio, más que como niveles discretos por parcelas, representando la variabilidad natural del sistema.

El pH del suelo en las 36 muestras presentó una media de 3.8 y una desviación estándar de 0.2, lo que indica que todos los árboles crecen en un ambiente marcadamente ácido. En cuanto a las demás variables (cationes, N_T, C_T, y MOS), los resultados revelaron una gran dispersión dentro de cada parcela, pese a una tendencia creciente de P1 a P5 (cuadro 2). La relación C:N mantuvo una baja variación en el total del sitio de estudio, observándose valores que oscilaron entre 34 a 90.

Cuadro 2. Análisis químicos de suelo por parcela y total (media ± DE) en el bosque de *F. cupressoides*. en el Parque Nacional Alerce Costero.

	pH (al agua)	P (mg/kg)	Na (mg/kg)	K (mg/kg)	Ca (mg/kg)	Mg (mg/kg)	Ct (%)	MO (%)	Nt (%)	C/N
P1	3.9 ± 0.2	10.2 ± 5	40.3 ± 22.1	195 ± 134.7	871.4 ± 787.1	203 ± 115.4	17.5 ± 10.3	30.3 ± 17.9	0.4 ± 0.2	48.8 ± 9.4
P4	3.7 ± 0.2	22.6 ± 9.4	99.2 ± 51.5	504.9 ± 238.9	910.4 ± 532	593.2 ± 263.9	39.1 ± 13.7	67.4 ± 23.6	0.7 ± 0.2	57.4 ± 11.6
P5	3.8 ± 0.2	29.8 ± 10.8	125.8 ± 47.4	697.3 ± 283	1326.8 ± 576.6	640.3 ± 248.3	44.3 ± 10	76.4 ± 17.3	0.8 ± 0.2	56.5 ± 8.4
TOTAL	3.8 ± 0.2	20.9 ± 11.8	88.4 ± 54.8	465.7 ± 304.7	1036.2 ± 657.1	478.8 ± 291.5	33.6 ± 16.2	58 ± 27.9	0.6 ± 0.3	54.2 ± 10.4
CV	5%	57%	62%	65%	63%	61%	48%	48%	43%	19%
RANGO	3.5 - 4.2	5.4 - 47.2	17 - 218	78 - 1141	307 - 2644	62 - 1000	5.8 - 60.5	10 - 104	0.15 - 1.02	34 - 90

Se observaron fuertes correlaciones positivas y significativas entre el P disponible y la mayoría de las variables edáficas medidas (K, Na, N_T, Mg, C_T, y MO, figura 2). El Ca mostró una correlación más baja con el P disponible, en comparación con los demás cationes ($r_s = 0.52$, p-valor < .001). De la misma forma, la relación C:N mostró una correlación moderada con el P disponible, aunque esta no fue significativa ($r_s = 0.28$, p-valor = 0.104). Por otro lado, el pH solo se correlacionó significativamente con el Ca, mostrando una correlación positiva y fuerte ($r_s = 0.6$, p-valor < 0.001).

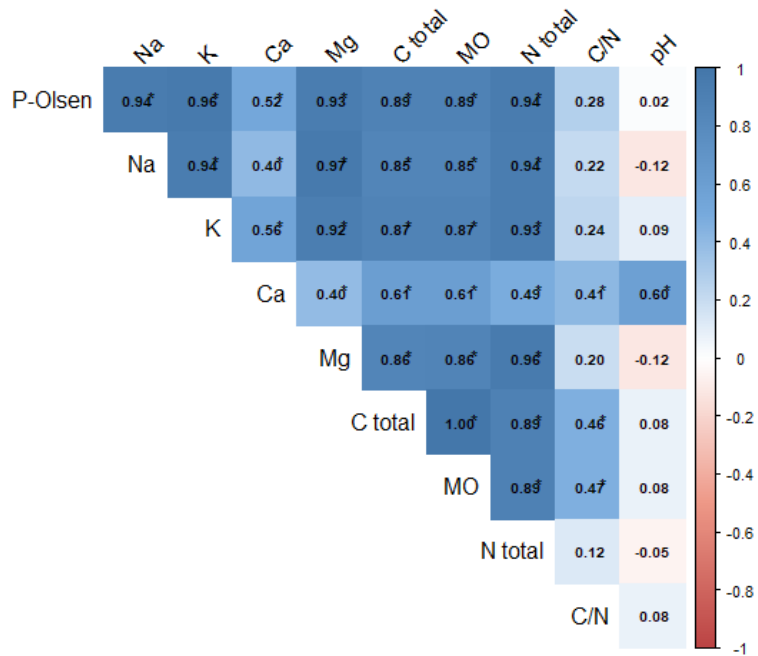


Figura 2. Correlaciones entre las variables químicas del suelo en el bosque de en bosque de *F. cupressoides*, Parque Nacional Alerce Costero. Las correlaciones se estimaron mediante el coeficiente de correlación por rangos de Spearman (r_s). Se indican con asterisco (*) aquellas correlaciones estadísticamente significativas (p -valor < 0.05).

3.2. Rasgos subterráneos

3.2.1. Química de raíces

En cuanto a la química de raíces, el N presentó un valor medio de 0.54 % para el total del sitio de estudio, mientras que el P mantuvo una media de 0.04 % (cuadro 3). Ambos nutrientes exhibieron una baja variación en el total del sitio de estudio (24 y 20 %, respectivamente; cuadro 3). La relación N/P tuvo un valor medio de 12.5 y una baja dispersión (17 %), sin embargo, esta relación presentó un rango entre 7.6 y 18.2. Por otro lado, el K, Ca y Mg presentaron valores medios de 0.19, 0.52, y 0.12 %, respectivamente, y se observaron variaciones más altas en comparación al N y P, siendo el K el nutriente que presentó la menor dispersión (28 %). Para el Ca, se pudo observar una tendencia decreciente de P1 a P5.

Cuadro 3. Análisis químicos del tejido radicular por parcela y total (media \pm DE), en el bosque de *F. cupressoides*, Parque Nacional Alerce Costero

	P (%)	N (%)	N/P	K (%)	Ca (%)	Mg (%)
P1	0.04 ± 0.01	0.51 ± 0.16	12.56 ± 2.17	0.17 ± 0.03	0.75 ± 0.34	0.09 ± 0.03
P4	0.05 ± 0.01	0.57 ± 0.09	12.39 ± 2.3	0.22 ± 0.08	0.41 ± 0.2	0.13 ± 0.07
P5	0.04 ± 0.01	0.53 ± 0.12	12.55 ± 2.01	0.19 ± 0.03	0.4 ± 0.19	0.12 ± 0.03
TOTAL	0.04 ± 0.01	0.54 ± 0.13	12.5 ± 2.1	0.19 ± 0.05	0.52 ± 0.3	0.12 ± 0.05
CV	20%	24%	17%	28%	57%	42%
RANGO	0.03 - 0.07	0.33 - 0.91	7.6 - 18.2	0.13 - 0.37	0.2 - 1.35	0.06 - 0.31

Las correlaciones entre nutrientes en raíces y suelo mostraron patrones diferenciados según el elemento. En el caso de N y P en las raíces, estos nutrientes no se correlacionaron significativamente con sus respectivas concentraciones edáficas (figura 3), pero se observó una fuerte correlación significativa entre estos nutrientes, lo que indica que tienden a acumularse conjuntamente en el tejido radical ($r_s = 0.75$, p-valor < .001, figura 3).

Respecto los cationes (figura 3), el K en las raíces mostró una correlación significativa con su concentración en el suelo, teniendo una correlación positiva pero moderada ($r_s = 0.36$, p-valor = 0.029, figuras 3 y 4a), lo que sugiere una correspondencia entre la disponibilidad edáfica de este nutriente y su acumulación en el tejido radical. Asimismo, el Mg en el tejido radical mostró una correlación positiva y fuerte con su disponibilidad en el suelo ($r_s = 0.54$, p-valor < .001, figuras 3 y 4b), indicando que a mayor disponibilidad edáfica hay una mayor acumulación en las raíces. No se encontró una correlación entre el Ca en raíces y su respectivo contenido edáfico.

Por otro lado, la relación N/P mostró una fuerte correlación significativa únicamente con el contenido de N en el tejido radical ($r_s = 0.53$, p-valor < .001), mientras que se observó una correlación negativa no significativa entre la relación N/P y el contenido de P en raíces ($r_s = -0.14$, p-valor = 0.432, figura 3). En contraste, no se observaron correlaciones significativas entre la relación N/P y los valores edáficos de N_T ni de P disponible (figura 3).

En general, se observaron correlaciones positivas entre los distintos nutrientes en las raíces, a excepción del Ca, el que se correlacionó negativamente con todos los demás nutrientes (figura 3).

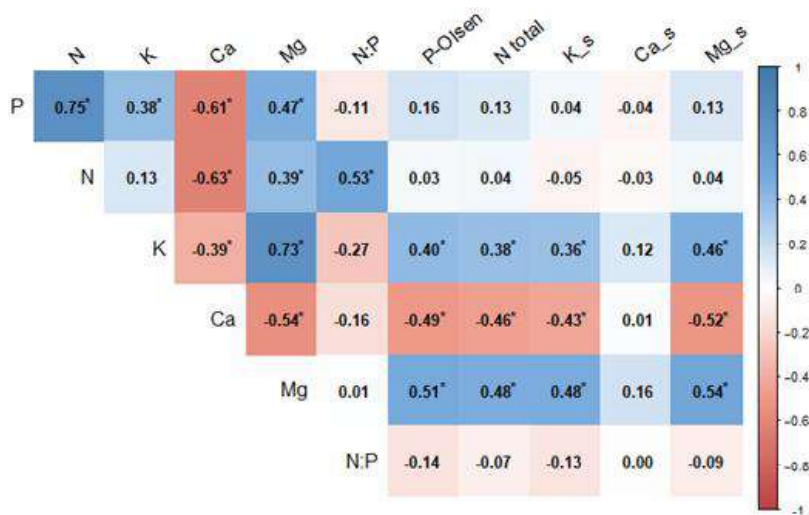


Figura 3. Correlaciones entre química de raíces y de suelo (variables seguidas de _s), para *F. cupressoides* en el Parque Nacional Alerce Costero. Las correlaciones se estimaron mediante el coeficiente de correlación por rangos de Spearman (r_s). Se indican con asterisco (*) aquellas correlaciones estadísticamente significativas (p -valor < 0.05).

Tanto para K como para Mg radicales y sus homólogos en el suelo, se observa un patrón de agrupación de los árboles por parcela, donde P1 concentra los valores más bajos, mientras que P4 y P5 se ubican en rangos intermedios y altos (figura 4).

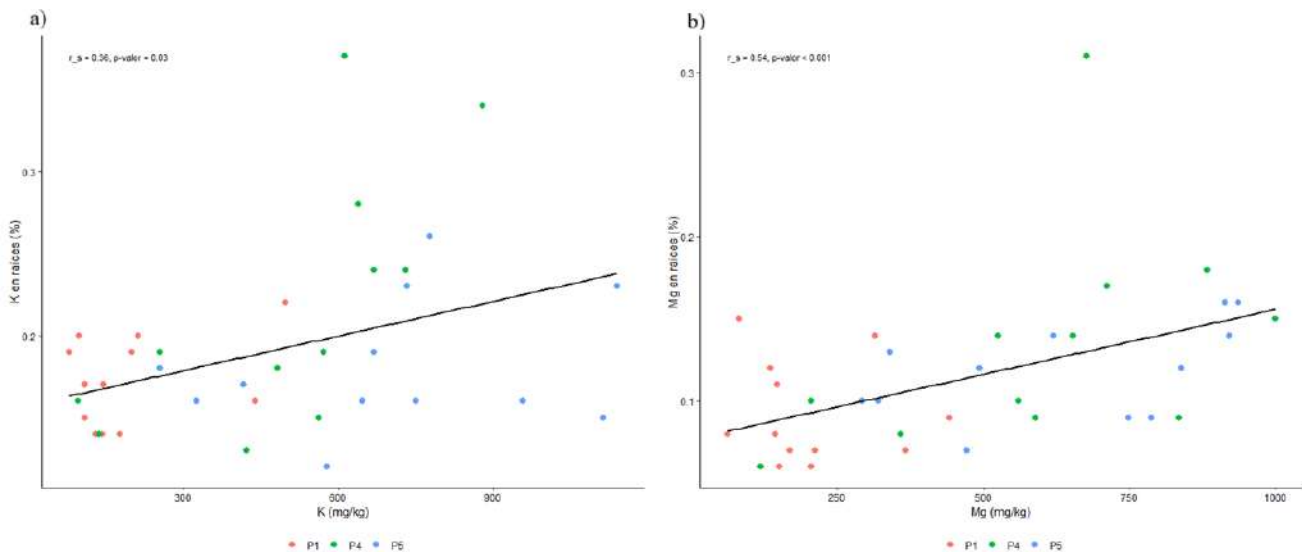


Figura 4. (a) Relación entre el contenido de K en el suelo y su respectiva concentración en raíces. (b) Relación entre el contenido de Mg en el suelo y su respectiva concentración en raíces, en el bosque de *F. cupressoides* en el Parque Nacional Alerce Costero.

3.2.2. Colonización micorrízica

En cuanto a la colonización de raíces por HMA, se registró una media de 44.5 % para la colonización total, considerando todos los árboles muestreados (cuadro 4). Se observaron valores medios más bajos para colonización de cada estructura frente a la colonización total, y la colonización por *coils* presentó la media más alta entre las estructuras (14.08 %), además del rango más amplio (anexo 4).

La colonización total presentó un coeficiente de variación de 59 % a lo largo del rango de valores de P-Olsen. Las estructuras individuales (arbúsculos, vesículas y coil) exhiben coeficientes de variación más altos (> 80 %) y no se encontraron presentes en todos los árboles muestreados, lo que indica una gran heterogeneidad entre muestras. Por otro lado, la presencia de estructuras como los *coils* sugiere que los HMA colonizadores corresponden al tipo morfológico *Paris*, caracterizado por una colonización intracelular en forma de espiral (anexo 5c; Kroon y Visser 2003).

Adicionalmente, se contabilizó la presencia de estructuras fúngicas no micorrízicas, es decir, endófitos septados oscuros (DSE, por sus siglas en inglés *Dark Septate Endophyte*), ya que se encontraron frecuentemente. Se observó que estas estructuras no están presentes en todos los árboles muestreados y que al igual que las estructuras micorrízicas, su colonización de las raíces varía en gran medida entre las muestras analizadas (109 %), registrándose un rango desde 0 a 35 % de colonización.

Cuadro 4. Colonización por HMA y sus estructuras, por parcela y total (media \pm DE), de *F. cupressoides* en el Parque Nacional Alerce Costero.

	Total (%)	Arbúsculos (%)	Vesículas (%)	Coil (%)	DSE (%)
P1	49.42 \pm 18.12	3.33 \pm 3.92	3.37 \pm 4.07	15.92 \pm 12.49	10.06 \pm 8.35
P4	43.42 \pm 27.15	0.5 \pm 0.67	3.8 \pm 4.07	11.83 \pm 11.4	5.89 \pm 7.99
P5	40.67 \pm 32.63	2.42 \pm 4.03	4.76 \pm 4.64	14.5 \pm 13.77	8.55 \pm 10.45
TOTAL	44.5 \pm 26.14	2.08 \pm 3.39	3.98 \pm 4.19	14.08 \pm 12.35	8.17 \pm 8.91
CV	59%	163%	105%	88%	109%
RANGO	1 - 82	0 - 14	0 - 14	0 - 41	0 - 35

El análisis de correlación reveló asociaciones significativas entre las distintas estructuras micorrízicas observadas (figura 5a). La colonización total se correlacionó de la misma forma con la presencia de arbúsculos y vesículas ($r_s = 0.4$, p-valor = 0.017, y $r_s = 0.4$, p-valor = 0.015, respectivamente), lo que indica que existe una tendencia al aumento de la colonización de cada una de estas estructuras cuando la colonización general es mayor. En el caso de los *coils*, estos se correlacionaron fuertemente con la colonización total ($r_s = 0.74$, p-valor < 0.001). Las correlaciones entre arbúsculos,

vesículas y *coils* fueron significativas ($r_s \text{ arb-coils} = 0.36$, $p\text{-valor} = 0.034$, $r_s \text{ arb-ves} = 0.35$, $p\text{-valor} = 0.039$, $r_s \text{ coils-ves} = 0.37$, $p\text{-valor} = 0.025$).

La única estructura micorrízica que mostró una correlación significativa con la disponibilidad de nutrientes en el suelo fueron las vesículas, asociada positivamente con el P disponible ($r_s = 0.4$, $p\text{-valor} = 0.015$; figura 5a). No obstante, no se observa un patrón claro por parcela (figura 6a). La colonización por *coils* mostró una correlación negativa con la relación C:N, aunque esta no fue significativa ($r_s = -0.3$, $p\text{-valor} = 0.078$).

En cuanto a las correlaciones con nutrientes en raíces (figura 5b), se identificaron algunas tendencias positivas entre la colonización total, arbuscúlos y *coils*, con N y P de las raíces ($r_s \approx 0.28$, $p\text{-valor} > 0.05$), sugiriendo una relación entre la colonización por HMA y la nutrición de N y P. Sin embargo, estas correlaciones no fueron significativas. Respecto a los demás nutrientes, solo se observó una correlación significativa entre la colonización total y el Ca ($r_s = -0.51$, $p\text{-valor} < .001$), lo que indica que a mayor colonización, hubo una menor concentración de este nutriente en las raíces (figura 6b). Además, se observó una correlación positiva entre la colonización total y el contenido de K, la que no fue significativa ($r_s = 0.3$, $p\text{-valor} = 0.074$).

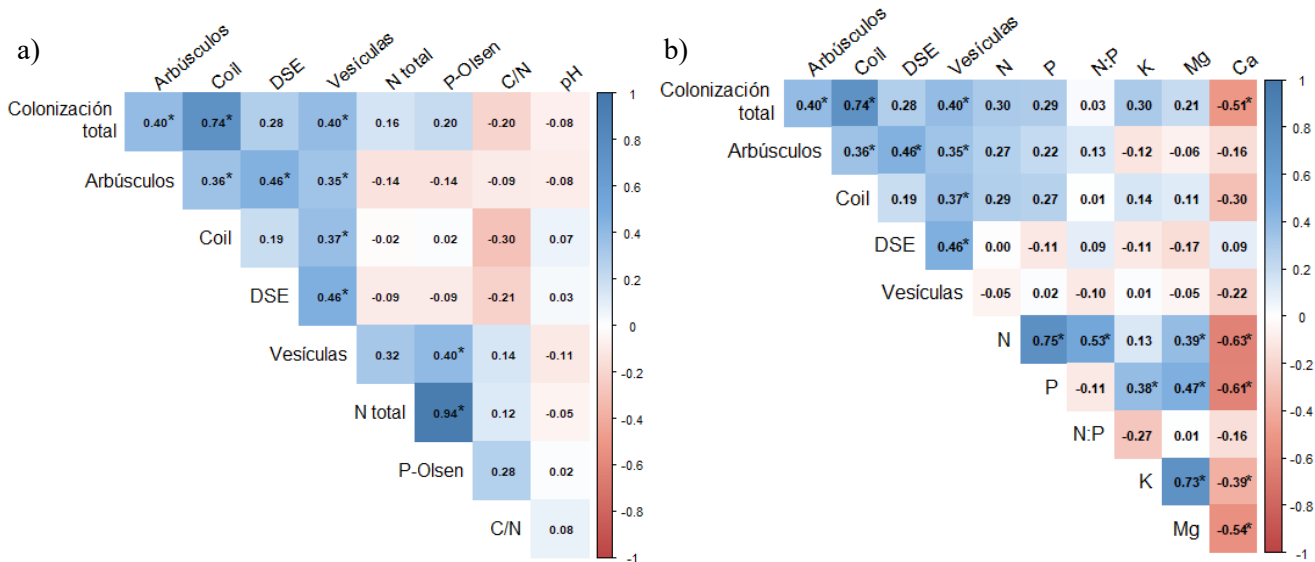


Figura 5. Correlaciones entre la colonización por HMA y variables del suelo (a), y nutrientes en las raíces (b), para *F. cupressoides* en el Parque Nacional Alerce Costero. Las correlaciones se estimaron mediante el coeficiente de correlación por rangos de Spearman (r_s). Se indica con asterisco (*) aquellas correlaciones estadísticamente significativas ($p < 0.05$).

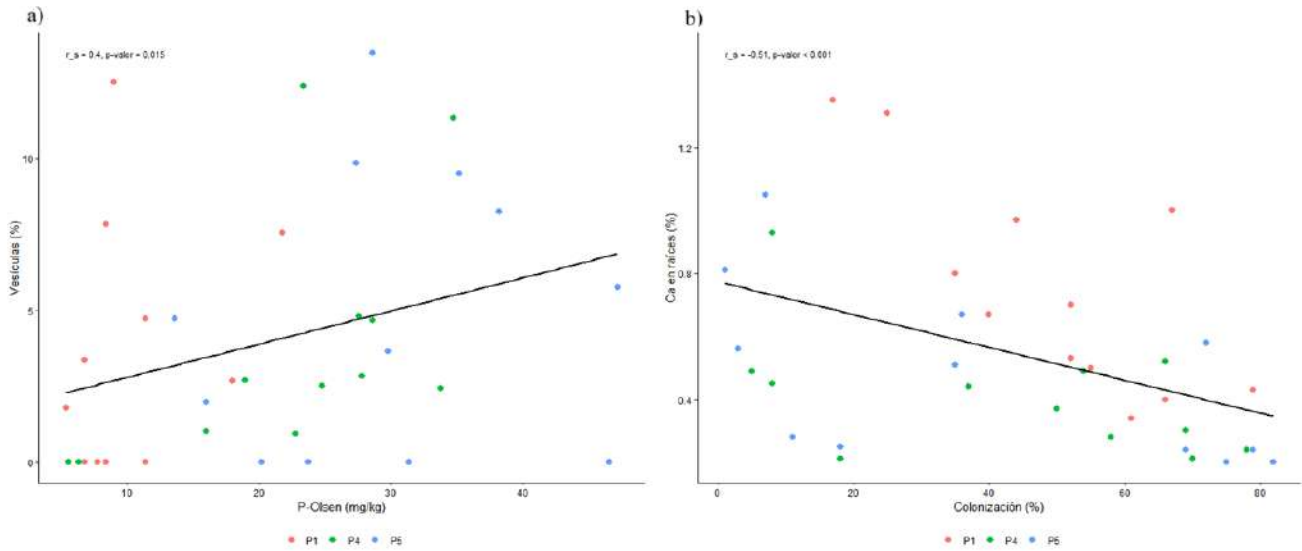


Figura 6. (a) Relación entre la colonización por vesículas y P-Olsen. (b) Relación entre el contenido de Ca en raíces y la colonización total, de *F. cupressoides* en el Parque Nacional Alerce Costero.

3.2.3. Actividad enzimática

Al considerar todos los árboles muestreados, la actividad de la fosfatasa ácida presentó una media de $130.02 \mu\text{g p-NF g}^{-1} \text{h}^{-1}$, con valores que oscilaron entre 34.62 y $200.08 \mu\text{g p-NF g}^{-1} \text{h}^{-1}$ y un coeficiente de variación de 34.62% (cuadro 5). En el caso de la ureasa, se registró una media de $43.66 \mu\text{g N-NH}_4 \text{g}^{-1} \text{h}^{-1}$, y un coeficiente de variación menor a la actividad fosfatasa (16.32%) (cuadro 5).

Cuadro 5. Actividad enzimática por parcela y total (media \pm DE), en el suelo del bosque de *F. cupressoides*, Parque Nacional Alerce Costero.

	Fosfatasa Ácida ($\mu\text{g p-NF g suelo húmedo}^{-1} \text{h}^{-1}$)	Ureasa ($\mu\text{g N-NH}_4 \text{g suelo húmedo}^{-1} \text{h}^{-1}$)
P1	89.22 ± 31.79	35.98 ± 13.8
P4	157.98 ± 33.49	46.71 ± 13.19
P5	142.86 ± 41.37	48.28 ± 10.59
TOTAL	130.02 ± 45.86	43.66 ± 13.44
CV	34.62%	16.32%
RANGO	$34.62 - 200.08$	$16.32 - 71.61$

El análisis de correlación entre la actividad fosfatasa ácida y variables del suelo como P disponible y N_T , mostraron asociaciones positivas ($r_s = 0.72$, $p\text{-valor} < .001$, $r_s = 0.75$, $p\text{-valor} < .001$, respectivamente; figura 7), así como con el C_T ($r_s = 0.76$, $p\text{-valor} < .001$). Del mismo modo, la actividad de ureasa se correlacionó moderadamente y de forma positiva con N_T ($r_s = 0.47$, $p\text{-valor} = 0.004$) y C (r_s

= 0.46, p-valor = 0.005). La actividad ureasa disminuyó en condiciones de pH ácido ($r_s = 0.34$, p-valor = 0.042), lo que es consistente con una mayor actividad de la enzima en condiciones menos ácidas. En cuanto a la relación C:N, se encontró que solo se encuentra correlacionada con la actividad fosfatasa, observándose una correlación positiva, aunque esta no fue significativa ($r_s = 0.33$, p-valor = 0.051).

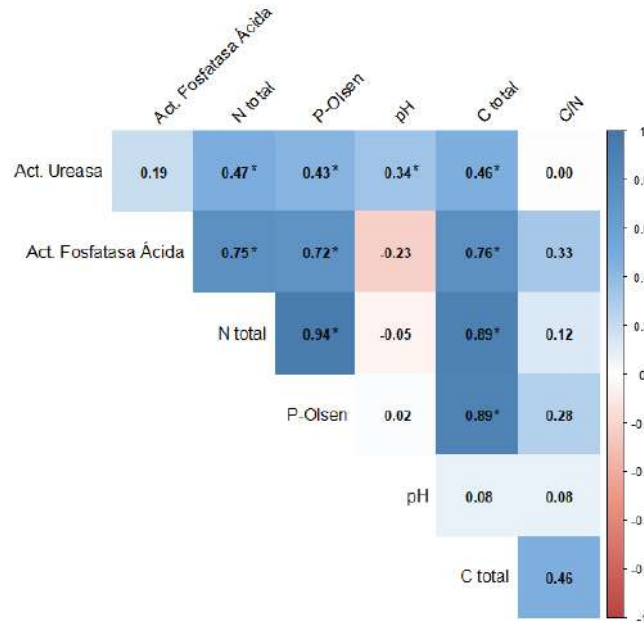


Figura 7. Correlaciones entre variables del suelo y actividad enzimática, para el bosque de *F. cupressoides* en el Parque Nacional Alerce Costero. Las correlaciones se estimaron mediante el coeficiente de correlación por rangos de Spearman (r_s). Se indican con asterisco (*) aquellas correlaciones estadísticamente significativas ($p < 0.05$).

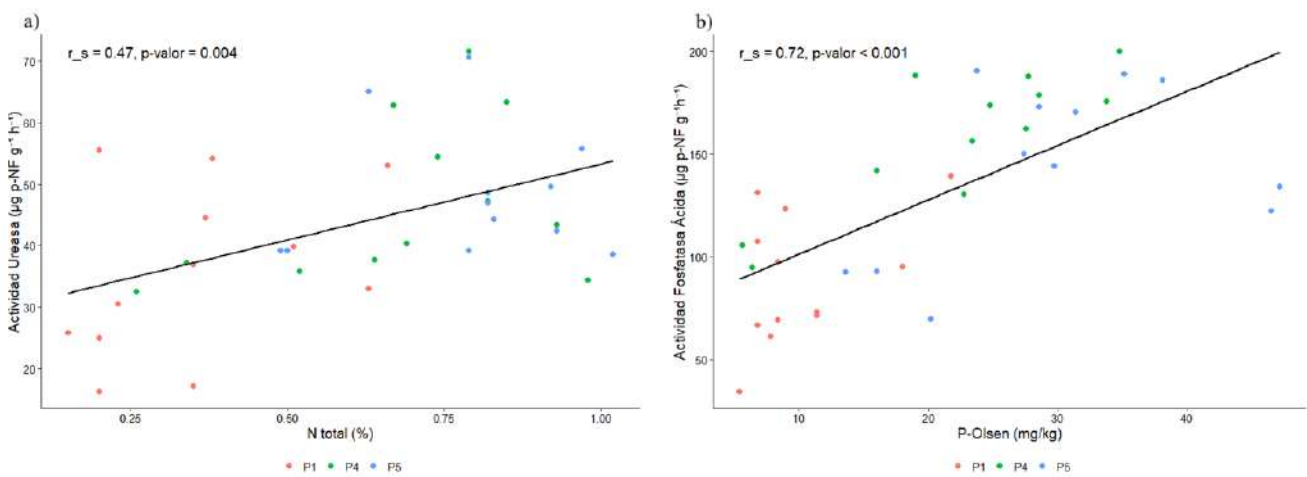


Figura 8. (a) Relación entre actividad fosfatasa ácida y P-Olsen. (b) Relación entre actividad ureasa y nitrógeno total, en el suelo del bosque de *F. cupressoides* en el Parque Nacional Alerce Costero.

3.2.4. Microbioma micorrízico arbuscular

En el suelo, se detectaron ocho géneros de HMA: *Glomus*, *Paraglomus*, *Claroideoglomus*, *Archaeospora*, *Acaulospora*, *Gigaspora*, *Otospora*, y *Scutellospora* (figura 9a-b). La máxima cantidad de géneros detectados por muestra fue de cinco géneros (árbol P4.T16, figura 9a), y tres árboles no registraron lecturas de HMA (P1.T15, P4.T7, P5.T17). Se observó que el género *Glomus* fue el más abundante (abundancia relativa media = 72.7 %; figura 9b), ausente solo en el árbol P5.T19. Se observó que la abundancia relativa de los géneros *Archaeospora* y *Paraglomus* aumentó desde valores bajos de P-Olsen (P1) hacia sitios con mayor disponibilidad de P-Olsen (P5), y *Paraglomus* solo se detectó hasta niveles intermedios del gradiente (P4) y no estuvo presente en los valores más altos de P-Olsen (figura 9b). Además, se observó mayor número de géneros en los árboles con menor disponibilidad de P-Olsen (P1), con una marcada dominancia del género *Acaulospora* cuando se encontró presente (figura 9b). Los géneros *Gigaspora* y *Otospora* solo se registraron en un árbol (P4.T16 y P1.T14, respectivamente).

En las raíces, a pesar de que todos los individuos se encontraron colonizados por HMA (cuadro 4), no se registraron lecturas para 10 árboles (P1.T18, P1.T14, P4.T3, P5.T5, P5.T3, P4.T7, P4.T11, P5.T1, P5.T6 y P5.T17; figura 9c-d). En los árboles restantes se registraron seis géneros (*Glomus*, *Paraglomus*, *Diversispora*, *Claroideoglomus*, *Archaeospora*, y *Scutellospora*), con un bajo número de géneros por árbol y comunidades fuertemente dominadas por el género *Glomus* (abundancia relativa media = 77.4 %, figura 8d), el cual solo se encontró ausente en el árbol P5.T6. La presencia de otros géneros rara vez se tradujo en aportes sustantivos de abundancia (abundancia relativa media = 22.6 %; figura 9d). Sin embargo, se puede apreciar un mayor aporte del género *Diversispora* a la abundancia total a mayores valores de P-Olsen (P5; abundancia relativa = 71.4 % y 58.1 %, para los árboles P5.T12 y P5.T3, respectivamente; figura 9d), mientras que *Claroideoglomus* y *Scutellospora* se restringieron a la parcela de baja disponibilidad de P (P1), y *Archaeospora* se encontró principalmente en valores bajos y medios de P-Olsen (P1-P4, figura 9c-d).

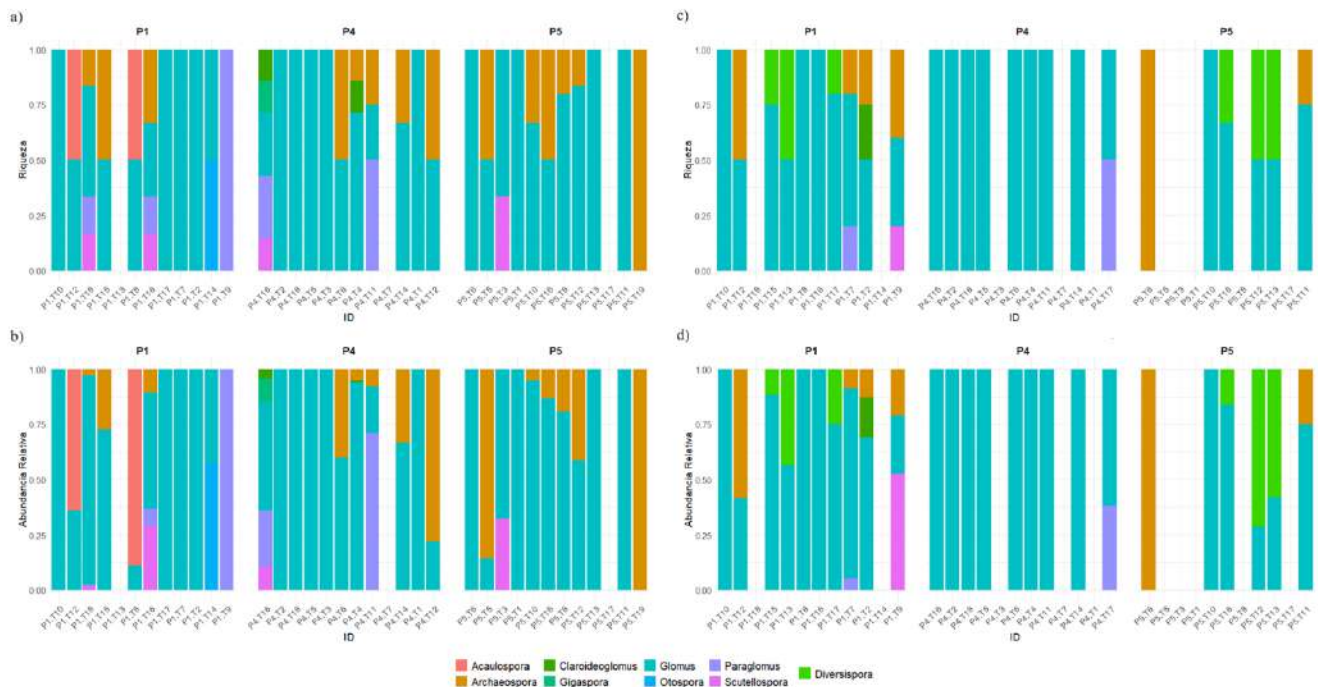


Figura 9. Abundancia y riqueza de géneros de HMA. (a) Número proporcional de VTX por cada género en el suelo, (b) Abundancia proporcional (número de VTX) de cada género en el suelo, (c) Número proporcional de VTX por cada género en raíces, (d) Abundancia proporcional (número de VTX) de cada género raíces, en el bosque de *F. cupressoides* en el Parque Nacional Alerce Costero.

El análisis de correspondencia canónica (CCA) demostró que las comunidades de HMA en el suelo se estructuran principalmente por la acidez del suelo (pH) y el K (figura 10a). Si bien a nivel de parcela no hay una separación clara, se observan tendencias en donde los árboles pertenecientes a P5 se concentran mayormente en sectores de K relativamente alto, mientras que los árboles pertenecientes a P4 ocupan posiciones intermedias, con algunos sitios proyectándose hacia K, y los árboles de P1 muestran una distribución más heterogénea en el espacio canónico, solapándose con las demás parcelas.

En el caso de las raíces, el análisis de ordenación reveló que el P-Olsen y el Na fueron las variables del suelo que afectaron la estructura de las comunidades de HMA asociadas a las raíces *F. cupressoides* (figura 10b). Así, se observaron cambios en las comunidades a lo largo de gradientes de P-Olsen y Na, en donde comunidades de la parcela con disponibilidad media de P-Olsen (P4) se encuentran asociadas a mayor disponibilidad de P, las comunidades de P5 a un Na elevado, y las de P1 a condiciones con menor disponibilidad de P-Olsen y Na, indicando reemplazo de taxones a lo largo de ambos gradientes.

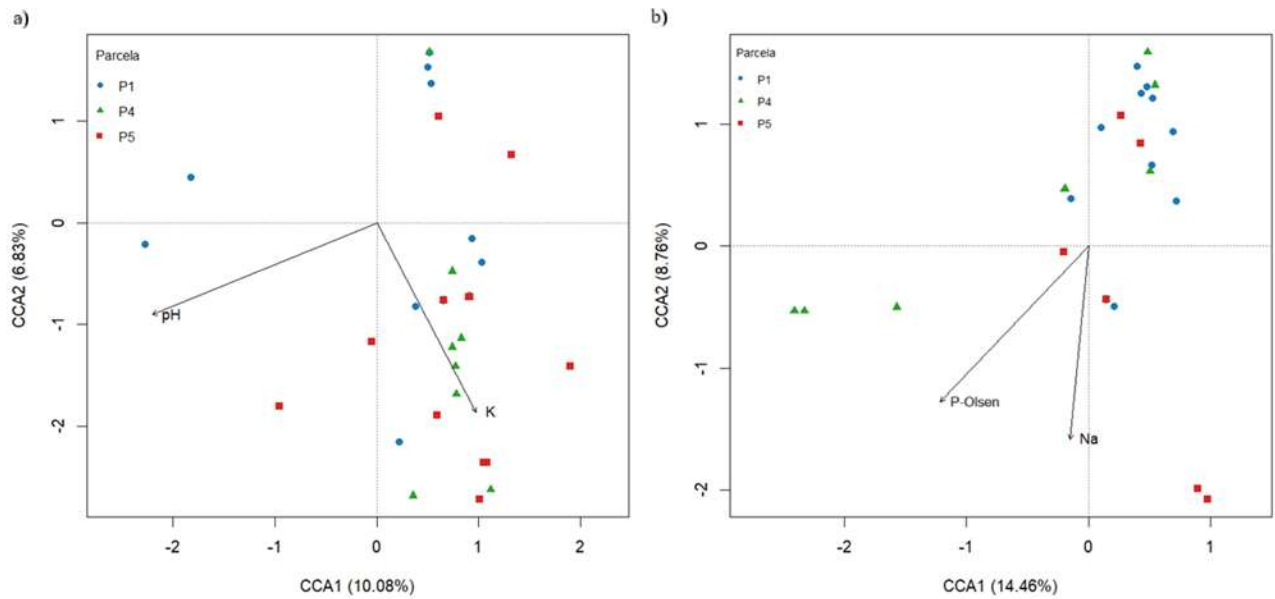


Figura 10. Análisis de correspondencia canónica (CCA) para la comunidad de HMA del suelo y raíces (ANOVA para CCA, 1000 permutaciones; el orden de las variables químicas del suelo se eligió mediante selección de modelos en ambas direcciones; varianza explicada entre paréntesis), para los 36 árboles de *F. cupressoides* en el Parque Nacional Alerce Costero. (a) CCA para comunidades en el suelo (modelo: $\sim \text{pH} + \text{K}$; $F = 3.357$, $p\text{-valor} = 0.0169$). (b) CCA para comunidades de las raíces (modelo: $\sim \text{P-Olsen} + \text{Na}$; $F = 4.838$, $p\text{-valor} = 0.0229$).

Los índices de diversidad micorrízica en el suelo y raíces considerando las muestras de las tres parcelas (P1, P4 y P5), no mostraron diferencias significativas (figura 11). Las comunidades presentaron una riqueza y diversidad moderada ($S_{\bar{x}} = 1.67$, $H'_{\bar{x}} = 0.59$, $1-D1_{\bar{x}} = 0.33$, y $S_{\bar{x}} = 1.14$, $H'_{\bar{x}} = 0.5$, $1-D1_{\bar{x}} = 0.29$, para suelo y raíces, respectivamente), pero los elevados coeficientes de variación indican que la diversidad tuvo una gran variación a lo largo de los sitios de muestreo, evidenciando una marcada heterogeneidad en la composición de las comunidades de HMA entre las muestras analizadas (anexo 5 y 6). El índice de dominancia de Berger Parker presentó un valor promedio alto y una moderada dispersión ($BP_{\bar{x}} = 0.75$, $CV = 33\%$, y $BP_{\bar{x}} = 0.77$, $CV = 28\%$, para suelo y raíces, respectivamente), indicando comunidades fuertemente dominadas por uno o pocos géneros, principalmente *Glomus* (figura 9). El valor máximo observado del índice ($= 1$) confirma que hay comunidades monodominantes tanto en el suelo como en las raíces (anexo 6 y 7).

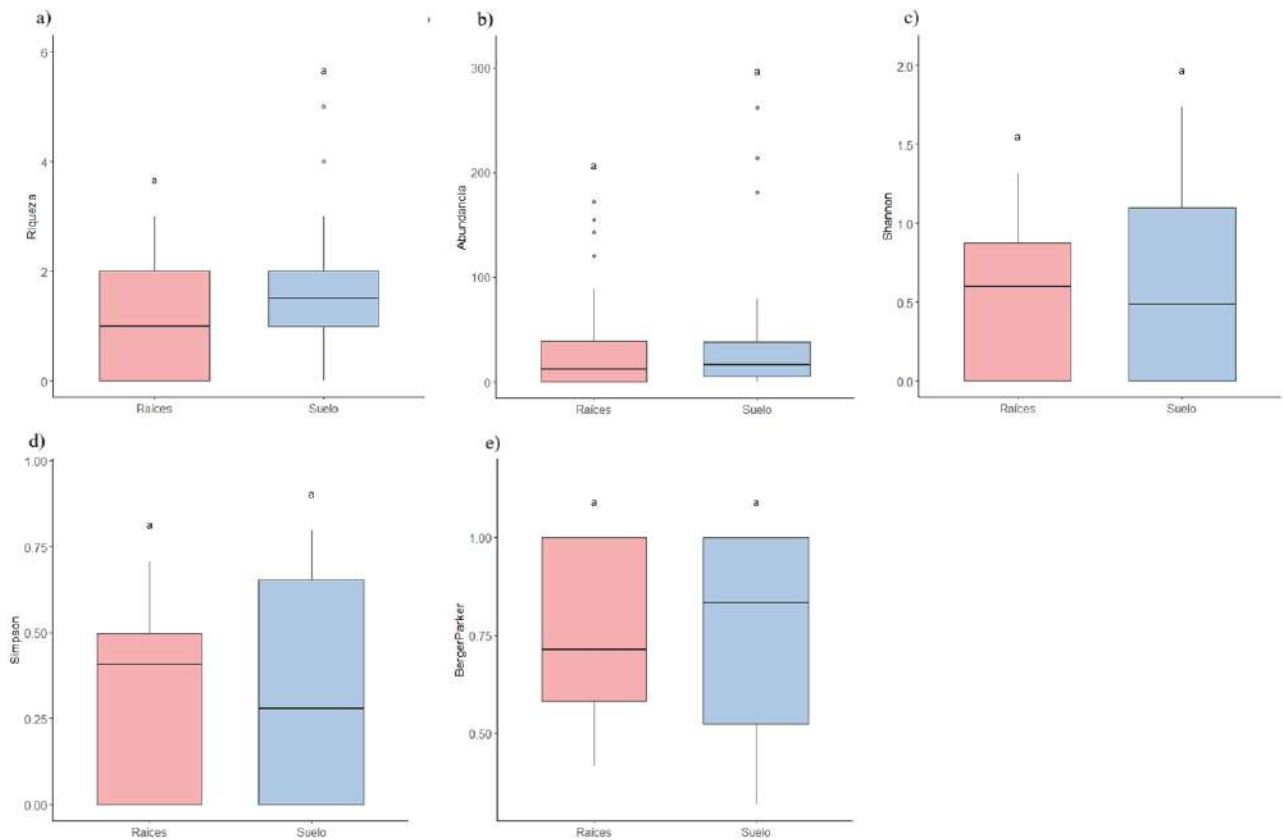


Figura 11. Índices de diversidad de HMA en el bosque de *F. cupressoides* en el Parque Nacional Alerce Costero. Se incluyen los valores de riqueza (S), abundancia, índice de Shannon (H'), diversidad de Simpson ($1-D_1$), y dominancia de Berger-Parker (BP). Las letras indican las diferencias significativas (p -valor < 0.05).

En cuanto a los análisis de correlación, en el suelo se observó que los índices de Shannon (H') y Simpson ($1-D_1$) se correlacionaron positivamente con el P-Olsen ($r_{s H'} = 0.38$, p -valor = 0.03, $r_{s 1-D_1} = 0.38$, p -valor = 0.029; figura 12a). En cambio, el índice de Berger Parker (BP) presentó una correlación negativa con el P-Olsen ($r_s = -0.38$, p -valor = 0.03). Estos resultados indican un patrón moderado de aumento de la diversidad de HMA a mayor disponibilidad de P en el suelo, y un aumento de la dominancia en condiciones con menor disponibilidad. De esta forma, en la parcela de baja disponibilidad de P (P1) se tiende a una mayor dominancia y menor diversidad, mientras P4-P5 ocupan valores de P más altos con menor BP y mayor equitatividad (anexo 8). En relación con las otras variables del suelo (N_T y pH), las correlaciones no fueron significativas.

Para la diversidad de HMA en raíces (figura 12b), solamente se detectó una correlación significativa entre N total y riqueza (S), que fue negativa y de magnitud moderada ($r_s = -0.37$, p -valor = 0.028).

Aunque no fueron significativas, la abundancia y los índices de Shannon (H') y Simpson ($1-D_1$) también mostraron correlaciones negativas con N total ($r_{S H'} = -0.37$, p-valor = 0.071, $r_{S 1-D_1} = -0.32$, p-valor = 0.131), sugiriendo que existe una tendencia moderada de una mayor diversidad cuando hay menores niveles del nutriente en el suelo. De la misma forma, las correlaciones con P disponible indican una menor diversidad a mayor disponibilidad de P, aunque estas tampoco fueron significativas ($r_{S H'} = -0.28$, p-valor = 0.175, $r_{S 1-D_1} = -0.25$, p-valor = 0.224).

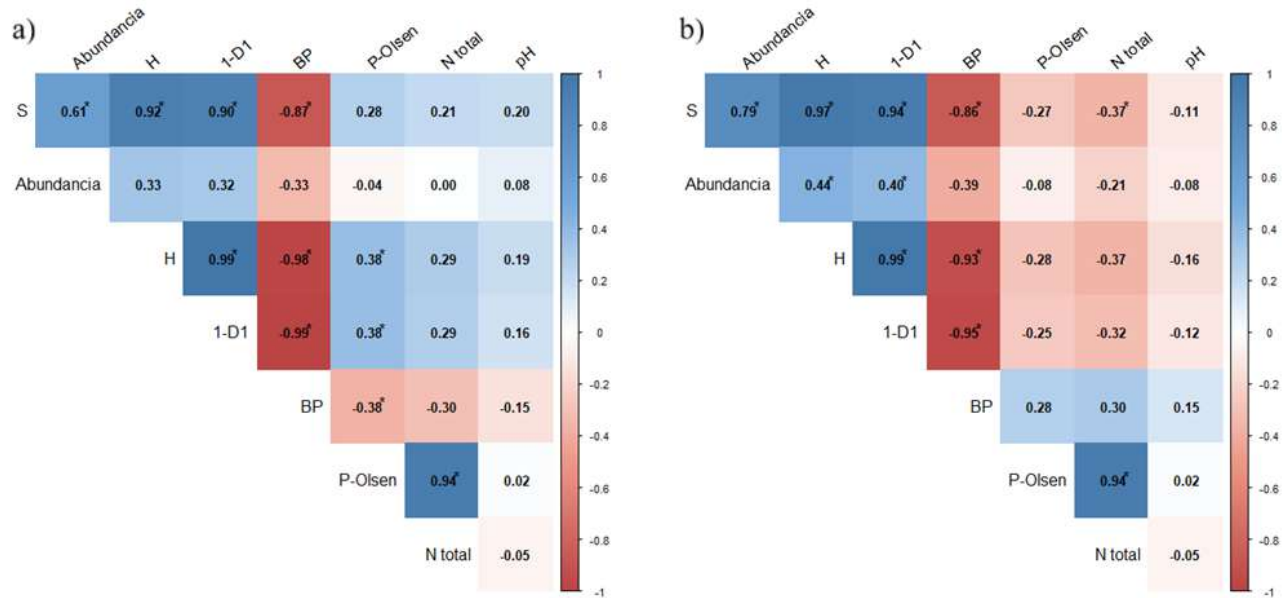


Figura 12. Correlaciones entre los índices de diversidad de HMA en el suelo y variables edáficas (a), e índices de diversidad de HMA en raíces y variables edáficas (b), para el bosque de *F. cupressoides* del Parque Nacional Alerce Costero estudiado. Las correlaciones se estimaron mediante el coeficiente de correlación por rangos de Spearman (r_s). Se incluyen los valores de riqueza (S), abundancia, índice de Shannon (H'), diversidad de Simpson ($1-D_1$), y dominancia de Berger-Parker (BP). Se indican con asterisco (*) aquellas correlaciones estadísticamente significativas ($p < 0.05$).

3.3. Crecimiento

A partir de los anillos de crecimiento de los 36 árboles se estimó un crecimiento radial anual medio de los últimos cinco años de 0.389 mm, con una alta variación a lo largo del gradiente nutricional de P-Olsen ($CV = 59\%$; cuadro 6). La desviación estándar fue de 0.231 mm, reflejando la heterogeneidad del crecimiento a lo largo de los sitios de muestreo.

Cuadro 6. Crecimiento radial medio (mm) de los últimos cinco años (media \pm DE) para los árboles de *F. cupressoides* estudiados en el Parque Nacional Alerce Costero.

Crecimiento medio (mm)	
P1	0.601 \pm 0.237
P4	0.281 \pm 0.176
P5	0.285 \pm 0.115
TOTAL	0.389 \pm 0.231
CV	59%
RANGO	0.045 - 0.968

3.4. Relaciones entre crecimiento radial, química del suelo, microbioma, y rasgos subterráneos

El crecimiento radial medio mostró correlaciones negativas con la concentración de P-Olsen, Na, K, Mg, C_t, y N_t del suelo, mientras que el Ca y la relación C/N no se relacionaron con el crecimiento (cuadro 7). La asociación más fuerte se observó con el N ($r_s = -0.65$, p-valor $< .001$). En conjunto, estos resultados indican que un mayor crecimiento radial medio está asociado a menores concentraciones de estos nutrientes en el suelo, de forma tal, que en la parcela con baja disponibilidad de P-Olsen (P1) se encuentran los árboles con mayor crecimiento medio, y en la parcela con mediana y alta disponibilidad de P-Olsen, están los árboles con menor crecimiento (P4 y P5; figura 13a).

Cuadro 7. Correlaciones entre crecimiento medio y variables medidas respecto a química del suelo para los árboles de *F. cupressoides* del Parque Nacional Alerce Costero. Las correlaciones se estimaron mediante el coeficiente de correlación por rangos de Spearman (r_s). El asterisco (*) indica aquellas correlaciones estadísticamente significativas ($p < 0.05$).

	pH	P	Na	K	Ca	Mg	Ct	Nt	C/N
r_s	0.19	-0.59*	-0.6*	-0.61*	-0.1	-0.63*	-0.62*	-0.65*	-0.04

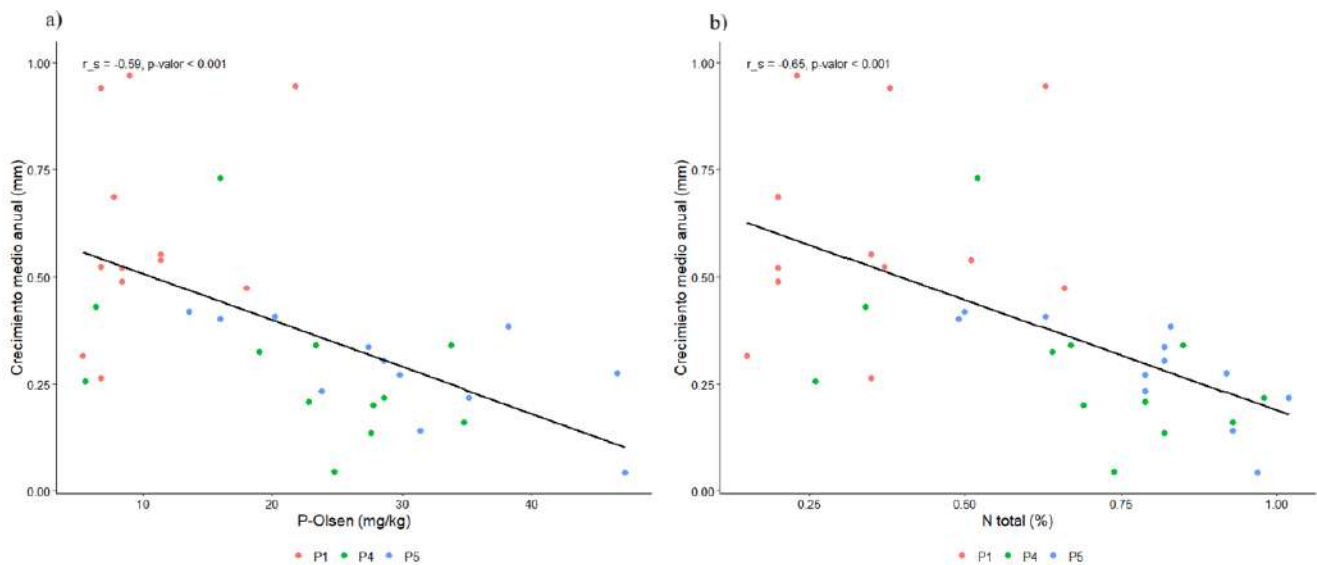


Figura 13. (a) Relación entre crecimiento medio anual y P-Olsen. (b) Relación entre crecimiento medio anual y N_T , en el bosque de *F. cupressoides* en el Parque Nacional Alerce Costero.

El crecimiento radial medio presentó correlaciones negativas con las concentraciones radicales de K y Mg ($r_s = -0.3$, p-valor = 0.08, $r_s = -0.37$, p-valor = 0.024, respectivamente; cuadro 8). Estos resultados indican que un mayor crecimiento radial está vinculado de forma moderada a menores concentraciones de estos nutrientes en los tejidos radicales. En cambio, el Ca mostró una correlación positiva ($r_s = 0.36$, p-valor = 0.031), al igual que la relación N/P, aunque esta última no es significativa ($r_s = 0.26$, p-valor = 0.19; cuadro 8).

En el caso de la relación con Ca, las raíces de los árboles de P1 concentran valores de Ca relativamente altos y crecimientos mayores, mientras que los árboles de P4 y P5 se ubican en rangos más bajos (figura 14a). Para Mg en raíces, no se aprecia un patrón claro de separación por parcela, ya que los tres sitios se superponen a lo largo del eje de Mg (figura 14b).

Respecto a la actividad enzimática, el crecimiento radial medio presentó una correlación negativa y significativa con la actividad de la fosfatasa ácida ($r_s = -0.58$, p-valor < .001; cuadro 8), lo que indica que los árboles con mayor crecimiento estuvieron asociados a una menor actividad fosfatasa en el suelo (figura 14c). De esta forma, los árboles que presentaron una menor actividad enzimática y con un mayor crecimiento medio anual se encuentran ubicados en P1, es decir, la parcela de baja disponibilidad de P-Olsen (figura 14c).

Cuadro 8. Correlaciones entre el crecimiento radial medio y las concentraciones de nutrientes en raíces, así como la actividad enzimática en el suelo, en el bosque de *F. cupressoides* estudiado en el Parque

Nacional Alerce Costero. Las correlaciones se estimaron mediante el coeficiente de correlación por rangos de Spearman. El asterisco (*) indica aquellas correlaciones estadísticamente significativas ($p < 0.05$).

r_s	Química de raíces					Act. Enzimática		
	P	N	N/P	K	Ca	Mg	Fosfatasa Ácida	Ureasa
	-0.23	-0.07	0.26	-0.3	0.36*	-0.37*	-0.58*	-0.26

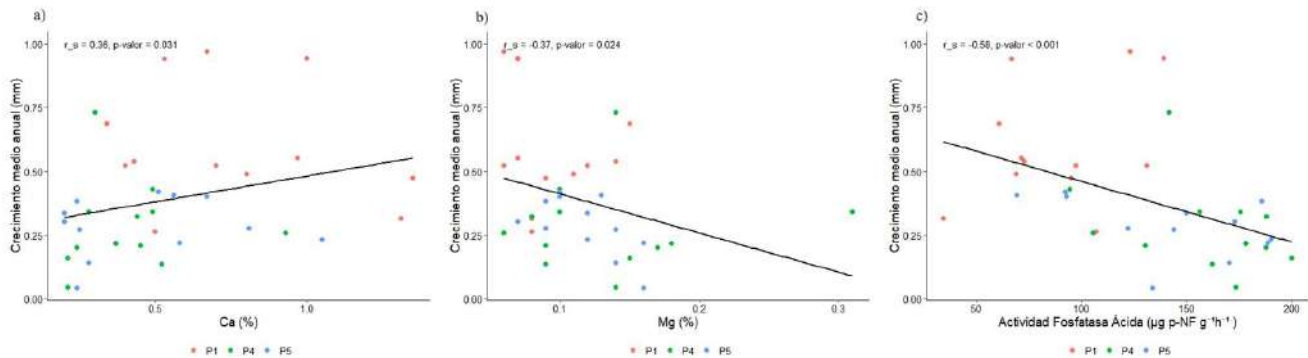


Figura 14. (a) Relación entre crecimiento medio anual y Ca en raíces. (b) Relación entre crecimiento medio anual y Mg en raíces. (c) Relación entre crecimiento medio anual y actividad fosfatasa ácida.

No se encontraron correlaciones significativas entre el crecimiento radial medio y la colonización por HMA, sus estructuras, ni por DSE (cuadro 9). No obstante, se observaron algunas relaciones moderadamente positivas, como en el caso de arbusculos y DSE ($r_s = 0.23$, p -valor = 0.19, $r_s = 0.23$, p -valor = 0.174).

Cuadro 9. Correlaciones entre el crecimiento radial medio y colonización de raíces de *F. cupressoides* en el Parque Nacional Alerce Costero. Las correlaciones se estimaron mediante el coeficiente de correlación por rangos de Spearman. El asterisco (*) indica aquellas correlaciones estadísticamente significativas ($p < 0.05$).

	Total	Arbusculos	Vesículas	Coil	DSE
r_s	0.06	0.23	-0.07	0.1	0.23

Si bien no se encontraron correlaciones significativas entre crecimiento radial medio y los índices de diversidad en raíces, se observaron correlaciones positivas ($r_{s\ H'} = 0.3$, p -valor = 0.147; cuadro 10) que indican una tendencia a un mayor crecimiento en árboles asociados a comunidades más diversas de HMA. En contraste, el índice de Berger–Parker (BP) mostró una correlación negativa ($r_{s\ H'} = -0.25$, p -

valor = 0.23), indicando una tendencia a un mayor crecimiento en comunidades con menor dominancia de un solo género (cuadro 10).

Por último, no se observaron correlaciones entre el crecimiento radial medio y la diversidad en el suelo de HMA de *F. cupressoides*.

Cuadro 10. Correlaciones entre el crecimiento radial medio e índices de diversidad en raíces y suelo de HMA de *F. cupressoides* en el Parque Nacional Alerce Costero. Las correlaciones se estimaron mediante el coeficiente de correlación por rangos de Spearman. El asterisco (*) indica aquellas correlaciones estadísticamente significativas ($p < 0.05$).

	Riqueza (S)	Abundancia	Shannon (H')	Simpson (1-D ₁)	Berger (BP)
r _S (raíz)	0.25	0.192	0.3	0.27	-0.25
r _S (suelo)	-0.04	0.139	-0.05	-0.09	0.14

4. DISCUSIÓN

La comprensión de los factores que regulan el crecimiento arbóreo es fundamental para la dinámica y la ecología de los ecosistemas forestales. Si bien los estudios se han centrado históricamente en variables climáticas, variables biológicas de suelo no son consideradas a pasar de su influencia en procesos ecosistémicos. Debido a esto, en el presente estudio se analizaron los rasgos subterráneos de *Fitzroya cupressoides*, y cómo se relacionan a su crecimiento radial medio en distintas condiciones de disponibilidad de P en el suelo del Parque Nacional Alerce Costero.

4.1. Química del suelo

El sitio de estudio se caracteriza por una marcada heterogeneidad edáfica a microescala (<150 m), expresada en un amplio rango de disponibilidad de P dentro de un mismo bosque, con valores entre 5.4 y 47.2 mg/kg. Gradientes de fertilidad del suelo a escalas espaciales tan finas han sido documentados con anterioridad en la cordillera de la Costa y en el mismo sitio de estudio, donde la profundidad del suelo, el contenido de N y otros atributos edáficos varían considerablemente a distancias cortas (Lusk y Matus 2000, Lusk 1996). Por otro lado, los máximos valores de P disponible en el suelo registrados superan a los reportados por Troung *et al.* (*In rev.*), lo que permite extender el rango de disponibilidad de P descrito previamente para estos bosques.

Los resultados obtenidos sobre la química del suelo indican que el bosque de *F. cupressoides* analizado se desarrolla en un contexto edáfico que impone restricciones significativas, ya que los árboles estudiados se desarrollan sobre suelos muy ácidos, ricos en MO (Thiers *et al.* 2014), y una elevada relación C:N. Estas características son consistentes con descripciones de suelos de la cordillera de la Costa (Urrutia-Jalabert *et al.* 2015a, Marín *et al.* 2017), e indican una baja tasa de descomposición que conduce a la acumulación C y a una fuerte inmovilización de N por parte de la microbiota edáfica, estimulada a su vez por suelos ricos en C (Weil y Brady 2017, Paul 2007).

En la cordillera de la Costa, los suelos pobres en nutrientes se relacionan con la antigüedad del material parental metamórfico, sometido a un proceso persistente de lixiviación de nutrientes bajo un régimen de precipitaciones muy alto (Veblen y Ashton 1982). En este contexto edáfico empobrecido, la dinámica de nutrientes se ve limitada por aportes atmosféricos (por ej. N), de modo que los ciclos biogeoquímicos dependen fuertemente de la circulación interna de nutrientes, de las tasas de descomposición y de la mineralización de la MOS, configurando una economía de nutrientes altamente conservativa (Oyarzún *et al.* 1998). Además, los balances lluvia–escorrentía muestran ingresos de cationes vía precipitación atmosférica y bajos niveles de exportación vía escorrentía, mientras que la deposición y fijación biológica de N es reducida, lo que favorece la recirculación interna de nutrientes (Oyarzún *et al.* 1998). Así, dada la escasa contribución de nutrientes desde fuentes geológicas y/o atmosféricas, los procesos biológicos de retención, absorción y reciclaje de nutrientes son de importancia crítica para la sostenibilidad del ecosistema estudiado (Oyarzún *et al.* 1998).

En cuanto a las demás variables edáficas analizadas, las fuertes correlaciones positivas entre P disponible, N_T , C, MO y bases intercambiables (K, Mg, Na, Ca), indican una mayor disponibilidad de estos minerales cuando se detectó mayor disponibilidad de P en el suelo. Este patrón es coherente con la dinámica de nutrientes en los bosques de la cordillera de la Costa de procesos de retención biológica (Oyarzún *et al.* 1998). Por otro lado, la lenta descomposición y la alta acumulación de MOS en suelos de bosques antiguos tiende a mejorar la capacidad de intercambio catiónico (CIC) del suelo, lo que contribuye a una mayor retención de nutrientes (Armesto *et al.* 2009). Así, los sitios con mayor MOS y nutrientes (parcela P5) podrían reflejar una descomposición de la MOS más intensa, donde la descomposición y mineralización elevan el P, y la MO incrementa la CIC que retiene Ca, Mg, K y Na (Weil y Brady 2017). En conjunto, la co-acumulación de P, N_T , MO y bases, sugiere posiciones de sitio más estables y fértiles por efecto de la biogeoquímica de la MOS, más que por aportes externos, reforzando la importancia de los procesos biológicos en la economía de nutrientes del ecosistema. Adicionalmente, es importante considerar que la química atmosférica del sitio tiene aportes significativos

desde el Océano Pacífico en la región montañosa de la Cordillera de la Costa, donde cumple un rol subsidiario aportando hasta el 90% de Ca (Godoy *et al.* 2025).

Por otro lado, si bien no fue analizado el contenido de aluminio (Al), su alta concentración es esperable en suelos fuertemente ácidos (Weil y Brady 2017), como los estudiados. Además, es común en suelos de la zona sur de Chile, de origen volcánico y derivados de esquistos metamórficos muy lixiviados (Thiers *et al.* 2014), y estudios realizados la cordillera de la Costa han reportado un alto contenido de AL en estos suelos (Urrutia-Jalabert *et al.* 2015a). Esta característica de los suelos indica una alta toxicidad para las raíces y por ende dificulta el desarrollo radical, donde el alto contenido de aluminio hace que los nutrientes limitados sean aún menos disponibles para las plantas (Weil y Brady 2017, Thiers *et al.* 2017).

4.2. Rasgos subterráneos

4.2.1. Nutrientes

A escala global, el N en raíces varía entre 0.5–3.5 %, con una media cercana a 1.0–1.1 %, mientras que el P varía entre 0.06–0.14 %, con una media de 0.08–0.09 % (Gordon y Jackson 2000, Freschet *et al.* 2021). En bosques templados lluviosos de Nueva Zelanda, Holdaway *et al.* (2011) reportaron para cinco especies de coníferas concentraciones medias de nutrientes en raíces cercanas a 0.76 % de N y 0.048 % de P. En comparación con estos valores de referencia, *F. cupressoides* presenta concentraciones radiculares medias de N y P (0.54 y 0.04 %, respectivamente) más bajas que la media global y que los valores para coníferas de zonas templadas, situando a esta especie en el extremo inferior del rango de N y P radiculares, sugiriendo una condición nutricional empobrecida.

Además, el N y P en raíces mostraron una baja variación al considerar todos los árboles de *F. cupressoides* analizados, y no se observaron correlaciones entre estos nutrientes en las raíces y sus respectivos contenidos edáficos. Diehl *et al.* (2003) identificaron las estrategias de conservación de nutrientes en distintos grupos funcionales de plantas en el norte de la Patagonia Argentina, reportando que *F. cupressoides*, al igual que las demás coníferas estudiadas, muestra bajas concentraciones de nutrientes foliares pero una proficiencia en la resorción de N y P, reabsorbiendo entre el 40 a 50 % del N de las hojas senescentes y alrededor del 60 % del P. En conjunto, estas estrategias conservativas desacoplan parcialmente la demanda de nutrientes de la oferta del suelo, amortiguando el efecto del gradiente y de las restricciones edáficas. Dado esto, el patrón observado en este estudio, de bajo contenido de nutrientes y desacople de la oferta edáfica, es coherente con las estrategias de conservación de N y P descritas para la especie.

Por otra parte, a escala global el K radicular varía entre 0.04–0.54 %, con una media de 0.28 %, mientras que el Ca alcanza una media de 0.5 % y el Mg de 0.16 % en raíces finas (Gordon y Jackson,

2000, Freschet *et al.* 2021). De forma similar, las coníferas analizadas por Holdaway *et al.* (2011) presentan contenidos radiculares de 0.43 % de K, 0.97 % de Ca y 0.16 % de Mg. En relación con estos valores, *F. cupressoides* se sitúa en el extremo bajo del espectro de coníferas templadas para los tres cationes, especialmente para K. En el caso del Ca y Mg, los que exhibieron coeficientes de variación altos (57 y 42 %), algunos árboles superaron los valores reportados por Holdaway *et al.* (2011) y las medias globales, lo que pone de manifiesto una marcada heterogeneidad en la adquisición y almacenamiento de Ca y Mg a escala de árbol, probablemente asociada a diferencias finas en la fertilidad del suelo o en la eficiencia de la simbiosis micorrízica.

Sin embargo, no se observó una correlación entre el Ca y su respectivo contenido edáfico, sugiriendo un desacople suelo-raíz. Además, el Ca radicular se asoció negativamente con todos los nutrientes en las raíces, los que tendieron a la co-acumulación. El K y Mg radiculares sí siguieron la oferta edáfica, mostrando una correlación positiva con P-Olsen, N_T y sus homólogos del suelo. En suelos ácidos como los estudiados, el aumento de H^+ y la presencia de Al desplazan al Ca de la superficie externa de la membrana de las células de la raíz, reduciendo la actividad de Ca en la interfase suelo-raíz, y como resultado, aumenta el requerimiento externo de Ca y se limita su ingreso a la raíz, incluso cuando el contenido total de Ca en el suelo es alto (Marschner 2012). Así, el patrón observado en el estudio sugiere que rasgos como K y Mg están gobernados por la disponibilidad del suelo, mientras que el Ca depende más del ambiente iónico local que de la disponibilidad de Ca en el suelo (Marschner 2012).

Asimismo, la correlación positiva entre pH y Ca en el suelo sugiere que, en suelos menos ácidos, la menor actividad de H^+ en la interfase suelo-raíz reduce la competencia iónica por los sitios de absorción, lo que facilita el ingreso de Ca y podría favorecer su acumulación en las raíces (Marschner 2012). Esto ayuda a explicar por qué se observa un aumento en el Ca en los tejidos radiculares aun cuando su contenido en el suelo no muestra una relación con el Ca de raíces.

Respecto a la estequiometría de nutrientes, Koerselman y Meuleman (1996) señalan que valores de N:P menores que 14 indican limitación por N, mayores que 16 para indican limitación por P, y una co-limitación por N y P para valores entre 14 y 16. En los análisis realizados en el presente estudio, se observó una N:P media de 12.5 y una baja variación a lo largo del gradiente, indicando que las plantas estudiadas se encuentran limitadas por N. Este patrón resulta esperable, particularmente dado el contexto de fuerte inmovilización microbiana de N y suelos ricos en C, lo que provoca que las plantas sufran una deficiencia de N (Weil y Brady 2017). Por otro lado, la relación N:P no se correlacionó significativamente con los contenidos edáficos de N y P, lo que podría estar relacionado a las estrategias conservativas de nutrientes de la especie (Diehl *et al.* 2003). Estos mecanismos desacoplan parcialmente la estequiometría radicular de la oferta edáfica, aunque se sostiene un régimen dominado por la limitación por N.

4.2.2. Colonización micorrízica

Se registró que todos los árboles estudiados se encontraron colonizados por HMA, con una colonización total media de 44.5 % pero un amplio rango (1-82 %). Dadas las condiciones restrictivas del suelo en la cordillera de la Costa, se ha señalado una gran dependencia hacia los HMA para poner a disposición del bosque los compuestos de N y P (Oyarzún *et al.* 1998). Sin embargo, la media registrada en el presente estudio es menor que los valores reportados para *F. cupressoides* en bosques maduros sobre suelos volcánicos (80 %, Diehl *et al.* 2008), aunque algunos árboles alcanzaron un porcentaje colonización similares a los reportados por Diehl *et al.* (2008). Esta variación en la colonización sugiere que la intensidad de la simbiosis puede responder a la heterogeneidad local de recursos. Además, el análisis de correlación indicó que una mayor colonización total se asoció a una mayor colonización por estructuras micorrícicas, que tienden a formarse en conjunto. Si bien todos los árboles presentaron colonización, los HMA no se encontrarían funcionalmente activos en todos ellos, dado que no se observaron estructuras en todos los árboles analizados (Kakouridis *et al.* 2022).

En relación a las estructuras observadas, la baja frecuencia de arbusculos detectada en este estudio podría explicarse por la predominancia del tipo morfológico París de los HMA colonizadores de las raíces de *F. cupressoides* (Smith y Read 2008). En este morfotipo, las hifas crecen principalmente de forma intracelular y la transferencia de recursos puede ocurrir de manera eficiente tanto a través de los arbusculos como de los *coils*, por lo que una baja proporción de arbusculos no implica menor funcionalidad de la simbiosis (Kroon y Visser 2003, Smith y Read 2008). Además, los arbusculos son estructuras de corta vida (Smith y Read 2008, Antunes *et al.* 2025), por lo que su frecuencia puede subestimarse en muestreos puntuales.

Johnson (2010) resaltó la importancia de los requerimientos de recursos de cada socio de la simbiosis sobre el funcionamiento de esta. En los suelos estudiados, donde hay una inmovilización de N por parte de la microbiota edáfica, los HMA pueden verse limitados por este nutriente aún más que las plantas, debido a su menor relación C:N, lo que incrementa su demanda de N (Johnson 2010). De acuerdo a los resultados observados, la colonización total presentó una correlación negativa no significativa con la relación C:N del suelo, sugiriendo que hubo una mayor colonización cuando el N fue menos limitante. La colonización por *coils* se correlacionó de la misma forma con ese parámetro edáfico. Este patrón sugiere que la capacidad del hongo para colonizar la raíz y suministrar nutrientes se ve facilitada por una menor restricción de N en el suelo. Así, un ambiente edáfico menos restrictivo para el hongo facilitaría su capacidad para colonizar las raíces de *F. cupressoides* y transferir nutrientes.

Adicionalmente, se encontró una correlación positiva y significativa entre la colonización por vesículas y el P-Olsen. Dado que las vesículas son estructuras de almacenamiento, esta relación sugiere que, ante una mayor disponibilidad de P en el suelo, el hongo incrementa su capacidad de reserva dentro de la raíz (Smith y Read 2008). Diversos estudios han mostrado una relación negativa entre la proporción de arbusculos y el crecimiento de las plantas (Johnson *et al.* 1997, 2010, Remke *et al.* 2022), en este trabajo, dicha relación también fue negativa aunque no significativa, pero el crecimiento radial sí se relacionó negativa y significativamente con el P-Olsen. En conjunto, los resultados sugieren una simbiosis probablemente ajustada por la disponibilidad relativa de N y P, en la que los HMA ajustan su inversión en biomasa y en estructuras intrarradicales de almacenamiento, es decir, las vesículas, para optimizar la asimilación de C en los sitios con menor restricción de N y P.

Por otra parte, se observó que la colonización total presentó correlaciones positivas no significativas con los contenidos de N, P, Mg, y K en las raíces de los árboles analizados, sugiriendo una mejora en la nutrición de los árboles de *F. cupressoides* micorrizados. Esta relación funcional se observó al nivel de las estructuras de intercambio, dado que la colonización por *coils* y por arbusculos también mostraron correlaciones positivas, aunque no significativas, con el contenido de nutrientes en las raíces, específicamente de N y P. Esta evidencia refuerza la hipótesis de que, en condiciones donde el HMA puede establecer una mayor biomasa y estructuras de intercambio, la planta hospedera se beneficia directamente, promoviendo el establecimiento de una simbiosis mutualista (Johnson 2010). No obstante, la relación N:P no se correlacionó con la colonización total ni por estructuras, sugiriendo que si bien hay un aumento en la nutrición de las plantas, el suministro de N es insuficiente para superar la limitación por N de las plantas, en coherencia con una elevada demanda y retención microbiana de N que sostiene la limitación por este nutriente.

En cuanto al Ca en raíces, la colonización total se correlacionó negativamente con este rasgo. A su vez, el Ca radicular mostró correlaciones negativas con N, P, K y Mg, lo que indica que mayores contenidos de Ca no reflejan un mejor estado nutricional general de las raíces, sino una composición más rica en un nutriente principalmente estructural y pobre en elementos asociados al metabolismo (Marschner 2012). Estas correlaciones sugieren que los niveles más altos de colonización se asocian a raíces con una composición química más acorde con funciones de adquisición de recursos que con el refuerzo estructural.

Además, fue detectada la presencia de DSE en las raíces de *F. cupressoides*. Los DSE constituyen un grupo diverso y ubicuo de endófitos radiculares ascomicetos, los que se pueden encontrar en todo el mundo (Malicka *et al.* 2022). Algunos autores afirman que, al igual que los hongos micorrízicos, los DSE pueden formar una red de hifas que ayuda a las plantas a interactuar con la rizósfera y les permite acceder

al agua y los nutrientes más allá de la zona de agotamiento (Liu y Wei 2019, Malicka *et al.* 2022). Sin embargo, no se observaron correlaciones entre DSE y nutrientes en las raíces, por lo que no fue posible evidenciar un beneficio nutricional directo de los DSE para *F. cupressoides* en el sitio de estudio.

4.2.3. Actividad enzimática

Respecto a la actividad de las enzimas medidas, la actividad ureasa presentó una baja variación en el área de estudio, lo que indica un potencial de liberación de amonio (NH_4^+) uniforme entre parcelas. De acuerdo a valores estimados en otros ecosistemas forestales de similar latitud, los valores observados sobre la actividad potencial de la ureasa en el presente estudio son mayores a los rangos de actividad registrados por Lillo *et al.* (2011; $4.47\mu\text{g N-NH}_4\text{ g}^{-1}\text{ h}^{-1}$), lo que podría deberse a procesos de mineralización más intensos dadas las restrictivas condiciones de sitio. En el caso de la actividad fosfatasa, esta presentó una mayor variación al considerar todo el sitio de estudio, y todos los valores observados fueron mayores a los reportados por Lillo *et al.* (2011), quienes encontraron en bosques de Araucaria-Lenga una actividad fosfatasa potencial de $42.7\mu\text{g p-NF g}^{-1}\text{ h}^{-1}$. Cabe destacar que los valores obtenidos en el presente trabajo se expresan en base a suelo húmedo ya que no se contaba con la suficiente cantidad de muestra, por lo que deben ser interpretados con cautela.

Por otro lado, la actividad ureasa se correlacionó positivamente con el C, lo que también fue reportado por Lillo *et al.* (2011). Los autores explican que la actividad de esta enzima está íntimamente ligada a la cantidad de C presente en el suelo, e interactúa positivamente con este factor ya que la MO provee sustratos y sitios de anclaje para la enzima. La actividad ureasa también se encontró correlacionada con N_T , lo cual también ha sido reportado con anterioridad, ya que los suelos más ricos en N y MO albergan una biomasa microbiana más abundante y una mayor acumulación de ureasa estabilizada en complejos organo-minerales, resultando en mayores tasas potenciales de hidrólisis de urea (Dharmakeerthi *et al.* 1996).

Aunque la fosfatasa ácida tiene un rol clave en la mineralización de fósforo, se observó que los niveles de P-Olsen más altos no necesariamente implican una inhibición sobre esta enzima, ya que al existir una mayor porción de fósforo proveniente de la hojarasca aumenta la actividad de esta enzima, como lo señala Redel *et al.* (2008). Así, los niveles de P-Olsen y actividad enzimática podrían estar acoplados a través de una mayor intensidad en los procesos microbianos y de descomposición.

4.2.4. Microbioma micorrízico arbuscular

Estudios anteriores sobre las comunidades de HMA presentes en los suelos de bosques de *F. cupressoides* describieron seis especies que pertenecen a los géneros *Acaulospora*, *Claroideoglossum*, y

Scutellospora, clasificadas a través de métodos morfológicos (Marín *et al.* 2017). Los resultados obtenidos en el presente trabajo permiten aumentar la diversidad de HMA conocida del lugar, agregando los géneros *Glomus*, *Paraglomus*, *Archaeospora*, *Gigaspora*, *Otospora* y *Diversispora*. En Chile, todos estos géneros han sido reportados con anterioridad tanto en bosques como agroecosistemas, a excepción de *Otospora*, el cual cuenta solo con una especie descrita en la península Ibérica (Castillo *et al.* 2016, AMFungi). Dado esto, las asignaciones a este género deben interpretarse con cautela dada la revisión taxonómica en curso y la posibilidad de ambigüedades en la anotación molecular (Palenzuela *et al.* 2008, Tedersoo *et al.* 2024). De confirmarse, *Otospora* representaría un registro novedoso para el país, de lo contrario, las secuencias podrían corresponder a linajes cercanos dentro de *Diversisporaceae*. No obstante, estudios previos han mostrado que algunas especies de HMA pueden presentar distribuciones ampliamente disyuntas (Oehl *et al.* 2012). Por ejemplo, la especie *Ambispora reticulata* ha sido descrita en zonas montañosas tanto de los Alpes suizos como de los Andes chilenos (Oehl *et al.* 2012).

Respecto a la ausencia de HMA en algunas muestras de raíces, esto no necesariamente implica ausencia real de estos simbioses. Alternativamente, puede explicarse porque parte de la diversidad de HMA presente no se encuentra representada en las bases de datos de referencia globales utilizadas para la anotación taxonómica, de modo que sus secuencias quedan sin asignar (Paul 2007). En consecuencia, las estimaciones de riqueza y abundancia de HMA presentadas en este estudio deben interpretarse como valores conservadores.

De acuerdo al análisis de correspondencia canónica (CCA), pH y K fueron las principales variables edáficas que afectaron la composición de las comunidades de HMA en el suelo. Este patrón es coherente con la idea de dependencia de la escala de los factores edáficos discutida en Marín *et al.* (2017), quienes mencionan que a escalas locales los factores como P, pH y saturación de Al en el suelo adquieren mayor relevancia en la estructuración de las comunidades de HMA de sitios ubicados en la cordillera de los Andes, en la zona centro-sur de Chile (Marín *et al.* 2016), mientras que a escalas regionales o más amplias predominan gradientes de Ca, Mg, Na y P disponible (Marín *et al.* 2017), y, a escalas globales, nutrientes básicos como N y C orgánico (Davison *et al.* 2015). En este contexto, la asociación observada con pH y K en el presente estudio sugiere que los procesos que determinan la composición de las comunidades fúngicas estarían actuando a una escala local en el Parque Nacional Alerce Costero, donde el ambiente químico inmediato del suelo y la disponibilidad relativa de cationes ejercen un fuerte control sobre la distribución de los HMA.

En contraste, las comunidades de HMA en las raíces se ordenaron sobre gradientes de P-Olsen y Na, lo que coincide con los hallazgos regionales de Marín *et al.* (2017), donde P disponible y cationes (Ca, Mg y Na) emergen como controladores principales.

Por otro lado, la diferencia entre los CCA de suelo y raíces sugiere filtros ecológicos. Aunque hasta un tercio de los HMA estaría presente en los cinco continentes (Davinson *et al.* 2015), se ha reportado que diferentes grupos funcionales de plantas se asocian con diferentes taxones de HMA (Davinson *et al.* 2020). Esto sugiere una cierta selectividad en la formación de la asociación micorrízica, por lo que si bien no todos los HMA detectados colonizaron a *F. cupressoides*, podrían estar colonizando a otras especies de plantas presentes en el sitio de estudio. Además, los efectos dependientes del contexto de los HMA en las plantas sugieren que la relación entre las comunidades de plantas y HMA podría variar en respuesta a los cambios en el entorno abiótico (Hoeksema *et al.* 2010). Por ejemplo, la asignación preferencial de carbono de las plantas hospedadoras a los HMA más beneficiosos parece aumentar en condiciones de limitación de nutrientes (Ji y Bever 2016, Johnson y Marín 2025). Así, los cambios observados en la composición de las comunidades de HMA en raíces entre P1 y los sitios de mayor disponibilidad de P (P4 y P5), son coherentes con un filtro ejercido por las plantas, pues bajo distintos contextos de disponibilidad de nutrientes, las plantas favorecerían a aquellos simbioses que resultan relativamente más beneficiosos, generando comunidades radiculares que divergen del *pool* presente en el suelo.

En cuanto a la composición de las comunidades tanto en raíces como en el suelo, estas evidencian una dominancia del género *Glomus*, mientras que los demás géneros detectados aparecen de forma esporádica y a baja abundancia. La dominancia de *Glomus* sugiere que *F. cupressoides* privilegia linajes del orden *Glomeraceae* de historia de vida “ruderal–colonizadora” y amplia tolerancia ambiental, lo que es ventajoso en suelos ácidos y restrictivos como los de la cordillera de la Costa, en el centro-sur de Chile (Chagnon *et al.* 2013).

4.3. Relaciones entre crecimiento, química del suelo, microbioma, y rasgos subterráneos

Las tasas medias de crecimiento radial registradas para *F. cupressoides* oscilan entre 0.28 y 2.99 mm al año (Lara *et al.* 2002), por lo que todos los valores de este estudio (0.045-0.968 mm) se sitúan en el extremo inferior de este rango. La baja producción leñosa general en la cordillera de la Costa puede explicarse por la escasa disponibilidad de nutrientes que los caracteriza (Urrutia-Jalabert *et al.* 2015a), además de las condiciones climáticas que restringen la duración efectiva de la temporada de crecimiento (Urrutia-Jalabert *et al.* 2015a, González *et al.* 2022).

Respecto a los análisis de correlación, la ausencia de una relación entre crecimiento radial medio y la relación C:N del suelo, es coherente con la idea de que esta especie se encuentra adaptada a ambientes bajos en su contenido de N en el suelo mediante estrategias conservativas de nutrientes, la que está basada en hojas longevas, baja demanda nutricional y una alta eficiencia de resorción, rasgos que se han

interpretado como adaptaciones típicas de especies que habitan suelos pobres en nutrientes (Diehl *et al.* 2003).

Por otra parte, las correlaciones negativas entre crecimiento radial medio de *F. cupressoides* y las variables edáficas observadas resultan paradójicas respecto a lo reportado por la literatura (Gadermaier *et al.* 2024). De acuerdo con Johnson (2010), en suelos limitados por N y P la simbiosis HMA tendería a situarse en un estado de mutualismo débil, ya que la limitación por N restringe la proliferación del hongo y su demanda de C, de modo que el suministro de C hacia los HMA se mantiene acotado y el intercambio de C por P ofrece beneficios nutricionales para la planta. Puesto que se observó una mayor colonización de arbusculos y *coils* asociada a incrementos en el P y N radicular, pero no se observaron correlaciones entre crecimiento y colonización total ni por vesículas, los HMA parecen contribuir a mantener la nutrición del hospedero, pero su efecto sobre el crecimiento radial medio parece estar amortiguado por la limitación por N y otros factores ambientales. Asimismo, la relación entre arbusculos y crecimiento sustenta la idea de un mayor suministro de P por parte de los HMA hacia las plantas con mayor crecimiento radial medio.

De forma consistente, la actividad potencial de fosfatasa ácida también se correlacionó negativamente con el crecimiento, de modo que los sitios con menor incremento de diámetro fueron aquellos donde el suelo exhibió una mayor capacidad potencial para hidrolizar compuestos de P en el suelo. Este patrón sugiere que, en los sitios de crecimiento más restringido, la microbiota edáfica responde intensificando la movilización enzimática de P, pero esta respuesta no compensa la baja fertilidad global del sistema ni se traduce en mayor crecimiento radial.

En ese contexto, la aparente paradoja de que los individuos con mayor crecimiento se localicen en condiciones más limitantes podría ser explicado por variables distintas de las evaluadas, como la estrategia de vida de la especie y la competencia interespecífica. En los bosques de la cordillera de la Costa, *F. cupressoides* domina los suelos más infértiles (Veblen y Ashton 1982), ya que presenta estrategias de conservación de nutrientes que le permiten colonizar esos sitios. Sin embargo, esta especie puede crecer acompañada de *Nothofagus nitida*, *Drimys winteri*, *Saxegothaea conspicua* y *Weinmannia trichosperma* (Lara *et al.* 1999, González *et al.* 2022). Lusk y Matus (2000) reportaron que, en sitios relativamente fértiles, *Nothofagus* y *Weinmannia* presentaron mayores tasas de crecimiento que *F. cupressoides*, y esta ventaja se redujo o desapareció en los sitios de baja fertilidad. Dicho patrón fue asociado con diferencias interespecíficas en el uso del N en los sitios fértiles, en donde las dos angiospermas lograron mayor crecimiento en altura por unidad de N foliar, comparado con *F. cupressoides*. Sin embargo, dichas diferencias fueron mínimas en los sitios pobres. En conjunto, estos antecedentes sugieren que, en el sitio estudiado, *F. cupressoides* mantiene una estrategia de uso de

nutrientes extremadamente conservativa pero poco competitiva en ambientes menos restrictivos, por lo que es probable que factores no evaluados, como una mayor competencia con especies acompañantes contrarresten la mayor fertilidad edáfica y se traduzcan en menores incrementos radiales.

Por otro lado, un mayor crecimiento radial medio estuvo asociado a mayores niveles de Ca en las raíces. El Ca es un nutriente esencial para todas las plantas, ya que participa en la construcción y reforzamiento de la pared celular, en la elongación y división celular, en la regulación de la permeabilidad de las membranas y la activación de varias enzimas críticas (Weil y Brady 2017, Marschner 2012). Además, por su papel en el mantenimiento de la integridad de las membranas celulares, el Ca es crucial para amortiguar toxicidades de otros elementos, especialmente en suelos fuertemente ácidos donde la actividad de H^+ y Al es elevada (Marschner 2012). Dado esto, la correlación positiva observada entre el crecimiento radial medio y el Ca en raíces es coherente con el rol estructural y fisiológico de este nutriente, así como con la idea de que los individuos capaces de mantener un mejor estado nutricional de Ca son también los que logran sostener mayor crecimiento en los suelos ácidos y potencialmente tóxicos.

Respecto a las correlaciones entre el crecimiento radial medio de *F. cupressoides* y comunidades de HMA más diversas, Hoeksema *et al.* (2010) reportaron que en ensayos de laboratorio la complejidad estructural del inóculo fue una variable explicativa importante de la respuesta de las plantas a la micorrización en términos de biomasa, ya que la respuesta fue sustancialmente mayor en los experimentos en los que se utilizaron consorcios de especies de HMA o inóculo de suelo completo, en lugar de una sola especie de simbionte micorrízico. Asimismo, de acuerdo a Ma *et al.* (2024), la riqueza de inóculo de HMA tiene un impacto positivo en la biomasa total de plantas leñosas.

Por último, un meta-análisis por Marro *et al.* (2022) que evaluó los beneficios de los principales grupos taxonómicos en términos de rendimiento de las plantas (crecimiento y nutrición), mostró que todos los grandes grupos taxonómicos de HMA (*Glomerales*, *Diversisporales* y *Gigasporales*) tienen efectos positivos sobre el rendimiento de las plantas, pero que las especies del orden *Diversisporales* presentan en promedio efectos más altos que *Glomerales* y *Gigasporales*. En el presente trabajo, los géneros pertenecientes a *Diversisporales* que colonizaron las raíces de los árboles de *F. cupressoides* (*Claroideoglobus* y *Diversispora*) se registraron solo en un subconjunto de árboles de las parcelas P1 y P5, que corresponden a suelos con baja y alta disponibilidad de P-Olsen, respectivamente. Puesto que se observó una tendencia a una disminución del crecimiento de P1 hacia P5, confirmada por la correlación negativa entre crecimiento radial medio y P disponible, la presencia de *Diversisporales* en P1 y P5 no mostró un patrón consistente con las diferencias de crecimiento radial medio entre parcelas. El hecho de que estos linajes considerados más beneficiosos para el crecimiento vegetal a escala global aparezcan

con baja abundancia y en pocos árboles sugiere que su presencia no se refleja claramente en el patrón de crecimiento radial observado, al menos a la escala y con los indicadores considerados en este estudio.

4.4. Limitaciones del estudio

El presente estudio se basó principalmente en análisis estadísticos de tipo exploratorio, los cuales permitieron identificar si existe o no relación entre las variables, su dirección y la fuerza de dicha relación. Este enfoque no permite estimar de manera explícita el peso relativo de cada variable edáfica, nutricional, o de la simbiosis, sobre el crecimiento radial de los árboles, ni establecer relaciones causales. En este sentido, estudios experimentales en invernadero o en condiciones controladas, que manipulen la disponibilidad de nutrientes del suelo y las comunidades de HMA, serían necesarios para evaluar de manera directa los efectos causales de estas variables sobre el crecimiento radial de *F. cupressoides*. También, los análisis se basaron en relaciones univariadas entre rasgos y el crecimiento radial de *F. cupressoides*, lo que no captura la integración funcional de múltiples rasgos. Enfoques multivariados basados en conjuntos de rasgos podrían mejorar la capacidad de predicción del crecimiento.

Además, al tratarse de un diseño observacional a lo largo de un gradiente ambiental acotado, es posible que otros factores no medidos estén influyendo en el crecimiento radial, lo que limita la capacidad para extrapolar cuantitativamente estos resultados a otras poblaciones o contextos ecológicos. Asimismo, no fue analizado el contenido de aluminio (Al), el cual es altamente tóxico para las raíces y dificulta el desarrollo radical, y que en suelos fuertemente ácidos constituye uno de los principales factores limitantes del crecimiento al restringir la elongación de raíces finas y la absorción de nutrientes (Weil y Brady 2017, Thiers *et al.* 2017).

4.5. Proyecciones

Las evidencias de este estudio, junto con el conocimiento acumulado sobre restauración asistida por microbiomas del suelo (Maltz y Treseder, 2015, Silva-Flores *et al.* 2022), sugieren que el uso de inóculos locales derivados de suelos de referencia podría aumentar el crecimiento de plántulas de *F. cupressoides* frente a escenarios de empobrecimiento nutricional del suelo. Ensayos de inoculación que comparen el desempeño de plántulas inoculadas con comunidades de HMA de las distintas parcelas podría permitir cuantificar en qué medida estas comunidades modulan la sobrevivencia, el crecimiento temprano y la capacidad de tolerar condiciones de baja fertilidad.

Por otra parte, se ha documentado que los HMA pueden conferir protección frente a patógenos y aumentar la tolerancia a condiciones de sequía y a contaminantes metálicos pesados (Diagne *et al.* 2020), lo que resulta particularmente relevante en suelos ácidos y con gran disponibilidad de Al como los de la

cordillera de la Costa, en donde además se ha reportado que veranos más cálidos y menores precipitaciones estivales afectan negativamente el crecimiento de la especie (Urrutia-Jalabert *et al.* 2015a). En este contexto, el diseño de ensayos de inoculación con consorcios de HMA autóctonos de bosques de *F. cupressoides*, tanto en vivero como en condiciones de campo, son necesarios para evaluar su potencial en la producción de plantas más resistentes a sequía y estrés edáfico, para contribuir a estrategias de restauración ecológica y manejo adaptativo frente al cambio climático en la cordillera de la Costa.

5. CONCLUSIÓN

El presente estudio abordó las relaciones entre el crecimiento radial de *Fitzroya cupressoides*, sus rasgos subterráneos, y la química del suelo en distintas condiciones de fósforo disponible en el suelo en el Parque Nacional Alerce Costero. De esta forma, se alcanzó el objetivo general de analizar conjuntamente estas variables y se respondieron los objetivos específicos planteados.

El sitio de estudio se caracteriza por fuertes restricciones edáficas, que se reflejan en un estado nutricional limitado de los árboles. En este contexto, las asociaciones con HMA emergen como una estrategia clave de adquisición de nutrientes, aunque los resultados sugieren que los hongos simbiotes podrían verse condicionados por dichas limitaciones del suelo. En conjunto, los resultados indican que el crecimiento radial se relaciona con gradientes de disponibilidad de nutrientes y con la variación en la actividad micorrízica, y son compatibles con una fuerte dependencia de *F. cupressoides* respecto de sus hongos micorrízicos arbusculares, aunque en un contexto donde la simbiosis no siempre se traduce en incrementos de crecimiento radial detectables por los análisis de correlaciones.

Dado el carácter observacional del estudio, las conclusiones deben interpretarse con cautela. Futuros trabajos debieran incorporar experimentos que manipulen los niveles de nitrógeno y fósforo del suelo, mediciones directas de aluminio, así como ensayos de inoculación con las comunidades micorrízicas autóctonas, para evaluar su efecto sobre el crecimiento en sus diversas dimensiones y tolerancia al estrés abiótico. Este tipo de estudios permitiría avanzar desde relaciones estadísticas hacia una comprensión causal de la función de los HMA en bosques de *F. cupressoides*, lo que podría aportar a estrategias de conservación y restauración en estos ecosistemas.

6. REFERENCIAS

- Acevedo L. 2025. Relación entre rasgos foliares y el crecimiento de *Fitzroya cupressoides* en suelos con distinta disponibilidad de fósforo en el Parque Nacional Alerce Costero. Tesis Ingeniero en Conservación de Recursos Naturales. Valdivia, Chile. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile. 56 p.
- Antunes P, S Stürmer, J Bever, P Chagnon, B Chaudhary, C Deveautour, C Fahey, V Kokkoris, Y Lekberg, J Powell, C Aguilar Trigueros, H Zhang. 2025. Enhancing consistency in arbuscular mycorrhizal trait-based research to improve predictions of function. *Mycorrhiza*, 35:14.
- Armesto J, C Smith, M Carmona, J Celis, I Díaz, A Gaxiola, A Gutiérrez, M Nuñez, C Pérez, R Rozzi. 2009. Old-Growth Temperate Rainforests of South America: Conservation, Plant–Animal Interactions, and Baseline Biogeochemical Processes. In Wirth C, G Gleixner, M Heimann eds. Old Growth Forests. *Springer*. p. 367-389.
- Babst F, P Bodesheim, N Charney, A Friend, M Girardin, S Klesse, D Moore, K Seftigen, J Björklund, O Bouriaud, A Dawson, R DeRose, M Dietze, A Eckes, B Enquist, D Frank, M Mahecha, B Poulter, S Record, V Trouet, R Turton, Z Zhang, M Evans. 2018. When tree rings go global: Challenges and opportunities for retro- and prospective insight. *Quaternary Science Reviews*, 197:1–20.
- Bakker, J. 2024. Applied Multivariate Statistics in R. University of Washington, Seattle. 564 p.
- Bardgett R, W van der Putten. 2014. Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature*, 515:505–511.
- Bardgett R, L Mommer, F De Vries. 2014. Going underground: root traits as drivers of ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 29:12.
- Bertin L. 2020. Eruptive Record of Calbuco Volcano during the last 500 Years in Northern Patagonia Inferred from Dendrochemical Analysis in *Fitzroya cupressoides* Tree Rings. M.Sc. tesis, Facultad de Ciencias Forestales y Recursos Naturales, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile.
- Bennett A, K Groten. 2022. The Costs and Benefits of Plant–Arbuscular Mycorrhizal Fungal Interactions. *Annual Review of Plant Biology*, 73:649-672.
- Bolyen E, J Rideout, M Dillon, N Bokulich, C Abnet, et al. 2018. QIIME 2: Reproducible, interactive, scalable, and extensible microbiome data science. *Nat Biotechnol*, 37:852–857.
- Boninsegna J, J Argollo, J Aravena, J Barichivich, D Christie, M Ferrero, A Lara, C Le Quesne, B Luckman, M Masiokas, M Morales, J Oliveira, F Roig, A Srur, R Villalba. 2009. Dendroclimatological reconstructions in South America: A review. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 281(3–4):210-228.
- Callahan B, P McMurdie, M Rosen, A Han, A Johnson, S Holmes. 2016. DADA2: High-resolution sample inference from Illumina amplicon data. *Nat Methods*, 13:581–583.

- Castagneri D, G Vacchiano, A Hackett-Pain, R DeRose, T Klein, A Bottero. 2022. Meta-analysis Reveals Different Competition Effects on Tree Growth Resistance and Resilience to Drought. *Ecosystems*, 25:30–43.
- Castillo C, F Borie, F Oehl, E Sieverding. 2016. Arbuscular mycorrhizal fungi biodiversity: prospecting in Southern-Central zone of Chile. A review. *J. Soil Sci. Plant Nutr*, 16: 400-422.
- Cavagnaro T, S Bender, H Asghari, M van der Heijden. 2015. The role of arbuscular mycorrhizas in reducing soil nutrient loss. *Trends in Plant Science*, 20(5): 283-290.
- Chagnon P, R Bradley, H Maherali, J Klironomos. 2013. A trait-based framework to understand life history of mycorrhizal fungi. *Trends Plant Science*, 18(9):484-91.
- Chaudhary B, E Holland, S Charman-Anderson, A Guzman, L Bell-Dereske, T Cheeke, A Corrales, J Duchicela, C Egan, M Gupta, S Hannula, R Hestrin, S Hoosein, A Kumar, G Mhretu, L Neuenkamp, P Soti, Y Xie, T Helgason. 2022. What are mycorrhizal traits? *Trends in Ecology & Evolution*, 37(7).
- Crowther T, J van den Hoogen, J Wan, M Mayes, A Keiser, L Mo, C Averill, D Maynard. 2019. The global soil community and its influence on biogeochemistry. *Science*, 365(6455).
- Davison J, M Moora, M Öpik, A Adholeya, L Ainsaar, A Bâ, S Burla, A Diedhiou, I Hiiesalu, T Jairus, N Johnson, A Kane, K Koorem, M Kochar, C Ndiaye, M Pärtel, Ü Reier, R Singh, M Vasar, M Zobel. 2015. Global assessment of arbuscular mycorrhizal fungus diversity reveals very low endemism. *Science*, 349:970-973.
- Davison J, D García, M Zobel, M Moora, G Bueno, M Barceló, M Gerz, D León, Y Meng, V Pillar, S Sepp, N Soudzilovaskaia, L Tedersoo, S Vaessen, T Vahter, B Winck, M Öpik. 2020. Plant functional groups associate with distinct arbuscular mycorrhizal fungal communities. *New Phytology*, 226:1117-1128.
- Dharmakeerthi R, M Thenabadu. 1996. Urease activity in soils: a review. *Journal of Natural Science Sri Lanka*, 24(3):159-195.
- Diagne N, M Ngom, P Ibrahima, D Fall, V Hoher, S Svistoono. 2020. Roles of Arbuscular Mycorrhizal Fungi on Plant Growth and Performance: Importance in Biotic and Abiotic Stressed Regulation. *Diversity*, 12:370.
- Diehl P, M Mazzarino, S Fontenla. 2008. Plant limiting nutrients in Andean-Patagonian woody species: Effects of interannual rainfall variation, soil fertility and mycorrhizal infection. *Forest Ecology and Management*, 255(7):2973-2980.
- Diehl P, M Mazzarino, F Funes, S Fontenla, M Gobbi, J Ferrari. 2003. Nutrient conservation strategies in native Andean-Patagonian forests. *Journal of Vegetation Science*, 14:63-70.

- Donoso, C. (Ed.). 2006. Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina: autoecología. 1a. edición. Valdivia, Chile: Marisa Cuneo, ediciones.
- Du E, C Terrer, A Pellegrini, A Ahlström, C van Lissa, X Zhao, R Jackson. 2020. Global patterns of terrestrial nitrogen and phosphorus limitation. *Nature Geoscience*, 13(3):221-226.
- Dumbrell A, P Ashton, N Aziz, G Feng, M Nelson, C Dytham, A Fitter, T Helgason. 2011. Distinct seasonal assemblages of arbuscular mycorrhizal fungi revealed by massively parallel pyrosequencing. *New Phytologist*, 190:794–804.
- Franco M, I Mundo, G Martínez, M Barrera. 2019. Radial growth responses to thinning and climate in native *Nothofagus betuloides* forests in Tierra del Fuego, Argentina. *Dendrochronologia*, 57.
- Freschet G, L Pagès, C Iversen, L Comas, B Rewald, C Roumet, J Klimešová, M Zadworny, H Poorter, J Postma, T Adams, A Bagniewska, ... M McCormack. 2021. A starting guide to root ecology: strengthening ecological concepts and standardising root classification, sampling, processing and trait measurements. *New Phytology*, 232:973-1122.
- Frew A. 2025. What does colonisation tell us? Revisiting the functional outcomes of root colonisation by arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 247(4):1572-1578.
- Fritts H. 1976. Dendrochronology and Dendroclimatology. In Fritts H ed. Tree Rings and Climate. Estados Unidos. *Academic Press*, pp. 1-52.
- Gadermaier J, S Vospernik, M Grabner, E Wächter, D Keßler, M Kessler, F Lehner, K Klebinder, K Katzensteiner. 2024. Soil water storage capacity and soil nutrients drive tree ring growth of six European tree species across a steep environmental gradient. *Forest Ecology and Management*, 554.
- Giovannetti M, B Mosse. 1980. An evaluation of techniques for measuring vesicular arbuscular mycorrhizal infection in roots. *New Phytologist*, 84:489-500.
- Godoy R, R Mayr. 1989. Caracterización morfológica de micorrizas vesículo-arbusculares en coníferas endémicas del sur de Chile. *Bosque*, 10(1-2):89–98.
- Godoy R, R Carrillo, H Peredo, H. 1993. Compatibilidad y eficiencia in vitro de *Glomus intraradices* en coníferas nativas del sur de Chile. *Bosque*, 14:57-63.
- Godoy R, Romero R, Carrillo R. 1994. Estatus micotrófico de la flora vascular en bosques de coníferas nativas. *Revista Chilena de Historia Natural*, 67:209-220.
- Godoy R, J Rubio, C Marín. 2025. Biogeoquímica y micorrizas de los bosques de alerce de la Cordillera de la Costa de Valdivia. En. X. Urbina y J.Barichivich (eds.), *La sobrevivencia del alerce y su cultura. La historia de los alerzales de la Cordillera Pelada, Chile*. En prensa.
- González M, A Lara, R Urrutia-Jalabert, A Bustos-Salazar, C Ruiz-Gómez, J Aravena. 2022. Carbon stocks across different environments, disturbance regimes, and stand age in *Fitzroya cupressoides*

- forests, the longest-lived species of the southern hemisphere. *Frontiers in Forests and Global Change*, 5:96042.
- González-Reyes A, D Christie, I Schneider, A Venegas, A Muñoz, M Hadad, T Gipoulou, V Tapia, S Gibson, L Santini, C LeQuesne, R Villalba. 2024. Recent multispecies tree-growth decline reveals a severe aridity change in Mediterranean Chile. *Environmental Research Letters*, 19(06):4046.
- Gordon W, Jackson R. 2000. Nutrient concentration in fine roots. *Ecology*, 81:275-280.
- Graham E, J Knelman, A Schindlbacher, S Siciliano, M Breulmann, A Yannarell, JM Beman, G Abell, L Philippot, J Prosser, A Foulquier, JC Yuste, HC Glanville, D Jones, R Angel, J Salminen, RJ Newton... D Nemergut. 2016. Microbes as Engines of Ecosystem Function: When Does Community Structure Enhance Predictions of Ecosystem Processes? *Frontiers in Microbiology*, 7(214).
- Hoeksema J, V Chaudhary, C Gehring, N Johnson, J Karst, R Koide, J Umbanhowar. 2010. A meta-analysis of context: dependency in plant response to inoculation with mycorrhizal fungi. *Ecology Letters*, 13(3):394-407.
- Holdaway R, Richardson S, Dickie I, Peltzer D, Coomes D. 2011, Species and community-level patterns in fine root traits along a 120000-year soil chronosequence in temperate rain forest. *Journal of Ecology*, 99:954-963.
- IUCN. Octubre de 2025. *Fitzroya cupressoides*. <https://www.iucnredlist.org/species/30926/2798574>
- Ji B, Bever JD. 2016. Plant preferential allocation and fungal reward decline with soil phosphorus: implications for mycorrhizal mutualism. *Ecosphere*, 7:e01256.
- Johnson R, P Kuby. 2012. Estadística Elemental, 11° Ed. Santa Fe, México. Cengage Learning. 834 p.
- Johnson N, Marín C. 2025. Functional team selection as a framework for local adaptation in plants and their belowground microbiomes. *ISME J*, 19(1):wraf137.
- Johnson N, G Wilson, J Wilson, R Miller, M Bowker. 2015. Mycorrhizal phenotypes and the law of the minimum. *New Phytologist*, 205(4):1473-1484.
- Johnson N. 2010. Resource stoichiometry elucidates the structure and function of arbuscular mycorrhizas across scales. *New Phytologist*, 185: 631–647.
- Johnson N, G Wilson, M Bowker, J Wilson, R Miller. 2010. Resource limitation is a driver of local adaptation in mycorrhizal symbioses. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(5):2093-2098.
- Johnson N, J Graham, F Smith. 1997. Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism–parasitism continuum. *New Phytologist*, 135(4):575-585.

- Kakouridis A, J Hagen, M Kan, S Mambelli, L Feldman, D Herman, M Firestone. 2022. Routes to roots: direct evidence of water transport by arbuscular mycorrhizal fungi to host plants. *New Phytologist*, 236(1):210-221.
- Koerselman W, A Meuleman. 1996. The Vegetation N:P Ratio: a New Tool to Detect the Nature of Nutrient Limitation. *Journal of Applied Ecology*, 33(6):1441-1450.
- Kindt R, R Coe. 2005. Tree diversity analysis: a manual and software for common statistical methods for ecological and biodiversity studies. World Agroforestry Centre, Nairobi, 196 p.
- Kroon H, E Visser. 2003. Root Ecology. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- Lambers H, J Raven, G Shaver, S Smith. 2008. Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(2):95-103.
- Lara A, R Villalba, Urrutia-Jalabert R, González-Reyes A, Aravena J, Luckman B, Cuq E, Rodríguez C, Wolodarsky-Franke A. 2020. A +5680-year tree-ring temperature record for southern South America. *Quaternary Science Reviews*, 228.
- Lara A, C Echeverría, O Thiers, E Huss, B Escobar, K Tripp, C Zamorano, A Altamirano. 2008. Restauración ecológica de coníferas longevas: el caso del alerce (*Fitzroya cupressoides*) en el sur de Chile. In González-Espinosa M, J Rey-Benayas, N. Ramírez-Marcial eds. Restauración de bosques en América Latina. Fundación Internacional para la Restauración de Ecosistemas (FIRE). México. *Mundi-Prensa México*, pp. 39-56.
- Lara A, C Donoso, D Alarcón. 2002. *Fitzroya cupressoides* (Molina) I. M. Johnston. In: Schutt P, Weisgerber H, Schuck H, Lang U, Roloff A, eds. Enzyklopädie der Holzgewächse: Handbuch und Atlas der Dendrologie. Landsberg: Ergänzungslieferung. pp. 1–8.
- Lara A, R Villalba, J Aravena, A Wolodarsky, E Neira. 2000. Desarrollo de una red de dendrocronologías de *Fitzroya cupressoides* (Alerce) para Chile y Argentina. In F Roig ed. Dendrocronología en América Latina. Mendoza, Argentina. *EDIUNC*, pp. 217-244.
- Lara A, JC Shawn Fraver, A Wolodarsky-Franke. 1999. Fire and the dynamics of *Fitzroya cupressoides* (alerce) forests of Chile's Cordillera Pelada. *Écoscience*, 6(1):100-109.
- Lara A, R Villalba. 1993. A 3620-Year Temperature Record from *Fitzroya cupressoides* Tree Rings in Southern South America. *Science*, 260:1104-1106.
- Lee J, S Lee, J Young. 2008. Improved PCR primers for the detection and identification of arbuscular mycorrhizal fungi. *FEMS Microbiology Ecology*, 65:339–349.
- Lillo A, H Ramírez, F Reyes, N Ojeda, M Alvear. 2011. Actividad biológica del suelo de bosque templado en un transecto altitudinal, Parque Nacional Conguillío (38° S), Chile. *Bosque*, 32(1): 46-56.

- Liu Y, X Wei. 2019. Dark septate endophyte improves drought tolerance of *Ormosia hosiei* Hemsley & E. H. Wilson by modulating root morphology, ultrastructure, and the ratio of root hormones. *Forests*, 10:830.
- Lusk, C, F Matus. 2000. Juvenile tree growth rates and species sorting on fine-scale soil fertility gradients in a Chilean temperate rain forest. *Journal of Biogeography*, 27(1):1011-1020.
- Lusk C. 1996. Gradient analysis and disturbance history of temperate rain forests of the coast range summit plateau, Valdivia, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 69:401–411.
- Ma X, X Xu, Q Geng, Y Luo, C Ju, Q Li, Y Zhou. 2023. Global arbuscular mycorrhizal fungal diversity and abundance decreases with soil available phosphorus. *Global Ecology and Biogeography*, 32(8): 1423–1434.
- Ma Y, G Gao, S Wang, H Ren, Z Liu, Y Chen, Q Guo, J Gu. 2024. Divergent arbuscular mycorrhizal growth responses in woody and herbaceous plants across inoculum richness. *Environmental and Experimental Botany*, 224:105811.
- Malicka M, F Magurno, Z Piotrowska. 2022. Plant association with dark septate endophytes: When the going gets tough (and stressful), the tough fungi get going. *Chemosphere*, 302:134830.
- Maltz M, K Treseder. 2015. Sources of inocula influence mycorrhizal colonization of plants in restoration projects: a meta- analysis. *Restor Ecol*, 23:625-634.
- Marín C, A Turbay, C Riquelme, B Goto. 2025. Lista sistemática de registros y especies de *Glomeromycota* en Chile [Dataset]. Version 1.0. South American Mycorrhizal Research Network. Occurrence dataset.
- Marín C, R Godoy, J Boy, M Öpik. 2023. Geological history and forest mycorrhizal dominance effects on soil fungal diversity in Chilean temperate rainforests. *Journal of soil science and plant nutrition*, 23(1):734-745.
- Marín C, P Aguilera, F Oehl, R Godoy. 2017. Factors affecting arbuscular mycorrhizal fungi of Chilean temperate rainforests. *Journal of soil science and plant nutrition*, 17(4):966-984.
- Marín C, P Aguilera, P Cornejo, R Godoy, F Oehl, G Palfner, J Boy. 2016. Arbuscular mycorrhizal assemblages along contrasting Andean forests of southern Chile. *J. Journal of soil science and plant nutrition*, 16:916-929.
- Marschner P. 2012. Marschner’s Mineral Nutrition of higher Plants. 3rd ed. *Academic Pres*.
- Marro N, G Grilli, F Soteras, M Caccia, M Longo, M Cofré, V Borda, M Burni, M Janoušková, C Urcelay. 2022. The effects of arbuscular mycorrhizal fungal species and taxonomic groups on stressed and unstressed plants: A global meta-analysis. *New Phytologist*, 235(1), 320–332.

- Meng Y, J Davison, J Clarke, M Zobel, M Gerz, M Moora, M Öpik, G Bueno. 2023 Environmental modulation of plant mycorrhizal traits in the global flora. *Ecology Letters*, 26(1):1862–1876.
- Munné-Bosch S. 2018. Limits to Tree Growth and Longevity. *Trends in Plant Science*, 23(11):985-993.
- Oehl F, C Castillo, D Schneider, V Säle, E Sieverding. 2012. *Ambispora reticulata*, a new species in the *Glomeromycota* from mountainous areas in Switzerland and Chile. *Journal of Applied Botany and Food Quality*, 85:129–133.
- Oksanen J, GL Simpson, FG Blanchet. 2022. vegan: community ecology package. R package version 2.6–4.
- Opik M, A Vanatoa, E Vanatoa, M Moora, J Davison, J Kalwij, U Reier, M Zobel. 2010. The online database MaarjAM reveals global and ecosystemic distribution patterns in arbuscular mycorrhizal fungi (*Glomeromycota*). *New Phytology*, 188(1):223-41.
- Oyarzún C, R Godoy, A Sepúlveda. 1998. Water and nutrient fluxes in a cool temperate rainforest at the Cordillera de la Costa in southern Chile. *Hydrological Processes*, 12:1067-1077.
- Palenzuela J, N Ferrol, F Oehl. 2008. *Otospora bareai*, a new fungal species (*Glomeromycota*) from Sierra de Baza, Spain. *Mycotaxon*, 97:163–182.
- Paul A. 2007. Soil microbiology, ecology, and biochemistry, 3rd ed. *Elsevier Inc.*
- Peñuelas J, Canadell J, Ogaya R. 2010. Increased water-use efficiency during the 20th century did not translate into enhanced tree growth. *Global ecology and biogeography*, 20(4):597-608.
- Redel Y, R Rubio, R Godoy, F Borie. 2008. Phosphorus fractions and phosphatase activity in an Andisol under different forest ecosystems. *Geoderma*, 145:216-221.
- Ruth B, M Khalvati, U Schmidhalter. 2011. Quantification of mycorrhizal water uptake via high-resolution on-line water content sensors. *Plant. Soil*, 342:459–468.
- Sadzawka R, R Carrasco, Z Grez, G Mora, P Flores, A Neaman. 2006. Métodos de análisis recomendados para los suelos de Chile. Revisión 2006.
- Sadzawka R, R Carrasco, R Demanet, P Flores, Z Grez, G Mora, A Neaman. 2007. Métodos de análisis de tejidos vegetales. Segunda Edición. Instituto de Investigaciones Agropecuarias, Serie Actas INIA N° 40, Santiago, Chile, 140 p.
- Silva-Flores P, M Neves, E Weidlich, L Fajardo, L Acuña, P Aguilera, C Marin, R Godoy, M Duarte, A Cabrera, R Santelices. 2022. Mycorrhizas and Ecological Restoration in South America. In: Lugo MA, Pagano MC (eds). *Mycorrhizal Fungi in South America (2nd Edition)*. Cham, *Springer* Pp. 431-443.
- Smith S, D Read. 2008. The symbionts forming arbuscular mycorrhizas. In Smith S, D Read eds. *Mycorrhizal Symbiosis (Third Edition)*. *Academic Press*, pp 13-41.

- Strullu-Derrien C, M Selosse, P Kenrick, F Martin. 2018. The origin and evolution of mycorrhizal symbioses: from palaeomycology to phylogenomics. *New Phytologist*, 220(4):1012-1030.
- Tabatabai M, J Bremner. 1969. Use of p-nitrophenyl phosphate for assay of soil phosphatase activity. *Soil Biology and Biochemistry*, 1(4):301-307.
- Tedersoo L, F Magurno, S Alkahtani, V Mikryukov. 2024. Phylogenetic classification of arbuscular mycorrhizal fungi. *MycKeys*, 103:1–31.
- Tedersoo L, M Bahram, M Zobel. 2020. How mycorrhizal associations drive plant population and community biology. *Science*, 367(6480).
- Thiers O, J Reyes, V Gerding, J Schlatter. 2014. Suelos en ecosistemas forestales. In Donoso C, ME González, A Lara eds. *Ecología forestal. Bases para el manejo sustentable y conservación de los bosques nativos de Chile*. Valdivia, Chile. Ediciones UACH. p. 133-178.
- Truong C, Marín C, Manley B, Van Nuland M, Stewart J, Urrutia-Jalabert R, Godoy R, Sheldrake M, Furci G, Kiers E, Corrales A. In review. Old-growth trees disproportionately contribute to fungal diversity in soils of a coniferous Alerce (*Fitzroya cupressoides*) forest with one of oldest living trees on earth.
- Urrutia-Jalabert R, J Barichivich, A Gutiérrez, A Miranda. 2023. Chile's road plans threaten ancient forests. *Science*, 380(6648):903-903.
- Urrutia-Jalabert R, M.P. Peña, R.E. Coopman, D.E. Carvajal, M. Jiménez-Castillo, A. Lara, D. Cosimo, P. Lobos. 2018. Elucidating the hydraulic vulnerability of the longest-lived Southern Hemisphere conifer to aridification. *Forest Ecology and Management*, 430: 472-484.
- Urrutia-Jalabert R, Y Malhi, A Lara. 2015a. The Oldest, Slowest Rainforests in the World? Massive Biomass and Slow Carbon Dynamics of *Fitzroya cupressoides* Temperate Forests in Southern Chile. *PLoS ONE*, 10(9): e0137569.
- Urrutia-Jalabert R, Y Malhi, J Barichivich, A Lara, A Delgado-Huertas, C Rodríguez, E Cuq. 2015b. Increased water use efficiency but contrasting tree growth patterns in *Fitzroya cupressoides* forests of southern Chile during recent decades. *Journal of Geophysical Research: Biogeoscience*, 120(12):2505-2524.
- Urrutia-Jalabert R, S Rossi, A Deslauriers, Y Malhi, A Lara. 2015c. Environmental correlates of stem radius change in the endangered *Fitzroya cupressoides* forests of southern Chile. *Agricultural and Forest Meteorology*, 200:209-221.
- van der Heijden M, F Martin, M Selosse, I Sanders. 2015 Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. *New Phytologist*, 205:1406–1423.

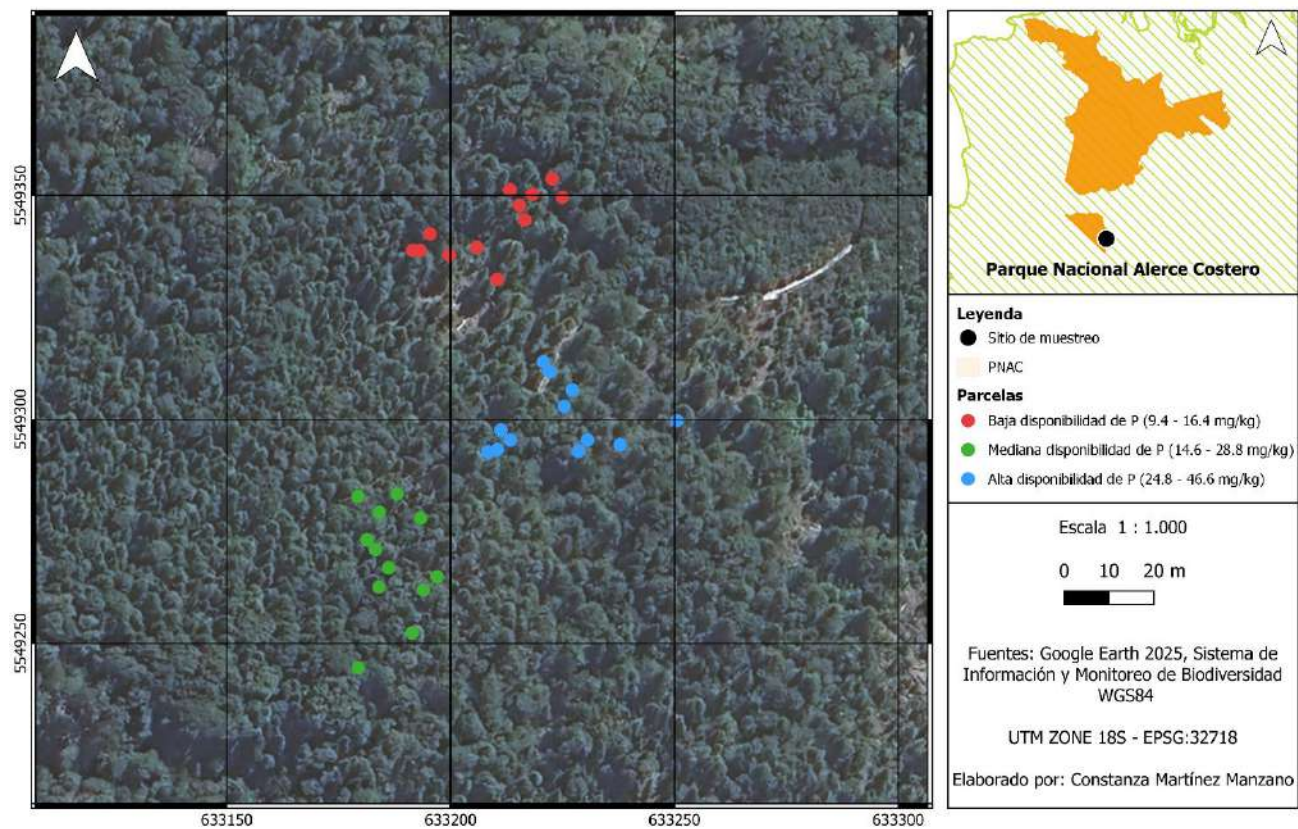
- Veblen T, D Ashton. 1982. The regeneration status of *Fitzroya cupressoides* in the Cordillera Pelada, Chile. *Biological Conservation*, 23(2):141–161.
- Větrovský T, Z Kolaříková, C Lepinay, H Awokunle, J Davison, A Fleyberková, A Gromyko, B Jelínková, M Kolařík, M Krüger, P Kohout P. 2023. GlobalAMFungi: a global database of arbuscular mycorrhizal fungal occurrences from high-throughput sequencing metabarcoding studies. *New Phytologist*, 240, 2151-2163.
- Wei T, V Simko. 2024. R package 'corrplot': Visualization of a Correlation Matrix (Version 0.95).
- Weil R, Brady N. 2017. The nature and properties of soils (14th ed.). Prentice Hall.
- Wen Z, PJ White, J Shen, H Lambers. 2022. Linking root exudation to belowground economic traits for resource acquisition. *New Phytology*, 233(4):1620-1635.
- Wickham H, J Bryan, M Kalicinski, K Valery, C Leittenne, B Colbert, M Bryan. 2019a. Package 'readxl'. Version 1.3.
- Wickham H, R François, L Henry, K Müller, M Wickham. 2019b. Package 'dplyr'. A Grammar of Data Manipulation. R package version, 8.
- Wickham H. 2011. ggplot2. Wiley interdisciplinary reviews: computational statistics, 3(2): 180-185.
- Wilmking M, M van der Maaten-Theunissen, E van der Maaten, T Scharnweber, A Buras, C Biermann, M Gurskaya, M Hallinger, J Lange, R Shetti, M Smiljanic, M Trouillier. 2020. Global assessment of relationships between climate and tree growth. *Global Change Biology*, 26:3212–3220.
- Wipf D, F Krajinski, D van Tuinen, G Recorbet, P Court. 2019. Trading on the arbuscular mycorrhiza market: from arbuscules to common mycorrhizal networks. *New Phytologist*, 223:1127–1142.
- Wu Q, Li G, Zou Y. 2011. Roles of arbuscular mycorrhizal fungi on growth and nutrient acquisition of peach (*Prunus persica* L. Batsch) seedlings. *J. Anim. Plant. Sci*, 21:746–750.
- Wu Y, C Chen, G Wang. 2024. Inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi improves plant biomass and nitrogen and phosphorus nutrients: a meta-analysis. *BMC Plant Biology*, 24:960.

ANEXOS

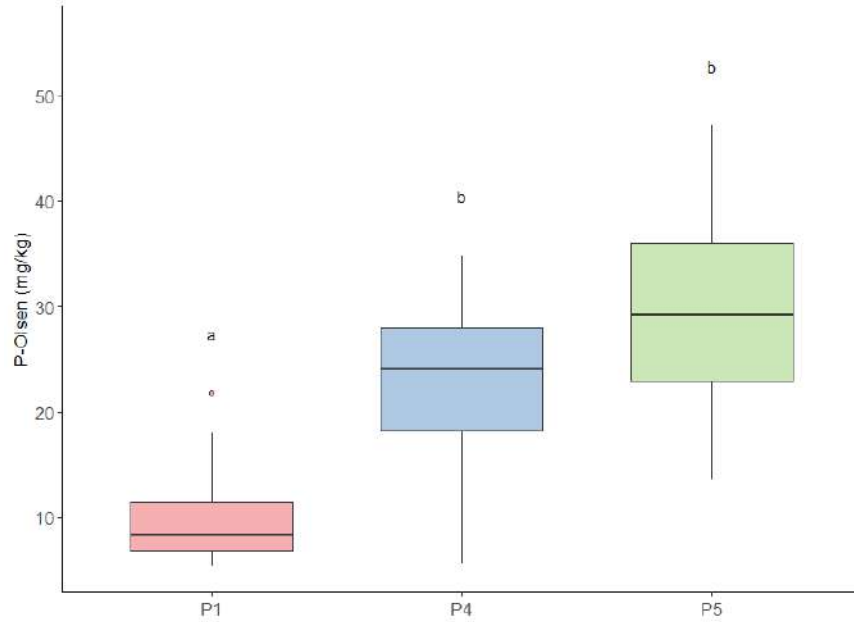
Anexo 1. Escenarios predichos para la simbiosis micorrízica arbuscular a partir de la abundancia relativa de N y P disponible en el suelo. Adaptado a partir de Johnson (2010).



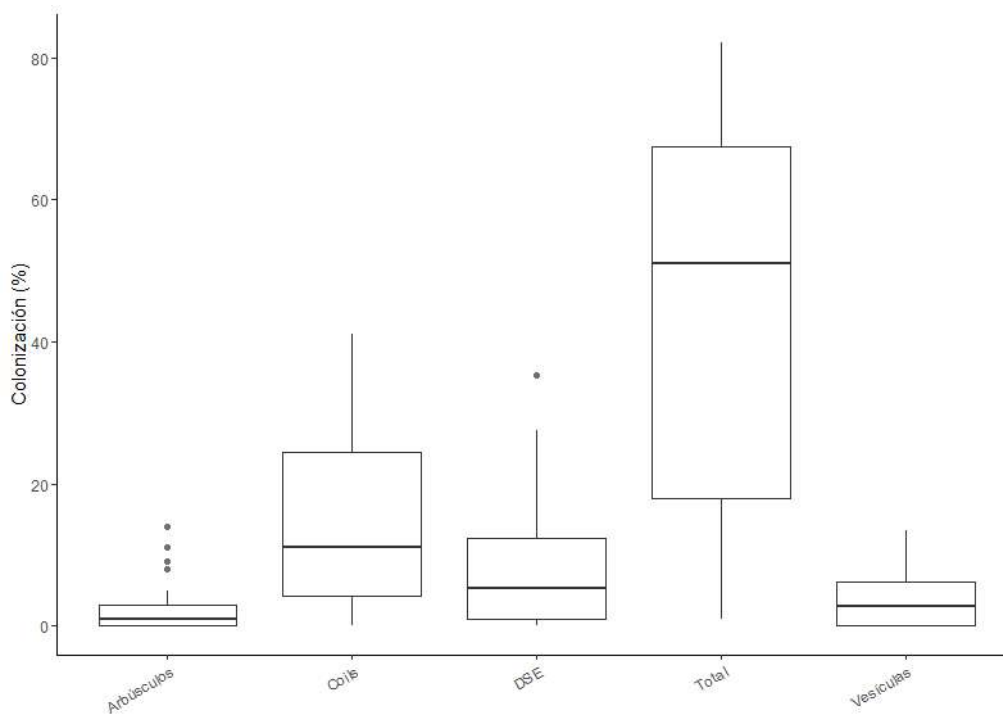
Anexo 2. Cartografía con los árboles seleccionados. Los colores corresponden a las concentraciones de P-Olsen en el suelo obtenidas en el primer muestreo (realizado en junio de 2024), donde amarillo indica baja concentración (9.4-16.4 mg/kg), naranja mediana concentración (14.6-28.8 mg/kg), y rojo representa a los árboles con alta concentración de P disponible (24.8-46.6 mg/kg).



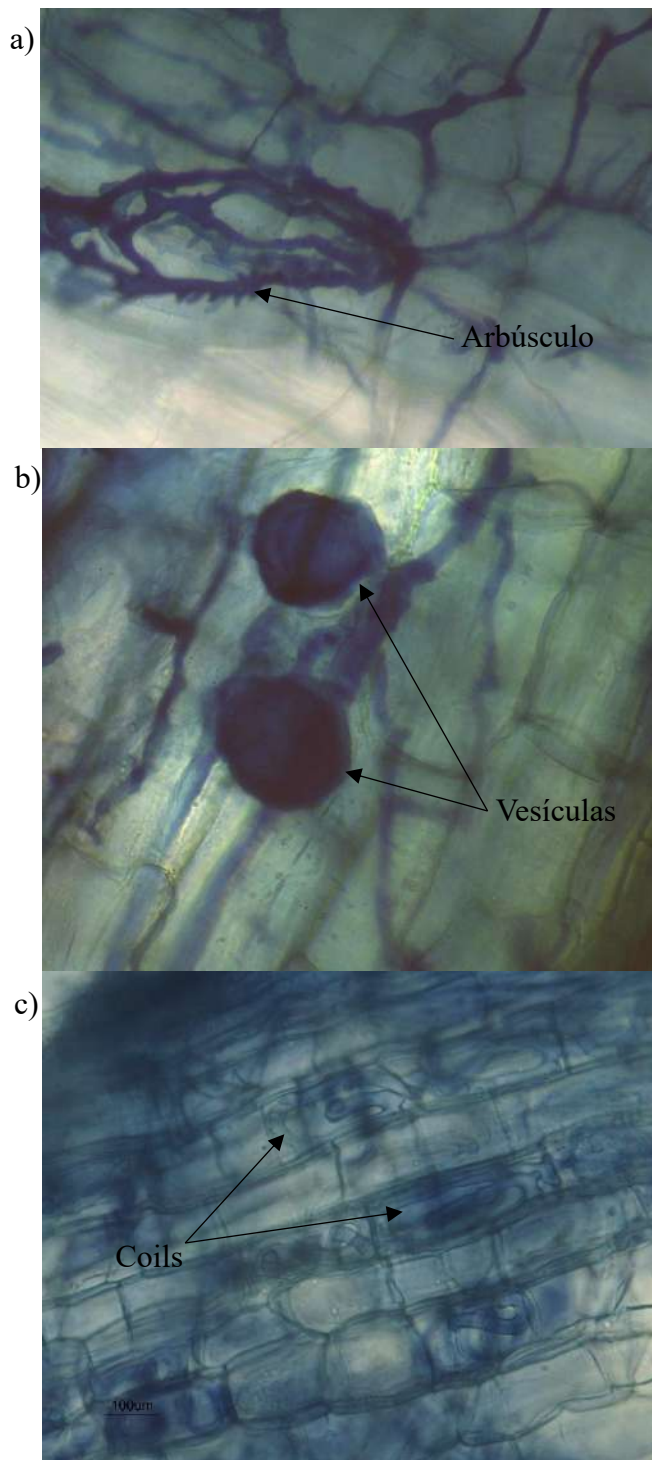
Anexo 3. Distribución del fósforo disponible en el suelo (P-Olsen, mg/kg) en las tres parcelas de estudio (P1, P4 y P5). Las distintas letras representan diferencias significativas (p -valor < 0.05) entre las parcelas.



Anexo 4. Colonización micorrízica total y por estructura.



Anexo 5. Microscopía de distintas estructuras micorrízicas en raíces de *Fitzroya cupressoides*. (a) Arbúsculos. (b) Hifas y vesículas micorrízicas. (c) *Coils*.



Anexo 6. Índices de diversidad de HMA en el suelo (media \pm DE). Se incluyen los valores de riqueza (S), abundancia, índice de Shannon (H'), diversidad de Simpson (1-D₁), y dominancia de Berger-Parker (BP).

	Riqueza (S)	Abundancia	Shannon (H')	Simpson (1-D ₁)	Berger (BP)
P1	1.75 \pm 1.21	56.5 \pm 87.22	0.48 \pm 0.50	0.27 \pm 0.27	0.80 \pm 0.22
P4	1.83 \pm 1.34	31.17 \pm 50.57	0.71 \pm 0.65	0.39 \pm 0.33	0.67 \pm 0.29
P5	1.42 \pm 0.67	20.75 \pm 20.89	0.57 \pm 0.54	0.31 \pm 0.28	0.77 \pm 0.23
TOTAL	1.67 \pm 1.09	36.14 \pm 59.7	0.59 \pm 0.56	0.33 \pm 0.29	0.75 \pm 0.25
CV	65.7%	165%	95%	89%	33%
RANGO	0 - 5	0 - 262	0 - 1.74	0 - 0.8	0.319 - 1

Anexo 7. Índices de diversidad de HMA en raíces (media \pm DE). Se incluyen los valores de riqueza (S), abundancia, índice de Shannon (H'), diversidad de Simpson (1-D₁), e índice de dominancia de Berger-Parker (BP).

	Riqueza (S)	Abundancia	Shannon (H')	Simpson (1-D ₁)	Berger (BP)
P1	1.67 \pm 1.07	36.17 \pm 47.31	0.75 \pm 0.47	0.42 \pm 0.24	0.69 \pm 0.18
P4	0.83 \pm 0.58	37.67 \pm 50.8	0.16 \pm 0.29	0.11 \pm 0.21	0.90 \pm 0.19
P5	0.91 \pm 0.94	24.45 \pm 49.37	0.58 \pm 0.51	0.35 \pm 0.29	0.73 \pm 0.23
TOTAL	1.14 \pm 0.94	33.0 \pm 48.07	0.50 \pm 0.49	0.29 \pm 0.27	0.77 \pm 0.21
CV	82.6%	146%	98%	93%	28%
RANGO	0 - 3	0 - 172	0 - 1.32	0 - 0.708	0.417 - 1

Anexo 8. (a) Relación entre riqueza en raíces y N_T . (b) Relación entre el índice de dominancia de Berger Parker de las comunidades de HMA del suelo y P-Olsen. (c) Relación entre el índice de Shannon de las comunidades de HMA en el suelo y P-Olsen. (d) Relación entre el índice de diversidad de Simpson de las comunidades de HMA del suelo y P-Olsen.

