

Conceptos fundamentales en ecología de hongos del suelo: una propuesta pedagógica y de divulgación

*(Fundamental concepts in ecology of soil fungi: a pedagogic and
outreach proposal)*

César Marín^{1*}

¹Instituto de Ciencias Ambientales y Evolutivas, Universidad Austral de Chile,
Valdivia, Chile.

*Autor para correspondencia: cesar.marin@postgrado.uach.cl

RECIBIDO:24 de Mayo de 2018

APROBADO:06 de Junio de 2018

DOI: 10.22370/bolmicol.2018.33.1.1168

LOS AUTORES DECLARAN NO TENER CONFLICTO DE INTERESES

Palabras claves: biogeoquímica, ecología de comunidades, hongos del suelo, jerarquía biológica, micorrizas.

Key words: biogeochemistry, biological hierarchy, community ecology, mycorrhizae, soil fungi.

RESUMEN

El estudio de los procesos biogeoquímicos implica entender cómo los macro y micro nutrientes que componen los seres vivos se mueven de un componente a otro del ecosistema (incluyendo la atmósfera, organismos, suelo, cuerpos de agua, etc.). Usualmente, una mayor diversidad biótica y una mayor complejidad de las interacciones bióticas y abióticas, resultan en una mayor estabilidad ecosistémica. El rol de los hongos en los ciclos biogeoquímicos se suele estudiar superficialmente, no mucho más allá de sus funciones ecosistémicas generales: descomposición, simbiosis mutualista, y parasitismo. Esta revisión tiene por objetivo ilustrar los conceptos base de los roles ecológicos de los hongos del suelo, que debieran enseñarse en tres públicos objetivo: universitario, tomadores de decisiones, y estudiantes de educa-

ción secundaria/público general. En estos públicos, se propone abordar cuatro áreas temáticas: introducción al suelo, ecología de comunidades, interacciones de hongos con otros organismos, y biogeoquímica. Aunque los roles ecosistémicos de los hongos del suelo están bien documentados, su estudio debería partir de la base de que estos afectan y son afectados tanto por variables climáticas, como por características físico-químicas del suelo, y por flujos biogeoquímicos. Los roles ecológicos de los hongos del suelo debieran entenderse en un contexto holístico de integración multidisciplinar, y el nivel de especialización del conocimiento debiera darse hacia niveles superiores de la jerarquía biológica, es decir, conocer más en detalle la ecología de ecosistemas y comunidades de hongos que la de poblaciones y organismos, o que sus procesos bioquímicos y edáficos específicos.

ABSTRACT

The study of biogeochemical processes involves understanding how the macro and micro nutrients that make up living things move from one ecosystem component to another (including the atmosphere, organisms, soil, waterbodies, etc.). Usually, a greater diversity of biotic diversity and a greater complexity of biotic and abiotic interactions, result in a greater ecosystemic stability. The role of fungi in biogeochemical cycles is usually studied superficially, not much beyond their general ecosystem functions: decomposition, mutualistic symbiosis, and parasitism. The objective of this review is to illustrate the basic concepts of the ecological roles of soil fungi, which should be taught in three target audiences: university students, decision makers, and secondary school students / general public. In these audiences, it is proposed to address four thematic areas: introduction to soil, community ecology, interactions of fungi with other organisms, and biogeochemistry. Although the ecosystemic roles of soil fungi are well documented, their study should be based on the fact that they affect and are affected by climatic variables, physical-chemical soil characteristics, and biogeochemical flows. The ecological roles of soil fungi should be understood in an holistic context of multidisciplinary integration, and the level of specialization of knowledge should be given to higher levels of the biological hierarchy, that is, to know more in detail the ecology of ecosystems and communities of fungi than that of populations and organisms, or than that of their specific biochemical and edaphic processes.

INTRODUCCIÓN

La biogeoquímica estudia las interacciones entre los compuestos geoquímicos y los organismos. Específicamente, la biogeoquímica estudia cómo los nutrientes que componen los seres

vivos se mueven de un componente a otro del ecosistema (incluyendo la atmósfera, organismos, suelo, cuerpos de agua, etc.). Estos nutrientes se clasifican en macro-nutrientes (carbono, oxígeno, hidrógeno, nitrógeno, fósforo, azufre, calcio, magnesio y potasio) y micro-nutrientes (hierro, cobre, zinc, cloro, yodo, entre otros). Se trata entonces de entender cómo se alcanza la estabilidad ecosistémica: mediante interacciones complejas entre sus componentes abióticos y bióticos; usualmente, una mayor diversidad biótica y una mayor complejidad de las interacciones bióticas, resultan en una mayor estabilidad ecosistémica. Diferentes factores abióticos como el clima, la altitud, la latitud, entre muchos otros, afectan la composición, diversidad, y distribución espacial de la biota. A grandes rasgos, las plantas, siendo autótrofas y fotosintéticas, son los principales productores de nutrientes y biomasa; los animales constituyen los principales consumidores; mientras que la descomposición y reciclaje de nutrientes se da por microorganismos como bacterias y hongos.

El rol de los hongos en los ciclos biogeoquímicos se suele estudiar superficialmente. Para su enseñanza, algunas generalidades sobre los hongos deben ser tenidas en cuenta: los hongos tienen características de plantas, bacterias, y animales, pero forman su reino aparte más cercano a los animales que a las plantas; evolutivamente, se separaron de otros linajes hace aproximadamente 1.500 millones de años, pero colonizaron la tierra hace unos 400 millones de años^{1,2,3}; son organismos heterótrofos con una pared celular de quitina; incluyen hongos microscópicos como levaduras y mohos, pero también hongos macroscópicos que forman cuerpos fructíferos o setas; crecen vegetativamente y se reproducen mediante la dispersión de esporas en el aire, agua, y en el suelo mediante animales. Aunque actualmente se han descrito unas 120.000 especies de hongos (www.indexfungorum.org), mediante métodos moleculares/bio-

geográficos se ha estimado que podrían existir entre 2,2 a 3,8 millones de especies⁴.

Dentro de los ecosistemas terrestres, básicamente son tres los roles ecológicos de los hongos: descomposición, simbiosis mutualista, y parasitismo. La descomposición de diferentes formas de materia orgánica (madera, animales muertos, hojarasca, etc.), es uno de los roles más importantes de los hongos, dado que mediante este proceso se da un reciclaje de nutrientes en el ecosistema, algunos provenientes de sustratos de difícil degradación, como la madera⁵. Respecto a las simbiosis mutualistas, además de los líquenes, debe darse un gran énfasis en los hongos micorrícicos, los que hacen simbiosis con el 92% de las plantas vasculares², y han permitido la colonización y diversificación de las plantas en la tierra^{2,3}. Una micorriza es la asociación simbiótica entre hongos del suelo y raíces de plantas vasculares, donde la planta traspa energía en forma de azúcares y lípidos al hongo^{6,7,8}, mientras que las hifas del hongo, al acceder de forma exponencial a mayor volumen de suelo, transfieren agua y nutrientes como fósforo y nitrógeno a la planta, además de conferirle mayor resistencia a sequía, toxicidad, patógenos, salinidad, herbivoría, entre otros. Las micorrizas además son capaces de formar redes que comunican plantas de la misma o diferentes especies, que pueden abarcar incluso decenas de hectáreas de extensión¹. Finalmente, muchos linajes de hongos parasitan plantas, animales, y a otros hongos, siendo el parasitismo un control ecosistémico de gran importancia^{9,10}.

Esta revisión tiene por objetivo ilustrar los conceptos base de los roles ecológicos de los hongos del suelo, que debieran enseñarse en diferentes públicos objetivo (Tabla 1). Para esto, se han seleccionado tres públicos objetivo: universitario, que consiste preferiblemente en estudiantes de postgrado (maestría y doctorado) o de pregrado avanzados; tomadores de decisiones, como fun-

cionarios de entidades públicas relacionadas con el sector ambiental/forestal/agrícola o de conservación de áreas protegidas (guardaparques, entre otros); y estudiantes de educación secundaria y 'público general'. Así mismo, se abordan cuatro temas principales: una introducción muy general al suelo, con conceptos base sobre su física, química, biología, y bioquímica; ecología de comunidades, contenido abordado en mayor detalle, con el fin de entender que la diversidad biológica puede ser medida de muchas formas y en muchas escalas espaciales, temporales, y de la jerarquía biológica; interacciones de hongos con otros organismos, particularmente plantas y bacterias; y finalmente, biogeoquímica, donde además de conocer los diferentes ciclos de nutrientes, el objetivo último es comprender el rol y efecto de diferentes tipos de diversidad fúngica en estos ciclos. En la presente revisión cada subtema planteado se tratará sólo para el público universitario, mientras que para los otros dos públicos se plantea una visión general por tema. Nótese que cada uno de estos públicos requiere información diferente, por lo que los contenidos también difieren, no sólo en complejidad sino en el mensaje final entregado (Tabla 1).

INTRODUCCIÓN AL SUELO

Físico-química del suelo – Nivel Universitario.

El suelo se forma a partir de la meteorización física, química, y biológica del material parental (roca madre; corteza terrestre), de forma continua y dinámica, constituyendo el soporte de la vegetación en el planeta. El suelo se compone de tres fases: sólida, líquida, y gaseosa; la fase sólida domina y se compone de minerales y materia orgánica, la fase líquida corresponde al agua del suelo, y la fase gaseosa corresponde a los poros no ocupados por el agua¹¹. Los organismos que habitan el suelo se conocen como edafón, y a la vez que dependen del mismo, también forman el suelo, como se ha estudiado desde Darwin¹². Las características físico-químicas del suelo pueden variar en po-

cos centímetros, generando una multiplicidad de micro-hábitats¹¹ cuyas características además varían temporalmente. Esto, por supuesto, causa una gran variación en la diversidad del edafón. A nivel de enseñanza universitaria se deberían tener claras unas características base del suelo en cuanto a su física, química, y taxonomía (consultar Métodos de Ecología Vegetal¹¹ para mayor información):

- *Física*: textura, densidad, velocidad de infiltración y percolación del agua, captación de agua gravitacional, humedad del suelo, potencial hídrico matricial del suelo, capacidad hídrica del suelo.

- *Química*: pH, conductividad eléctrica, potencial redox, capacidad de intercambio catiónico, saturación de bases, contenido y tipo de humus, materia orgánica, carbono total (y sus reservorios por tamaño), carbonatos y bicarbonatos, nitrógeno total (y sus diferentes formas como amonio, nitrato, nitrito, etc.), relación C/N, fósforo total y disponible, cationes (aluminio, calcio, magnesio, potasio, sodio), otros nutrientes (como manganeso, hierro, yodo), metales tóxicos (como cadmio, plomo, mercurio).

- *Taxonomía*: en base a diferencias en las características físico-químicas mencionadas, principalmente respecto a materia orgánica, así como al origen geológico de los suelos, existen diferentes métodos de taxonomía de suelos que son comparados por la FAO en su Base Referencial del Recurso Suelo 2014¹³.

A escala global, se ha encontrado que los principales factores edáficos determinando la abundancia y riqueza de todos los tipos de hongos del suelo son el pH y los contenidos de fósforo y calcio¹⁴, además de factores ambientales como la precipitación, temperatura promedio anual, distancia al Ecuador, régimen de fuego, y diversidad de plantas¹⁴. Estos factores edáficos son diferentes cuando se estudian grupos específicos de hongos,

por ejemplo, para las micorrizas arbusculares (subphylum Glomeromycotina¹⁵), además de la temperatura promedio anual y la precipitación, corresponden también al pH y al contenido de fósforo, pero además a los contenidos de nitrógeno y carbono orgánico¹⁶. A escala regional, pueden ser otros los factores edáficos afectando la abundancia y riqueza de diferentes tipos de hongos del suelo^{17,18,19}. La riqueza y abundancia de hongos, como las de cualquier tipo de organismos, se ven afectadas además por variables ambientales como la latitud, la precipitación, la temperatura^{14, 16}, y la altitud¹⁹, entre otros.

Biología de hongos – Nivel universitario.

Las características que los hongos comparten con otros eucariotas son: ADN con regiones codificantes y no-codificantes, organelos citoplasmáticos como la mitocondria, membranas que contienen esteroides, ribosomas (tipo 80S), y que almacenan carbono en compuestos como azúcares, disacáridos, y polisacáridos. Con los animales tienen en común que no poseen cloroplastos y son heterótrofos. Al igual que las plantas, los hongos tienen pared celular y vacuolas, y se reproducen sexual y asexualmente; como los helechos y los musgos, producen esporas; y como las algas y los musgos, usualmente tienen núcleos haploides. Los hongos superiores, los euglenoideos y las bacterias, producen el aminoácido L-lisina. La mayoría de los hongos crece en forma de células elongadas y filamentosas, que unidas producen una estructura llamada hifa, sin embargo las levaduras (hongos unicelulares) no producen esta estructura. Algunos hongos, al igual que ciertas especies de plantas y animales, son bioluminiscentes.

Algunas características únicas de los hongos son: algunas levaduras unicelulares se reproducen por esporulación o por fisión binaria. Algunos hongos dimórficos pueden cambiar entre estado de levadura y de hifa. Los hongos son los únicos organismos cuya pared celular está com-

puesta al mismo tiempo de glucanos (estos se encuentran en la pared celular de las plantas) y quitina (esta se encuentra en el exoesqueleto de los artrópodos). Los hongos producen metabolitos secundarios similares a los de las plantas. Según Tree of Life (<http://tolweb.org/fungi>), actualmente se reconocen varios phyla de hongos: Basidiomycota, Ascomycota, Glomeromycota, “zygomycota” (término en desuso, pues correspondía a un taxa parafilético), Blastocladiomycota, Chytridiomycota, y Neocallimastigomycota, así como otros phyla no clasificados. Estos phyla se han clasificado principalmente por caracteres morfológicos, y solo recientemente por diferencias genómicas, arrojando incluso hasta 18 phyla de hongos¹⁵.

Bioquímica del suelo – Nivel universitario.

Una de las herramientas más usadas para estudiar la actividad biológica en el suelo y las transformaciones de nutrientes dentro del suelo, es la cuantificación de la actividad enzimática. Específicamente, las enzimas se pueden clasificar de acuerdo a su localización: intra y extra-celular; y de acuerdo a su función: hidrolasas y oxidoreductasas²⁰. Las hidrolasas, como las polisacaridasas y las proteinasas, transforman sustratos macromoleculares en compuestos más pequeños. Las oxidoreductasas catalizan la transferencia de electrones de una molécula donante o reductora, hacia una molécula aceptora u oxidante. También se han desarrollado técnicas como GeoChip²¹ (<http://www.glomics.com/gch-tech.html>) que permiten cuantificar directamente los genes procariontes y eucariontes (hasta 180.000 genes) directamente relacionados con los ciclos del carbono, nitrógeno, fósforo, y azufre, además de genes relacionados con la asimilación de metales pesados, antibióticos, y compuestos tóxicos. Además de la cinética enzimática fúngica y expresión de genes fúngicos, cuantificar la biomasa de hongos en el suelo es vital para determinar su actividad bioquímica; esto se puede hacer mediante determinación de

ácidos grasos como PLFA y NLFA^{20, 21, 22, 23}. Mediante la cuantificación directa de cada una de sus formas químicas, o mediante el uso de métodos como isótopos estables, las transformaciones bioquímicas que mínimamente deberían medirse en el suelo y donde los hongos juegan un rol preponderante, corresponden a las de los ciclos de carbono, nitrógeno, fósforo, y azufre, que pueden ser consultadas en “Soil Biochemistry”²⁰ y He *et al*²¹, entre otros.

Introducción al suelo - Tomadores de decisiones.

Existen muchos tipos de suelos, que varían entre sí en pocos centímetros, y esto determina qué tanto crecerán las plantas (Tabla 1). Además, menos del 2% de las especies de hongos han sido estudiadas²⁵; de los hongos dependen el 92% de las plantas terrestres para su supervivencia, y diferentes tipos de hongos toleran y permiten que sus plantas simbioses toleren condiciones edáficas extremas, como exceso de aluminio o cantidades mínimas de fósforo disponible para plantas, como en el sur de Chile^{17,18,19}.

Introducción al suelo – Educación secundaria/ Público general.

En un sólo gramo de suelo pueden existir millones de bacterias y miles de hongos²⁶. Estos millones de microorganismos conviven en espacios y poros muy confinados del suelo, donde unos compiten y cooperan con los otros, formando redes tróficas. Diferentes características físicas (densidad, textura, cantidad de agua) y químicas (pH, carbono, nitrógeno, fósforo, entre otros nutrientes), influyen en qué tipo de microorganismos están presentes; estas características del suelo pueden variar en pocos centímetros. Existen diferentes tipos de hongos en cuanto a su morfología (macro y microscópicos) y funciones (descomponedores, simbioses, y parásitos), cuyas reacciones bioquímicas son fundamentales para la nutrición vegetal (Tabla 1).

ECOLOGÍA DE COMUNIDADES

Jerarquía e individualidad biológica – Nivel universitario.

La ecología se estudia a lo largo de la jerarquía biológica: desde los niveles genético, celular, y orgánico, hasta los niveles poblacional, comunitario, y ecosistémico. Este concepto es particularmente importante en los hongos, donde en muchos casos los límites entre niveles jerárquicos (por ejemplo entre organismos y poblaciones), no son claros. Así, deben tenerse en cuenta los siguientes conceptos cuando se habla de jerarquía biológica, particularmente en hongos.

- *Selección multinivel*: cuando la selección natural actúa simultáneamente por lo menos en dos niveles de la jerarquía biológica, y los entes de estos niveles cumplen los requisitos para que ocurra evolución por selección natural (variación fenotípica, éxito reproductivo diferencial, y heredabilidad²⁷), se habla de un proceso de selección multinivel^{28, 29}. Aunque la teoría de selección multinivel es un tema aun controversial en teoría evolutiva, son tres los argumentos que hacen ineludible pensar que este proceso ocurre en la naturaleza^{28, 29, 30}: i. la naturaleza abstracta del concepto de selección natural³¹, donde esta puede ocurrir en cualquier nivel jerárquico que cumpla los requisitos antes mencionados²⁷; ii. la existencia de la jerarquía biológica, y el hecho de que para alcanzar la alta complejidad de un gen o un organismo, la selección natural debió actuar primero en entes biológicos menos complejos (inferiores en la jerarquía ecológica); y iii. la abundante evidencia que comprueba empíricamente el proceso de selección multinivel^{28, 29, 30}.

- *Individualidad*: la definición de qué es un individuo en biología, no es un asunto trivial, particularmente en organismos clonales, simbioses fuertemente dependientes (como las plantas micoheterotróficas, por ejemplo, que dependen absolutamente de sus micorrizas), microbiomas, y colonias de insectos eusociales, entre otros^{32,33}. Sin

embargo, y teniendo en cuenta la misma naturaleza abstracta del concepto de selección natural^{30, 31}, podría simplemente decirse que un individuo es todo ente ubicado en un nivel de la jerarquía biológica (de genes a ecosistemas), que cumpla los requisitos para que ocurra evolución por selección natural (variación fenotípica, éxito reproductivo diferencial, y heredabilidad²⁷).

- *Diversidad, de genes a ecosistemas*: mencionando lo anterior, pareciera entonces lógico que la diversidad biológica se midiera en todos los niveles de la jerarquía biológica, desde genes a ecosistemas, aunque tradicionalmente el foco ha sido la diversidad de especies. Sin embargo, marcos conceptuales y herramientas estadísticas (índices de diversidad) recientes³⁴, permiten cuantificar la diversidad biológica a lo largo de la jerarquía biológica (<https://chao.shinyapps.io/iDIP/>).

Algunos ejemplos empíricos de selección multinivel en hongos se han registrado en hongos endofíticos^{35, 36}, levaduras^{37, 38, 39, 40}, y Ascomycetes filamentosos⁴¹. Dentro de los principales phyla de hongos, las micorrizas arbusculares (subphylum Glomeromycotina) presentan una biología celular bastante particular, ya que una célula puede tener decenas de núcleos, y el ADN de estos núcleos puede variar altamente^{41, 42}. Sanders 2002⁴¹ y Rosendahl 2008⁴², discuten sobre el concepto de individualidad en hongos, particularmente en micorrizas arbusculares: un individuo se puede definir tanto fisiológica como genéticamente⁴². El micelio que crece de una espora (sea sexual o asexual), o un fragmento de hifa, en términos físicos o fisiológicos, constituirán un individuo. Sin embargo, la unidad genética o evolutiva se constituirá por fragmentos de hifas o esporas genéticamente idénticas que surgen de la reproducción y que pueden o no estar conectadas espacialmente⁴². Un ejemplo bastante conocido de este fenómeno, donde fragmentos de hifas y cuerpos fructíferos genéticamente idénticos (es decir, un sólo individuo), que cubren grandes áreas, está dado por el

hongo parásito de plantas *Armillaria ostoyae*, que cubre un área de 890 hectáreas de bosques de *Sequoia sempervirens*, en Oregon, Estados Unidos⁴³. Una discusión que poco se ha dado respecto a la individualidad de hongos, corresponde a *¿qué es un individuo en las relaciones micorrícicas?*. Podría proponerse que existe un gradiente de individualidad: desde relaciones altamente dependientes entre sí, donde las plantas parasitan al simbionte micorrícico, como en las plantas micoheterotróficas^{44, 45, 46, 47} y obtienen sus nutrientes totalmente mediante el hongo y no mediante la fotosíntesis, pasando por las micorrizas arbusculares, hongos que dependen absolutamente de la planta (simbiosis obligada), que siempre tienen una relación mutualista con la misma, y de los que no se conocen especies de vida libre¹⁶, hasta las ectomicorrizas, que bajo ciertas condiciones climáticas, edáficas, o de interacciones biológicas pueden pasar a ser hongos parásitos o saprofitos^{48, 49, 50, 51, 52, 53, 54, 55}. Finalmente, pareciera que no se ha implementado una cuantificación de la diversidad fúngica en los diferentes niveles de la jerarquía biológica³⁴.

Diversidad alfa – Nivel universitario.

La diversidad alfa es la diversidad de especies promedio en sitios o hábitats (o muestras) a escala local⁵⁶. En contraste, la diversidad beta corresponde a la relación entre la diversidad local y regional de especies, y la diversidad gamma corresponde a la diversidad total de especies a escala de paisaje⁵⁶. Aunque usualmente se reportan índices de diversidad como Shannon (H') y Simpson (1-D1) como medida de diversidad alfa, estos índices corresponden más a una medida de estructura comunitaria, ya que su cálculo considera simultáneamente la abundancia y la riqueza de especies⁵⁶. Algunas medidas que reflejan mejor la diversidad alfa son: la riqueza de especies, la contribución alfa, beta, y gamma al índice de Simpson (1-D1)⁵⁶, los perfiles de Rényi⁵⁶, y el número efectivo de especies o índice Chao³⁴ (<https://chao.shinyapps.io/iDIP/>). Respecto a la literatura de diversidad fúngica, nor-

malmente son reportados índices como riqueza, Shannon (H') y Simpson (1-D1), entre otros, tanto a escala global^{14, 16}, como local^{17, 18, 19}.

Otros tipos de diversidad – Nivel universitario.

Las comunidades biológicas, y particularmente las comunidades de microorganismos como los hongos del suelo, poseen una gran complejidad intrínseca. Es así que, para caracterizar una comunidad fúngica no es suficiente con cuantificar la diversidad alfa, las siguientes propiedades o tipos de diversidad también debieran considerarse.

- Estructura comunitaria: hace referencia a un índice o parámetro estadístico que incorpora simultáneamente la riqueza (número de especies) y abundancia (número de individuos por cada especie) de una comunidad biológica⁵⁶. Algunos de los índices de estructura comunitaria más comúnmente usados, incluyen⁵⁶: Shannon (H'), Simpson (1-D1), Simpson inverso (D2), Equitatividad (E'), y Berger (BP). Las diferencias entre estructuras comunitarias de diferentes sitios o muestras se pueden cuantificar mediante distancias ecológicas como la distancia Euclidiana, Bray-Curtis, y Kulczynski⁵⁶. Además, la estructura comunitaria se puede cuantificar por modelos de ordenación multidimensionales, que son más precisos y capturan de mejor forma la complejidad comunitaria, comparados a los índices de diversidad. Algunos de los modelos de ordenación más usados, incluyen⁵⁶: análisis de componentes principales (PCA), escalamiento multidimensional no-métrico (NMDS), análisis de redundancia basado en distancia (db-RDA), y análisis de correspondencia canónica (CCA). La mayoría de los estudios ecológicos de diversidad fúngica del suelo incorporan una o varias de estas medidas de estructura comunitaria^{14, 16, 17, 18, 19}, aunque estudios desde disciplinas como la agronomía y la geología, suelen usarlos menos^{19, 57}.

- *Diversidad funcional*: se puede definir como “un componente de la diversidad que generalmente se refiere al rango de cosas que los organismos ha-

cen en las comunidades o en ecosistemas⁵⁸. Usualmente, para cuantificar la diversidad funcional, se miden una serie de caracteres funcionales dentro de cada población componiendo una comunidad⁵⁶, y se calculan varios índices de cómo varía este carácter dentro y entre comunidades⁵⁶. Sin embargo, en comunidades microbianas, como las comunidades de hongos del suelo, se dificulta medir caracteres, por lo que desde un principio se ha acudido a cuantificar el consumo microbiano de nutrientes como el carbón y otros (técnica BioLog⁵⁹), su actividad enzimática, la presencia de genes funcionales (técnica GeoChip²¹ o secuenciación de los genomas completos de todos los microorganismos⁶⁰), y más recientemente la medición en el suelo de ciertas ‘omics’, como metatranscriptómica y metaproteómica⁶⁰.

- *Diversidad filogenética*: medida de diversidad que incorpora diferencias filogenéticas entre especies. Corresponde “a la suma de las longitudes de todas las ramas [de un cladograma o árbol filogenético] que son miembros de la ruta de extensión mínima [distancia mínima entre dos nodos] correspondiente”⁶¹. En términos sencillos, la diversidad filogenética cuantifica si el árbol filogenético local de una comunidad tiende a tener muchas o muy pocas especies hermanas; es muy plausible que las especies hermanas tengan funciones y nichos ecológicos similares. Por ejemplo: si tenemos una comunidad A y una comunidad B, donde la comunidad A se compone de cinco especies inmediatamente emparentadas, y la comunidad B se compone de cinco especies muy poco relacionadas filogenéticamente, aunque estas dos comunidades tendrán la misma riqueza, serán en todo caso comunidades muy diferentes; esta diferencia es cuantificada por medidas de diversidad filogenética. El índice de diversidad filogenética más comúnmente utilizado corresponde al Faith’s Phylogenetic Diversity (PD), pero existen muchos otros^{56, 61}. La diversidad filogenética se ha usado ampliamente en macro-organismos como indicador de procesos ecosistémicos⁵⁶, y se está empezando a usar en hongos del suelo⁶².

- *Redes de co-ocurrencia*: si en una comunidad, las abundancias de dos especies están siempre altamente correlacionadas, se dice que estas especies co-ocurren⁶³. Así, por ejemplo, si la abundancia de la especie x está directamente relacionada con la abundancia de la especie y, e inversamente relacionada con la abundancia de la especie z, se dice que las especies x y y co-ocurren (o tienen interacciones ecológicas positivas o cooperativas), mientras que las especies x y z se repelen (o tienen interacciones ecológicas negativas o de competencia). Este tipo de análisis de redes de interacciones ecológicas en microorganismos es muy reciente, y sus bases conceptuales están dadas en Barberán et al 2012⁶³, Berry&Widder 2014⁶⁴, Williams et al 2014⁶⁵ y Morales-Castilla et al 2015⁶⁶. Sólo recientemente esta aproximación se ha usado en microbiomas humanos⁶⁷, y en bacterias del suelo tras regímenes de fuego⁶⁸.

Preguntas en ecología de comunidades fúngicas – Nivel universitario.

Al realizar estudios de ecología de comunidades de hongos del suelo, son muchas las preguntas que pueden surgir, por ejemplo *¿qué variables climáticas, edáficas, y bióticas (de otros organismos y de hongos) afectan uno o más tipos de diversidad (alfa, funcional, y filogenética, y estructura y redes) de hongos del suelo?* Se pueden incluir una, varias, o todas las variables climáticas, edáficas, y bióticas, y una, varias, o todas las medidas de diversidad, de uno, varios, o todos los grupos de hongos del suelo. Se pueden clasificar los hongos del suelo en gremios funcionales (patógenos de plantas, animales, y hongos; micorrizas arbusculares, ectomicorrizas, micorrizas ericoides, y líquenes; saprófitos, podredumbre blanca, y podredumbre marrón), mediante métodos bioinformáticos⁶⁹, y formular estas preguntas sobre los gremios fúngicos de interés. Cualquiera sea la pregunta, deben tenerse en cuenta las siguientes consideraciones mínimas respecto al muestreo y análisis de datos, especialmente cuando se trabaje en metagenómica de hongos del suelo.

- *Muestreo de suelos para análisis físico-químicos*: dependiendo de los objetivos de estudio, se pueden realizar varios tipos de muestreo de suelo. En primer lugar, se debe examinar qué fase del ambiente edáfico se va a examinar: el suelo sensu stricto ('bulk soil', es decir, el suelo que no está influenciado por la presencia de raíces); el suelo rizosférico (el suelo que rodea las raíces; al hacer muestreo, se puede decir que es el suelo que queda pegado a las raíces); y el compartimento endofítico (bacterias y hongos que están dentro de la raíz). Así mismo, se debe evaluar qué horizonte u horizontes del suelo se analizarán: O (orgánico), A (el más comúnmente analizado), E, B, C, o R. Por lo general, la mayoría de muestreos se centran en el bulk soil y en el horizonte A; pero de nuevo, esto dependerá de la pregunta de estudio. Respecto a cuántas muestras se deben procesar, una opción es analizar cada muestra de forma independiente, y otra opción es una muestra mixta por parcela. Esto también dependerá de la pregunta, pero lo importante es siempre tener al menos tres réplicas. Como ejemplo: si se muestrean 10 lugares al azar en 10 parcelas, bajo el muestreo independiente se obtienen 100 muestras (sin réplicas biológicas), o 300 muestras (con réplicas biológicas); si en las mismas 10 parcelas se hacen muestras mixtas, se obtienen 10 muestras en total, o 30 muestras incluyendo réplicas biológicas. Cuando se hace una muestra mixta (mezclando muy bien las submuestras de suelo), es indispensable realizar las réplicas técnicas (que se obtienen después de mezclado el suelo), ya que la variación puede ser alta. Los análisis físico-químicos clásicos de suelo son: potencial Redox, pH, conductividad eléctrica (estos tres se suelen medir con un mismo instrumento, pHmetro), porcentaje de C y N (mediante CN Analyzer), P total, P disponible para plantas, Al, Ca, K, Na, y Mg (mediante ICP-OES, inductively coupled plasma atomic emission spectroscopy); se pueden medir otros elementos como Cd, Fe, y Mn¹¹, también mediante ICP-OES. Los análisis de suelo, en su mayoría, se hacen sobre suelo secado a tempe-

ratura ambiente, tamizado, y en algunos casos procesado a partículas finas¹¹.

- *Muestreo de suelos para extracción de ADN fúngico*: debe corresponder, obviamente, al mismo tipo de muestreo y a la misma muestra seleccionada para análisis químico de suelos, de tal forma que la estructura comunitaria de hongos se pueda relacionar con las variables físico-químicas del suelo. Las muestras para extracción de ADN deben estar lo más frescas posible (inmediatamente después del trabajo de terreno), conservadas con golpe de nitrógeno líquido y a -80°C (especialmente si se realizarán otros procedimientos como metaproteómica o metatranscriptómica⁶⁰). Muestreos para actividad enzimática o consumo de nutrientes difieren¹¹. Si el objetivo es solamente extraer ADN fúngico (y no ADN de otros organismos, o muestreo para otros análisis), también es posible secar y conservar el suelo tamizado (a 2 mm) mediante sílica gel^{14, 16}.

- *¿Qué plataforma de secuenciación utilizar?*: la respuesta corta, al menos para metagenómica de hongos del suelo (acá es importante la especificidad), es Illumina, ya sea Illumina Miseq (principalmente) o Illumina Hiseq⁷⁰. Los detalles del porqué se encuentran en los Field Guides para NGS de The Molecular Ecologist (<http://www.molecularecologist.com/2016/03/2016-ngs-field-guide-preview/>), donde se muestra que cada año van cambiando un poco las plataformas, aunque en general, Illumina es la que más fuerza ha tomado en los últimos años (sin embargo, ver discusiones y pruebas en hongos del suelo de plataformas muy recientes como PacBio e IonTorrent⁷¹). La pirosecuenciación (454-pyrosequencing) también tuvo su auge, pero su uso se ha descontinuado. La relación costo/No. Secuencias de Illumina es bastante buena, al igual que la calidad del trabajo producido. Illumina genera archivos de extensión .fastq, donde además del ID de la secuencia y la secuencia, se presenta un indicador de la calidad de lectura de cada una de las bases (i.e., una serie de indicadores que dan

cuenta de la calidad de detección de cada base respectiva, en el mismo orden de la secuencia). Esto permite hacer controles de calidad más estrictos que en otras plataformas.

- *¿Qué región del ADN fúngico utilizar?*: al estudiar comunidades de hongos, las regiones típicamente utilizadas son: LSU, ITS1, ITS2, SSU, y gen de tubulina, entre otros. Algunas de éstas regiones (SSU rRNA) han servido, por ejemplo, tanto para sistemática filogenética como para ecología de comunidades de subphylum como Glomeromycotina^{16, 72}, que tiene su base de datos moleculares propia (<https://maarjam.botany.ut.ee>). Otros marcadores como el ITS1 o el LSU en general sirven bastante bien para Ascomycota, Basidiomycota, zygomycota e incluso Chytridiomycota, pero no para Glomeromycotina. Hasta hace muy poco, pareciera que no se tenía una región que fuera igualmente buena para todos los phyla de hongos, y que en general no se pudiera hacer una ecología molecular de comunidades de hongos. Trabajos recientes^{73, 74}, dan cuenta que la región más indicada para reflejar toda la diversidad fúngica comunitaria, es el ITS2. El marcador molecular reverse sugerido para la región ITS2 es el ITS4, los marcadores moleculares forward sugeridos para esta región son el fITS7 y gITS7⁷⁵, los que pueden ser utilizados de forma independiente, o al mismo tiempo (ésta última opción es recomendada para lograr una mayor exactitud de secuenciación). La base de datos UNITE (<https://unite.ut.ee/>), agrupa los datos moleculares de todos los tipos de hongos que se encuentran en múltiples bases de datos moleculares, y se basa en la región ITS (tanto ITS1 como ITS2)⁷⁴.

- *Bioinformática*: el pipeline bioinformático para analizar secuencias de ITS fúngico (ITS1 e ITS2) provenientes específicamente de la plataforma Illumina Miseq se denomina PIPITS^{69, 76} (tutoriales en: <https://github.com/hsgweon/pipits> y en: <https://github.com/UMNFuN/FUNGuild>).

- *Análisis estadísticos de comunidades*: dependerán enormemente de los objetivos de estudio. Pero

hay algunos parámetros descriptivos básicos, como índices de diversidad, perfiles de Rényi, ordenaciones, y Test de Mantel⁵⁶. Primero, es primordial hacer curvas de acumulación (exactas o randomizadas) de especies, ya sea totales, por muestra, o de acumulación de individuos, para examinar si el muestreo fue exitoso⁵⁶. Se recomienda además hacer un gráfico de dispersión donde en el eje X esté el número de secuencias y en el eje Y el número de OTUs (operational taxonomic units); si la relación es positiva, primero se deben estandarizar los datos por rarefacción antes de proseguir. Si la relación no es significativa se puede trabajar con la misma matriz. Los índices de diversidad básicos son: riqueza de especies (S), contribución alfa, beta, y gamma al índice de Simpson (1-D1)⁵⁶, perfiles de Rényi⁵⁶, número efectivo de especies o índice Chao³⁴, Shannon (H'), Simpson (1-D1), Simpson inverso (D2), Equitatividad (E'), y Berger (BP), los que se pueden calcular siguiendo instrucciones en Kindt & Coe 2005⁵⁶. Aunque poco utilizados, los perfiles de Rényi permiten ver gráficamente la diversidad alfa y la equitatividad o igualdad entre varios sitios/muestras, mostrando qué tan equitativamente se distribuye la abundancia entre las especies (contrario a dominancia)⁵⁶. La diversidad alfa expresada por estos perfiles está directamente relacionada con la riqueza, y con los índices de Simpson y Shannon. La elección de modelos de ordenación sin restricción (PCA y NMDS, se usan cuando sólo se tiene la matriz de abundancia de especies por sitio/muestra) y restringidos (db-RDA y CCA, se usan cuando además de la matriz de especies se tiene una matriz de variables ambientales), depende de qué tan bueno fue el muestreo, de la cantidad y tipo de variables ambientales (climáticas-edáficas) medidas, y de la filosofía estadística a utilizar (si se aboga por modelos que dejan nada sin explicar, como los restringidos, o si se deja abierta la posibilidad para fenómenos no explicados, como los modelos sin restricción). El test de Mantel estándar y el test de Mantel parcial, respectivamente, permiten ver la relación entre la distancia geográfica y la

distancia ecológica, y entre la distancia ambiental y la distancia ecológica⁵⁶. Entendiéndose las distancias ecológicas y ambientales, como medidas de disimilaridad (Euclidiana y/o Bray-Curtis por lo general) entre sitios/muestras, medidas dadas por su matriz comunitaria y matriz ambiental, respectivamente⁵⁶. Los métodos de cálculo de diversidad funcional y filogenética se encuentran en Swenson 2014⁷⁶; la forma de graficar y calcular redes de co-ocurrencia se encuentra en Barberán *et al* 2012⁶³, Berry & Widder 2014⁶⁴, Williams *et al* 2014⁶⁵ y Morales-Castilla 2015⁶⁶. Los análisis estadísticos de preguntas específicas en ecología de comunidades, se pueden realizar mediante regresiones lineales simples o múltiples, ANOVAs, MANOVAs, Test de medias, Test de Tukey, modelos lineales simples o mixtos, GLM, inferencias bayesianas, modelos de árboles de decisiones, inferencias multimodelo, modelos no-paramétricos, modelamiento estructurado de ecuaciones, entre otros⁵⁶. Algunos de los paquetes estadísticos más comúnmente utilizados para realizar este tipo de análisis, corresponden a vegan, BiodiversityR, ape, MASS, gam, randomforest, sem, car, vegan, ggplot2, phytools, abind, geiger, picante, nlme, ecodist, y ade4, entre muchos otros, del software estadístico R Studio⁷⁷. Algunos manuales estadísticos de estos métodos son: Kindt & Coe 2005⁵⁶, Swenson 2014⁷⁶, Wickham 2016⁷⁸, Albert 2007⁷⁹, Stevens 2009⁸⁰, Ebbert & Hothorn 2011⁸¹ y Paradis 2012⁸².

Ecología de comunidades - Tomadores de decisiones.

De acuerdo a tratados y convenios internacionales a los que la mayoría de los países se han suscrito, como el Convenio sobre la Diversidad Biológica de las Naciones Unidas (ONU; 1992)⁸³, el Tratado Internacional sobre los Recursos Fitogenéticos para la Alimentación y la Agricultura de la Organización para la Agricultura y la Alimentación (FAO) de la ONU (2001)⁸⁴, o los Objetivos de Desarrollo Sostenible de la ONU (2015)⁸⁵, la diversidad biológica implica o incluye la diversidad a niveles

genético, orgánico, poblacional, comunitario, y ecosistémico. Por ende, la ‘diversidad biológica’, incluyendo la de los hongos, en el escenario de derecho internacional al que suscriben los países, debe estudiarse y conservarse en todas estas escalas.

Ecología de comunidades - Educación secundaria/Público general.

Al público general debe simplemente explicarse el concepto de la jerarquía biológica, e indicársele que la biodiversidad se cuantifica desde genes hasta ecosistemas. Como ejemplo particular de los hongos, se puede indicar que un sólo individuo de hongo (*Armillaria ostoyae*) cubre un área de 890 hectáreas de bosques de *Sequoia sempervirens*, en Oregon, Estados Unidos⁴³, es decir, que su diversidad genética y orgánica en dicha área es muy baja, pero en dicha área cubre una gran diversidad ecosistémica. O ejemplos mencionados anteriormente, como en las micorrizas arbusculares, donde una sola espora puede tener decenas de núcleos, y el ADN de estos núcleos puede variar altamente^{41, 42}, es decir, puede existir una alta diversidad genética y baja diversidad orgánica (una sola espora), aunque en general los niveles de endemismo de las micorrizas arbusculares son bastante bajos a escala global¹⁶.

INTERACCIONES DEL EDAFÓN

Interacciones de hongos con otros hongos – Nivel universitario.

Las interacciones entre diferentes gremios funcionales (patógenos de plantas, animales, y hongos; micorrizas arbusculares, ectomicorrizas, micorrizas ericoides, y líquenes; saprófitos, podredumbre blanca, y podredumbre marrón) de hongos del suelo, por lo general han sido poco estudiadas. Para las micorrizas, algunas propuestas dan cuenta de sus interacciones y patrones biogeográficos^{86, 87}, recientemente² se ha descrito que el 72,0% de las plantas vasculares tienen asociaciones con mico-

rizas arbusculares, el 2% con ectomicorrizas, el 1.5% con micorrizas ericoides, el 10% con micorrizas orquíoides, el 7% de las plantas vasculares pueden o no asociarse con micorrizas arbusculares, y sólo el 8% de las plantas vasculares viven sin micorrizas². En escala evolutiva, las micorrizas arbusculares aparecieron primero^{2,3}, hace aproximadamente unos 450 millones de años², mientras que las ectomicorrizas aparecieron hace unos 145,5 millones de años². Y aunque los hongos micorrícicos arbusculares son tan solo aproximadamente 300 especies¹⁶ (<http://www.mycobank.org/>), hacen simbiosis con el 72% de las plantas vasculares², mientras que los hongos ectomicorrícicos son >20.000 especies⁸⁷, pero hacen simbiosis con tan solo el 2% de las plantas vasculares² que en todo caso corresponden a bosques de Pinaceae, *Nothofagus*, y otros tipos de vegetación muy extendida tanto en el hemisferio norte, como en el sur, respectivamente. En consecuencia, los hongos micorrícicos arbusculares se caracterizan por ser más antiguos^{2,3}, tener una baja diversidad y endemismo¹⁶, baja especificidad de la simbiosis, pero por estar asociados con la mayoría de plantas vasculares²; en contraste, las ectomicorrizas son más recientes, presentan una alta diversidad, endemismo, y especificidad de la simbiosis^{14, 87}, pero se asocian sólo con el 2,0% de las especies de plantas vasculares terrestres² (que cubren grandes extensiones en ambos hemisferios).

Como se señaló anteriormente, bajo ciertas condiciones las ectomicorrizas pueden pasar a ser hongos saprofitos, a competir con los hongos saprofitos (degradando los mismos componentes de la materia orgánica del suelo), y/o a parasitar a las plantas hospederas^{48, 49, 50, 51, 52, 53, 54, 55}. Recientemente se ha descrito que bajo escenarios de disturbios ambientales, los hongos parásitos de plantas se verían favorecidos sobre las ectomicorrizas y los hongos saprofitos¹⁷. Finalmente, los hongos que parasitan a otros hongos han sido muy poco estudiados⁸⁸.

Interacciones de hongos con plantas – Nivel universitario.

Las interacciones de los hongos del suelo con las plantas se circunscriben dentro de las tres grandes funciones ecológicas de los hongos en ecosistemas terrestres: descomposición, simbiosis, y parasitismo. Para entender los mecanismos fisiológicos y ecológicos de la descomposición de la materia orgánica y litera por parte de hongos, se puede consultar Berg & Laskowski 2006⁸⁹, Berg & McClougherty 2014⁹⁰ y Graça *et al* 2005⁹¹; algunas generalidades de la simbiosis micorrícica se encuentran en Varma 2008⁹² y Smith & Read 2008⁹³, o en Varma *et al* 2017⁹⁴ respecto a su fisiología, en Varma *et al* 2017⁹⁵ sus funciones generales, o en Wu 2017⁹⁶ sus funciones de tolerancia que confiere a la planta respecto a estresores ambientales como sequía, toxicidad, parasitismo, entre otros. Algunas generalidades de los mecanismos de parasitismo de hongos a plantas se pueden consultar en Mendgen *et al* 1996⁹⁷, Dean *et al* 2012⁹⁸ y Doehlmann 2017⁹⁹. Una línea de investigación reciente, concierne al efecto de la estructura y tipo de asociación micorrícica de la comunidad vegetal, sobre la química edáfica y diversidad de hongos del suelo, sus patrones biogeográficos, y sus funciones ecosistémicas^{100, 101, 102, 103, 104, 105, 106}. Otra línea reciente de investigación está dada por el efecto facilitador que algunas especies de ectomicorrizas tendrían en las invasiones biológicas de plantas como *Pinus* y otros, siendo tanto los simbiosiontes vegetales como los hongos, considerados como especies invasoras^{107, 108, 109, 110, 111}.

Interacciones de hongos con Bacteria, Archaea, animales – Nivel universitario.

La micorizósfera es el compartimento del suelo donde ocurren la mayoría de las interacciones edáficas entre hongos, bacterias, y ocasionalmente organismos del Reino Archaea^{92, 93, 94, 95, 96}. Aunque la mayoría de estas interacciones se han reportado como positivas, por ejemplo al promover el crecimiento vegetal^{112, 113}, también algunas interaccio-

nes bacterias-hongos causan patogénesis¹¹⁴, y en todo caso están circunscritas dentro de una red trófica más amplia y compleja, que incluye a animales de gran importancia ecológica en los ciclos de nutrientes del suelo, como los nemátodos¹¹⁵ y lombrices de tierra^{116, 117, 118, 119}. En general, mediante mecanismos como el *quorum sensing* y la integración fisiológica de las bacterias a las funciones de la simbiosis micorrícica (células bacterianas siendo transportadas dentro de las hifas¹²⁰), se puede entender la rizósfera completa, incluyendo plantas, hongos, bacterias, y otros microorganismos, como un meta-organismo¹²¹; esta interacción es vital, ya que se ha demostrado que por ejemplo, los hongos promueven la toma de nutrientes y agua por parte de bacterias en ambientes muy secos¹²². En cuanto a las interacciones entre hongos micorrícicos y herbívoros, parece no haber un patrón universal, puesto que se han observado tanto efectos positivos como negativos de diferentes tipos de micorriza sobre la intensidad y tipo de herbivoría^{123, 124, 125}.

Interacciones del edafón – tomadores de decisiones.

La rizósfera es un compartimento complejo del suelo donde raíces de plantas, hongos, bacterias, y otros microorganismos del suelo interactúan de forma compleja. Específicamente, los hongos descomponen hojas, materia orgánica, y organismos muertos contribuyendo al ciclo de nutrientes; también hacen simbiosis con las raíces de las plantas, denominadas micorrizas, que son vitales para la nutrición vegetal, ya que de esta simbiosis depende el 92% de las plantas terrestres²; y parasitan animales, plantas, y a otros hongos (Tabla 1).

Interacciones del edafón – Educación secundaria/Público general.

La rizósfera consiste en el suelo que está inmediatamente alrededor de las raíces de las plantas terrestres; en este compartimento del suelo, una gran cantidad de interacciones ecológicas ocurren entre plantas, animales, hongos, bacterias, y otros

microorganismos del suelo: interacciones positivas o de cooperación o mutualismo, como ocurre entre hongos del suelo y raíces de la planta, al formar una micorriza, donde ambos organismos dependen en su supervivencia del otro, u otras interacciones positivas como entre micorrizas y bacterias, que ayudan a promover el crecimiento vegetal^{112, 113}, pero también interacciones negativas, como el parasitismo de hongos hacia animales, plantas, y otros hongos. Adicionalmente, los hongos constituyen el principal reciclador a nivel ecosistémico, al descomponer las hojas que se caen de los árboles o litera, y permitir a estos nutrientes regresar a la planta.

BIOGEOQUÍMICA

Transporte a larga distancia, formación del suelo – Nivel universitario.

Aunque los ciclos biogeoquímicos usualmente se estudian a escala de micro-cuenca, teniendo en cuenta principalmente entradas atmosféricas como la precipitación (mayormente en forma de lluvia; menos estudiada en forma de nieve y neblina), existen otras entradas atmosféricas, como el transporte de aerosoles y partículas a largas distancias, y el vulcanismo e incendios, que pueden estar influenciando enormemente la dinámica de nutrientes del ecosistema, y que poco han sido estudiados¹²⁶. Es así que, los aportes de nutrientes a un ecosistema particular local, pueden estar vinculados a fenómenos de escala global. Por ejemplo, para el sur de Chile (entre 40°S a 42°S), el aporte de aerosoles y sales marinas disueltas, en la masa de aire que constituye la corriente circumpolar antártica, es de gran importancia, particularmente en la Cordillera de la Costa¹²⁶. Un ejemplo clásico de transportes a larga distancia, se registra en ecosistemas tropicales, donde la arena del Sahara es transportada en grandes cantidades hasta ecosistemas como arrecifes coralinos del Caribe, o a bosques de la intersección Andes-Amazonas en Ecuador, donde estos bosques derivan gran parte de su calcio,

magnesio, y potasio, de esta arena¹²⁷. Otro aporte de nutrientes particularmente importante para el sur de Chile, está dado por eventos volcánicos e incendios¹²⁶, que tampoco han sido muy considerados en el modelado de la dinámica de nutrientes de los ecosistemas terrestres. Falta comprender la interacción entre estos procesos y la diversidad y funciones de los hongos del suelo.

La meteorización biogénica es el proceso físico-químico, mediante el cual las rocas son degradadas por la acción directa o indirecta de la biota¹²⁸. En el caso particular del suelo, las rocas degradadas corresponden al material parental (corteza terrestre), cuya composición mineral varía alrededor del planeta, pero del que hasta hace apenas dos décadas se pensaba que era degradado o meteorizado solamente por procesos físicos y químicos¹²⁸. Sin embargo, la meteorización del material parental depende en gran medida del edafón o biota del suelo, particularmente de hongos micorrícicos¹²⁶, especialmente en ecosistemas desarrollados, como bosques maduros de lento crecimiento. Durante la sucesión biológica y antes de alcanzar un estado de madurez, sin embargo, se ha demostrado que otros organismos como bacterias y archaeas también son capaces de meteorizar el material parental¹²⁹. Para los hongos micorrícicos, la meteorización biogénica puede implicar (proceso activo) o no (proceso pasivo), un gasto energético; se implica un gasto energético cuando el proceso se realiza activamente mediante producción de ácidos orgánicos o transporte de agua en las hifas (por genes de aquaporinas), siendo este proceso más común cuando los nutrientes en el suelo son escasos¹³⁰, mientras que el proceso es pasivo, principalmente mediante la liberación de metabolitos secundarios (como ácidos y desechos de diferente tipo) tanto del hongo como de la planta, proceso que ocurre principalmente cuando el suelo no presenta deficiencia de nutrientes¹³⁰. En un trabajo reciente de meteorización biogénica por micorrizas a escala global, se ha descubierto que las ecto-

micorrizas en general tienen mayor capacidad de meteorizar el material parental que las micorrizas arbusculares¹³⁰. En Chile, existen proyectos en curso encaminados a entender cómo, mediante procesos como la meteorización biogénica del material parental por parte de las micorrizas, los hongos ayudan a la formación del suelo y a dar forma a la superficie terrestre (<http://earthshape.net>).

Integración de diversidad fúngica a ciclos de C, N, P, y otros nutrientes – Nivel universitario.

El estudio de los ciclos biogeoquímicos implica diversas áreas: ciencias del suelo, bioquímica, y ecología de comunidades. Una aproximación ecosistémica para entender cómo la diversidad afecta y es afectada por diversos procesos biogeoquímicos, debiera integrar holísticamente estas áreas. Sin embargo, este no suele ser el caso. Usualmente, desde las ciencias del suelo (agronomía, geología), poco se tienen en cuenta diferentes medidas de diversidad microbológica y en general lo complejo y multidimensional de una comunidad microbológica; desde la bioquímica el foco suelen ser procesos de diversidad funcional, sin tener en cuenta procesos o reglas de ensamblaje comunitario de los microorganismos que lleven a diversas funciones (o sus redundancias); y desde la ecología de comunidades del edafón no se suelen mirar las otras dos áreas mencionadas. La gran mayoría de la investigación en estas áreas diversas, se ha dado estableciendo correlaciones que no necesariamente implican relaciones causales en diferentes escalas de estudio (suelo, fisiología/bioquímica, diversidad, ecosistemas). Recientemente, se han definido 63 prioridades de investigación en ecología del suelo, que podrían dar luces de cómo integrar estas áreas diversas¹³¹, particularmente se ha preguntado sí:

- ¿Se pueden mejorar los modelos de los procesos biogeoquímicos al incluir información referente a los organismos del suelo presentes?¹³¹
- ¿Se pueden predecir las funciones ecosistémicas a partir de la composición de caracteres de las comunidades del suelo?¹³¹

- ¿Cómo contribuye la biodiversidad del suelo y las interacciones ecológicas en el suelo a múltiples servicios ecosistémicos, como el secuestro de carbono, la supresión de enfermedades, y el mantenimiento de la biodiversidad aérea?¹³¹

Estas preguntas apuntan a direcciones de investigación. Por ejemplo, en un meta-análisis de literatura publicada¹³² se modelaron diferentes flujos de los ciclos del carbono y del nitrógeno, y se descubrió que al incluir diferentes medidas de diversidad microbiana (algunas de las vistas acá: estructura comunitaria, diversidad alfa, diversidad funcional), los modelos explicando cada flujo tenían mayor poder explicativo comparados a modelos que sólo incluían variables ambientales y edáficas. Así mismo, se señalan algunas de las vías para relacionar causalmente las diferentes mediciones realizadas¹³³: las variables ambientales/edáficas se relacionan directamente al flujo biogeoquímico medido, así como a los diferentes tipos de diversidad; las diversidades alfa y filogenética se pueden relacionar a la estructura comunitaria y a sus redes de interacciones ecológicas (que constituyen propiedades emergentes de la comunidad); y estas últimas se pueden relacionar a una o más medidas de diversidad funcional microbiana, que finalmente tendrá un mayor impacto sobre el flujo biogeoquímico medido que los otros tipos de diversidad¹³³. Específicamente, para el caso de los hongos del suelo, como las micorrizas, recientes propuestas han surgido en cómo integrar su diversidad, especialmente diversidad funcional, a diversos procesos biogeoquímicos¹³⁴, con aplicaciones en agroecosistemas¹³⁵, o en ecosistemas urbanos¹³⁶.

Biogeoquímica - Tomadores de decisiones.

La diversidad biológica se mide desde los genes hasta los ecosistemas, con diferentes métricas, y no consiste sólo en el número de especies sino que además incluye su abundancia, su historia evolutiva, y la diversidad de sus funciones. Una línea de investigación reciente busca entender cómo estas

diferentes formas de medir la diversidad biológica, afectan y son afectadas por los ciclos y reciclaje de nutrientes en los ecosistemas terrestres, donde los hongos juegan un rol fundamental (Tabla 1). Así mismo, los hongos del suelo son vitales en dar forma al suelo, mediante la degradación de las rocas que constituyen la corteza terrestre.

Biogeoquímica - Educación secundaria/Público general.

Los hongos del suelo, como las micorrizas y los hongos descomponedores de hojas y materia orgánica, son de vital importancia para el transporte, reciclaje, y aprovechamiento de nutrientes esenciales (carbono, nitrógeno, fósforo, potasio, sodio, magnesio, entre otros) para las plantas, animales, y otros organismos (Tabla 1). Los hongos del suelo también ayudan a su formación, mediante la degradación de las rocas de la corteza terrestre.

CONCLUSIÓN

Aunque los roles de los hongos en los ciclos de nutrientes están bien documentados, los conceptos y marcos teóricos relacionados a dichos roles se suelen enseñar, en todos los niveles de formación y públicos, de forma dispersa entre diferentes áreas del conocimiento. Debiera entonces existir una visión holística de los procesos biogeoquímicos, y del rol de los hongos en los mismos, que integre conceptos base de física y química del suelo, además de bioquímica de diferentes procesos edáficos, con un conocimiento un poco más especializado sobre la ecología de comunidades de hongos del suelo y las diferentes medidas de diversidad y estructura microbiana, para finalmente llegar a un conocimiento avanzado de las interacciones ecosistema-plantas-suelo. La comprensión de los roles ecológicos de los hongos en el suelo, debería partir de la base de que estos afectan y son afectados tanto por las características físico-químicas del suelo, como por los procesos biogeoquímicos, debiera darse en un contexto holístico de integración multidisciplinar, y el nivel de

especialización del conocimiento debiera darse hacia niveles superiores de la jerarquía biológica, es decir, conocer más en detalle la ecología de ecosistemas y comunidades que la de poblaciones y organismos.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco financiación de la Beca de Doctorado Nacional CONICYT (Folio No. 21150047).

REFERENCIAS

1. **Brundrett MC.** Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytol.* 2002; 154(2):275-304. DOI: 10.1046/j.1469-8137.2002.00397.x
2. **Brundrett MC, Tedersoo L.** Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. *New Phytol.* 2018; (en prensa). DOI: 10.1111/nph.14976
3. **Strullu-Derrien C, Selosse MA, Kenrick P, Martin FM.** The origin and evolution of mycorrhizal symbioses: from palaeomycology to phylogenomics. *New Phytol.* 2018; (en prensa). DOI: 10.1111/nph.15076
4. **Hawksworth DL, Lücking R.** Fungal diversity revisited: 2.2 to 3.8 million species. *Microbiol. Spectrum* 2017; 5(4):1-17. DOI: 10.1128/microbiolspec.FUNK-0052-2016
5. **Robledo GL, Rajchenberg M.** South American polypores: first annotated checklist from Argentinean Yungas. *Mycotaxon* 2007; 100:5-9.
6. **Jiang Y, Wang W, Xie Q, Liu N, Liu L, Wang D, et al.** Plants transfer lipids to sustain colonization by mutualistic mycorrhizal and parasitic fungi. *Science* 2017; 356(6343):1172-1175. DOI: 10.1126/science.aam9970
7. **Keymer A, Pimprakar P, Wewer V, Huber C, Brands M, Bucerius SL, et al.** Lipid transfer from plants to arbuscular mycorrhiza fungi. *Elife* 2017; 6:e29107. DOI: 10.7554/eLife.29107
8. **Luginbuehl LH, Menard GN, Kurup S, van Erp H, Radhakrishnan GV, Breakspear A, et al.** Fatty acids in arbuscular mycorrhizal fungi are synthesized by the host plant. *Science* 2017; 356(6343):1175-1178. DOI: 10.1126/science.aan0081
9. **Palfner G.** *Austrobasidium*, a new gall-forming genus of Exobasidiaceae (Exobasidiales, Basidiomycota) on *Hydrangea serratifolia* from Chile. *Aust. Syst. Bot.* 2006; 19(5):431-436. DOI: 10.1071/SB05026
10. **Palfner G, Valenzuela-Muñoz V, Gallardo-Escarate C, Parra LE, Becerra J, Silva M.** *Cordyceps cuncunae* (Ascomycota, Hypocreales), a new pleoanamorphic species from temperate rainforest in southern Chile. *Mycol. Prog.* 2012; 11(3):733-739. DOI: 10.1007/s11557-011-0784-8
11. **Steubing L, Godoy R, Alberdi M.** *Métodos de Ecología Vegetal.* Santiago: Editorial Universitaria; 2002. 345 p.
12. **Darwin C.** *The Formation of Vegetable Mould through the Action of Worms.* London: John Murray; 1881. 326 p.
13. **IUSS Working Group WRB.** Base referencial mundial del recurso suelo 2014, Actualización 2015. Sistema internacional de clasificación de suelos para la nomenclatura de suelos y la creación de leyendas de mapas de suelos. Informes sobre recursos mundiales de suelos 106. Roma: FAO; 2015. 205 p.
14. **Tedersoo L, Bahram M, Põlme S, Kõljalg U, Yorou NS, Wijesundera R, et al.** Global diversity and geography of soil fungi. *Science* 2014; 346(6213):1256688. DOI: 10.1126/science.1256688

15. **Tedersoo L, Sánchez-Ramírez S, Kõljalg U, Bahram M, Döring M, Schigel D, et al.** High-level classification of the Fungi and a tool for evolutionary ecological analyses. *Fungal Div.* 2018; (in press). Doi: 10.1007/s13225-018-0401-0
16. **Davison J, Moora M, Öpik M, Adholeya A, Ainsaar L, Bâ A, et al.** Global assessment of arbuscular mycorrhizal fungus diversity reveals very low endemism. *Science* 2015; 349(6251):970-973. DOI: 10.1126/science.aab1161
17. **Marín C, Godoy R, Valenzuela E, Schlotter M, Wubet T, Boy J, et al.** Functional land-use change effects on soil fungal communities on Chilean temperate rainforests. *J. Soil Sci. Plant Nutr.* 2017a; 17(4):985-1002. DOI: 10.4067/S071895162017000400011
18. **Marín C, Aguilera P, Cornejo P, Godoy R, Oehl F, Palfner G, et al.** Arbuscular mycorrhizal assemblages along contrasting Andean forests of southern Chile. *J. Soil Sci. Plant Nutr.* 2016; 16(4):916-929. DOI: 10.4067/S071895162016005000065
19. **Marín C, Aguilera P, Oehl F, Godoy R.** Factors affecting arbuscular mycorrhizal fungi of Chilean temperate rainforests. *J. Soil Sci. Plant Nutr.* 2017b; 17(4):966-984. DOI: 10.4067/S071895162017000400010
20. **Huang Q.** Soil Biochemistry. In: Verheye WH, editor. *Land Use, Land Cover and Soil Sciences - Volume VI: Soils and Soil Sciences.* Paris: Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS); 2009. p. 205-232.
21. **He Z, Gentry TJ, Schadt CW, Wu L, Liebich J, Chong SC, et al.** GeoChip: a comprehensive microarray for investigating biogeochemical, ecological and environmental processes. *ISME J.* 2007; 1(1):67-77. DOI: 10.1038/ismej.2007.2
22. **Paul EA.** *Soil Microbiology, Ecology and Biochemistry.* Burlington: Academic Press; 2014. 514 p.
23. **Larsen J, Olsson PA, Jakobsen I.** The use of fatty acid signatures to study mycelial interactions between the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* and the saprotrophic fungus *Fusarium culmorum* in root-free soil. *Mycol. Res.* 1998; 102(12):1491-1496. DOI: 10.1017/S0953756298006558
24. **Bååth E.** The use of neutral lipid fatty acids to indicate the physiological conditions of soil fungi. *Microb. Ecol.* 2003; 45(4):373-383. DOI: 10.1007/s00248-003-2002-y
25. **Orgiazzi A, Bardgett RD, Barrios E, Behan-Pelletier V, Briones MJI, Chotte JL, et al.** *Global Soil Biodiversity Atlas.* Luxembourg: European Commission; 2016. 176 p.
26. **Fortuna A.** The Soil Biota. *Nature Educ. Know.* 2012; 3(10):1.
27. **Lewontin RC.** The units of selection. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1970; 1(1):1-18. DOI: 10.1146/annurev.es.01.110170.000245
28. **Marín C.** Selección Multinivel: historia, modelos, debates, y principalmente, evidencias empíricas. *EVOLUCIÓN: Revista de la Sociedad Española de Biología Evolutiva* 2015; 10(2):51-70
29. **Marín C.** The levels of selection debate: taking into account existing empirical evidence. *Acta Biol. Col.* 2016; 21(3):467-472. DOI: 10.15446/abc.v21n3.54596
30. **Okasha S.** *Evolution and the Levels of Selection.* New York: Oxford Univ. Press; 2006. 288 p.
31. **Darwin CR.** *On the Origin of Species by means of Natural Selection or the Preservation of*

Favoured Races in the Struggle for Life. London: John Murray; 1859. 502 p.

32. Folse III HJ, Roughgarden J. What is an individual organism? A multilevel selection perspective. *Q. Rev. Biol.* 2010; 85(4):447-472. DOI: 10.1086/656905

33. Theis KR, Dheilly NM, Klassen JL, Brucker RM, Baines JF, Bosch TC, et al. Getting the hologenome concept right: an eco-evolutionary framework for hosts and their microbiomes. *MSystems* 2016; 1(2):e00028-16. DOI: 10.1128/mSystems.00028-16

34. Gaggiotti OE, Chao A, PeresNeto P, Chiu CH, Edwards C, Fortin MJ, et al. Diversity from genes to ecosystems: A unifying framework to study variation across biological metrics and scales. *Evol. Appl.* 2018; (in press). DOI: 10.1111/eva.12593

35. Swenson W, Wilson DS, Elias R. Artificial ecosystem selection. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 2000; 97(16):9110-9114. DOI: 10.1073/pnas.150237597

36. Swenson W, Arendt J, Wilson DS. Artificial selection of microbial ecosystems for 3-chloroaniline biodegradation. *Environm. Microbiol.* 2000; 2(5):564-571. DOI: 10.1046/j.14622920.2000.00140.x

37. Koschwanez J, Foster KR, Murray AJ. Sucrose utilization in budding yeast as a model for the origin of undifferentiated multi-cellularity. *Plos Biol.* 2011; 9(8):e1001122. DOI: 10.1371/journal.pbio.1001122

38. Koschwanez J, Foster KR, Murray AJ. Improved use of a public good selects for the evolution of undifferentiated multi-cellularity. *eLife* 2013; 2:e00367. DOI: 10.7554/eLife.00367

39. Ratcliff WC, Denison RF, Borrello M, Travisano M. Experimental evolution of multicellularity. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 2012; 109(5):1595-1600. DOI: 10.1073/pnas.1115323109

40. Ratcliff WC, Pentz JT, Travisano M. Tempo and mode of multicellular adaptation in experimentally evolved *Saccharomyces cerevisiae*. *Evolution* 2013; 67(6):1573-1581. DOI: 10.1111/evo.12101

41. Sanders IR. Ecology and evolution of multi-genomic arbuscular mycorrhizal fungi. *Am. Nat.* 2002; 160(S4):S128-S141. DOI: 10.1086/342085

42. Rosendahl S. Communities, populations and individuals of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol.* 2008; 178(2):253-266. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2008.02378.x

43. Maheshwari R. The largest and oldest living organism. *Resonance* 2005; 10(4): 4-9.

44. Leake JR. The biology of mycoheterotrophic ('saprophytic') plants. *New Phytol.* 1994; 127(2):171-216. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1994.tb04272.x

45. Taylor DL, Bruns TD, Leake JR, Read DJ. Mycorrhizal specificity and function in mycoheterotrophic plants. In: van der Heidjen MGA, Sanders IR, editors. *Mycorrhizal Ecology*. Heidelberg: Springer Berlin; 2002. p. 375-413.

46. Hynson NA, Bruns TD. Fungal hosts for mycoheterotrophic plants: a nonexclusive, but highly selective club. *New Phytol.* 2010; 185(3):598-601. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2009.03152.x

47. Courty PE, Walder F, Boller T, Ineichen K, Wiemken A, Rousteau A, et al. Carbon and nitrogen metabolism in mycorrhizal networks and mycoheterotrophic plants of tropical forests: a stable isotope analysis. *Plant Physiol.* 2011;

156(2):952-961. DOI: 10.1104/pp.111.177618

48. Shaw TM, Dighton J, Sanders FE. Interactions between ectomycorrhizal and saprotrophic fungi on agar and in association with seedlings of lodgepole pine (*Pinus contorta*). *Mycol. Res.* 1995; 99(2):159-165. DOI: 10.1016/S0953-7562(09)80880-0

49. Hobbie EA, Macko SA, Shugart HH. Insights into nitrogen and carbon dynamics of ectomycorrhizal and saprotrophic fungi from isotopic evidence. *Oecologia* 1999; 118(3):353-360. DOI: 10.1007/s004420050736

50. Högberg MN, Bååth E, Nordgren A, Arnebrant K, Högberg P. Contrasting effects of nitrogen availability on plant carbon supply to mycorrhizal fungi and saprotrophs—a hypothesis based on field observations in boreal forest. *New Phytol.* 2003; 160(1):225-238. DOI: 10.1046/j.1469-8137.2003.00867.x

51. Lindahl BD, Ihrmark K, Boberg J, Trumbore SE, Högberg P, Stenlid J, et al. Spatial separation of litter decomposition and mycorrhizal nitrogen uptake in a boreal forest. *New Phytol.* 2007; 173(3):611-620. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2006.01936.x

52. Bödeker I, Clemmensen KE, Boer W, Martin F, Olson Å, Lindahl BD. Ectomycorrhizal *Cortinarius* species participate in enzymatic oxidation of humus in northern forest ecosystems. *New Phytol.* 2014; 203(1):245-256. DOI: 10.1111/nph.12791

53. Bödeker I, Lindahl BD, Olson Å, Clemmensen KE. Mycorrhizal and saprotrophic fungal guilds compete for the same organic substrates but affect decomposition differently. *Funct. Ecol.* 2016; 30(12):1967-1978. DOI: 10.1111/1365-2435.12677

54. Lindahl BD, Tunlid A. Ectomycorrhizal fungi—potential organic matter decomposers, yet not saprotrophs. *New Phytol.* 2015; 205(4):1443-1447. DOI: 10.1111/nph.13201

55. Fernandez CW, Kennedy PG. Revisiting the ‘Gadgil effect’: do interguild fungal interactions control carbon cycling in forest soils?. *New Phytol.* 2016; 209(4):1382-1394. DOI: 10.1111/nph.13648

56. Kindt R, Coe R. Tree diversity analysis: a manual and software for common statistical methods for ecological and biodiversity studies. Nairobi: World Agroforestry Centre; 2005. 196 p.

57. Aguilera P, Marín C, Oehl F, Godoy R, Borrie F, Cornejo P. Selection of aluminum tolerant cereal genotypes strongly influences the arbuscular mycorrhizal fungal communities in an acidic Andisol. *Agric. Ecosyst. Env.* 2017; 246:86-93. DOI: 10.1016/j.agee.2017.05.031

58. Petchey OL, Gaston KJ. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecol. Lett.* 2006; 9(6):741-758. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x

59. Zak JC, Willig MR, Moorhead DL, Wildman HG. Functional diversity of microbial communities: a quantitative approach. *Soil Biol. Biochem.* 1994; 26(9):1101-1108. DOI: 10.1016/0038-0717(94)90131-7

60. Hultman J, Waldrop MP, Mackelprang R, David MM, McFarland J, Blazewicz SJ, et al. Multi-omics of permafrost, active layer and thermokarst bog soil microbiomes. *Nature* 2015; 521(7551):208-212. DOI: 10.1038/nature14238

61. Faith DP. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biol. Conserv.* 1992; 61(1):1-10. DOI: 10.1016/0006-3207(92)91201-3

62. Davison J, Moora M, Jairus T, Vasar M,

- Öpik M, Zobel M.** Hierarchical assembly rules in arbuscular mycorrhizal (AM) fungal communities. *Soil Biol. Biochem.* 2016; 97: 63-70. DOI: 10.1016/j.soilbio.2016.03.003
- 63. Barberán A, Bates ST, Casamayor EO, Fierer N.** Using network analysis to explore co-occurrence patterns in soil microbial communities. *ISME J.* 2012; 6(2):343-351. DOI: 10.1038/ismej.2011.119
- 64. Berry D, Widder S.** Deciphering microbial interactions and detecting keystone species with co-occurrence networks. *Front. Microbiol.* 2014; 5:219. DOI: 10.3389/fmicb.2014.00219
- 65. Williams RJ, Howe A, Hofmockel KS.** Demonstrating microbial co-occurrence pattern analyses within and between ecosystems. *Front. Microbiol.* 2014; 5:358. DOI: 10.3389/fmicb.2014.00358
- 66. Morales-Castilla I, Matias MG, Gravel D, Araújo MB.** Inferring biotic interactions from proxies. *Trends Ecol. Evol.* 2015; 30(6):347-356. DOI: 10.1016/j.tree.2015.03.014
- 67. Faust K, Sathirapongsasuti JF, Izard J, Segata N, Gevers D, Raes J, et al.** Microbial co-occurrence relationships in the human microbiome. *Plos Comput. Biol.* 2012; 8(7):e1002606. DOI: 10.1371/journal.pcbi.1002606
- 68. Pérez-Valera E, Goberna M, Faust K, Raes J, García C, Verdú M.** Fire modifies the phylogenetic structure of soil bacterial co occurrence networks. *Environm. Microbiol.* 2017; 19(1):317-327. DOI: 10.1111/1462-2920.13609
- 69. Nguyen NH, Song Z, Bates ST, Branco S, Tedersoo L, Menke J, et al.** FUNGuild: An open annotation tool for parsing fungal community datasets by ecological guild. *Fungal Ecol.* 2016; 20:241-248. DOI: 10.1016/j.funeco.2015.06.006
- 70. Lindahl BD, Nilsson RH, Tedersoo L, Abarenkov K, Carlsen T, Kjoller R, et al.** Fungal community analysis by high-throughput sequencing of amplified markers—a user’s guide. *New Phytol.* 2013; 199(1):288-299. DOI: 10.1111/nph.12243
- 71. Tedersoo L, Tooming-Klunderud A, Anslan S.** PacBio metabarcoding of Fungi and other eukaryotes: errors, biases and perspectives. *New Phytol.* 2018; 217(3):1370-1385. DOI: 10.1111/nph.14776
- 72. Öpik M, Vanatoa A, Vanatoa E, Moora M, Davison J, Kalwij JM, et al.** The online database MaarjAM reveals global and ecosystemic distribution patterns in arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *New Phytol.* 2010; 188(1):223-241. DOI: 10.1111/j.14698137.2010.03334.x
- 73. Bokulich NA, Mills DA.** Improved selection of internal transcribed spacer-specific primers enables quantitative, ultra-high-throughput profiling of fungal communities. *Appl. Environm. Microbiol.* 2013; 79(8):2519-2526. DOI: 10.1128/AEM.03870-12
- 74. Kõljalg U, Nilsson RH, Abarenkov K, Tedersoo L, Taylor AF, Bahram M, et al.** Towards a unified paradigm for sequence based identification of fungi. *Mol. Ecol.* 2013; 22(21): 5271-5277. DOI: 10.1111/mec.12481
- 75. Ihrmark K, Bödeker ITM, Cruz-Martinez K, Friberg H, Kubartova A, Schenck J, et al.** New primers to amplify the fungal ITS2 region –evaluation by 454-sequencing of artificial and natural communities. *FEMS Microbiol. Ecol.* 2012; 82(3):666-677. DOI: 10.1111/j.1574-6941.2012.01437.x
- 76. Swenson NG.** Functional and Phylogenetic Ecology in R. New York: Springer; 2014. 201 p.

77. RStudio Team. RStudio: Integrated Development for R. Boston: RStudio, Inc.; 2016. URL: <http://www.rstudio.com/>.
78. **Wickham H.** ggplot2: elegant graphics for data analysis. Houston: Springer; 2016. 260 p.
79. **Albert J.** Bayesian Computation with R. New York: Springer; 2007. 267 p.
80. **Stevens MHH.** A Primer of Ecology with R. New York: Springer; 2009. 401 p.
81. **Everitt B, Hothorn T.** An Introduction to Applied Multivariate Analysis with R. New York: Springer; 2011. 273 p.
82. **Paradis E.** Analysis of Phylogenetics and Evolution with R. 2nd edition. New York: Springer; 2012. 386 p.
83. United Nations (UN). Convention on Biological Diversity. Rio de Janeiro: UN; 1992. 28 p.
84. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). International Treaty on Plant Genetic Resources for Food and Agriculture. Madrid: FAO; 2001. 56 p.
85. United Nations (UN). Transforming our world: the 2030 Agenda for Sustainable Development. New York: UN; 2015. 35 p.
86. **Read DJ.** Mycorrhizas in ecosystems. *Experientia* 1991; 47(4):376-391. DOI: 10.1007/BF01972080
87. **Tedersoo L, Brundrett MC.** Evolution of ectomycorrhizal symbiosis in plants. In: Tedersoo L, editor. *Biogeography of Mycorrhizal Symbiosis*. Cham: Springer; 2017. p. 407-467.
88. **Leake JR.** Plants parasitic on fungi: unearthing the fungi in myco-heterotrophs and debunking the 'saprophytic' plant myth. *Mycologist* 2005; 19(3):113-122. DOI: 10.1017/S0269915X(05)00304-6
89. **Berg B, Laskowski R.** Advances in ecological research Vol. 38. Litter decomposition: A guide to carbon and nutrient turnover. Burlington: Academic Press; 2006. 421 p.
90. **Berg B, McClaugherty C.** Plant litter: decomposition, humus formation, carbon sequestration. Berlin: Springer-Verlag; 2014. 315 p.
91. **Graça MA, Bärlocher F, Gessner MO.** Methods to study litter decomposition: a practical guide. Amsterdam: Springer Netherlands; 2005. 329 p.
92. **Varma A.** Mycorrhiza: state of the art, genetics and molecular biology, eco-function, biotechnology, eco-physiology, structure and systematics. Berlin: Springer-Verlag; 2008. 797 p.
93. **Smith SE, Read DJ.** Mycorrhizal symbiosis. 3rd Edition. Burlington: Academic Press; 2008. 800 p.
94. **Varma A, Prasad R, Tuteja N.** Mycorrhiza-Eco-Physiology, Secondary Metabolites, Nanomaterials. Fourth Edition. Cham: Springer; 2017. 334 p.
95. **Varma A, Prasad R, Tuteja N.** Mycorrhiza-Function, Diversity, State of the Art. Cham: Springer; 2017. 394 p.
96. **Wu QS.** Arbuscular mycorrhizas and stress tolerance of plants. Singapore: Springer; 2017. 327 p.
97. **Mendgen K, Hahn M, Deising H.** Morphogenesis and mechanisms of penetration by

- plant pathogenic fungi. *Annu. Rev. Phytopathol.* 1996; 34(1):367-386. DOI: 10.1146/annurev.phyto.34.1.367
- 98. Dean R, van Kan JA, Pretorius ZA, Hammond-Kosack KE, di Pietro A, Spanu PD, et al.** The Top 10 fungal pathogens in molecular plant pathology. *Mol. Plant pathol.* 2012; 13(4):414-430. DOI: 10.1111/j.1364-3703.2011.00783.x
- 99. Doehlemann G, Ökmen B, Zhu W, Sharon A.** Plant Pathogenic Fungi. *Microbiol. Spectrum* 2017; 5(1). DOI: 10.1128/microbiolspec.FUNK-0023-2016
- 100. Moora M.** Mycorrhizal traits and plant communities: perspectives for integration. *J. Veg. Sci.* 2014; 25(5):1126-1132. DOI: 10.1111/jvs.12177
- 101. Swaty R, Michael HM, Deckert R, Gehring CA.** Mapping the potential mycorrhizal associations of the conterminous United States of America. *Fungal Ecol.* 2016; 24(B):139-147. DOI: 10.1016/j.funeco.2016.05.005
- 102. Soudzilovskaia NA, Douma JC, Akhmetzhanova AA, Bodegom PM, Cornwell WK, Moens EJ, et al.** Global patterns of plant root colonization intensity by mycorrhizal fungi explained by climate and soil chemistry. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 2015; 24(3):371-382. DOI: 10.1111/geb.12272
- 103. Menzel A, Hempel S, Manceur AM, Götzenberger L, Moora M, Rillig MC, et al.** Distribution patterns of arbuscular mycorrhizal and non-mycorrhizal plant species in Germany. *Perspect. Plant Ecol.* 2016; 21:78-88. DOI: 10.1016/j.ppees.2016.06.002
- 104. Bueno CG, Moora M, Gerz M, Davison J, Öpik M, Pärtel M, et al.** Plant mycorrhizal status, but not type, shifts with latitude and elevation in Europe. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 2017; 26(6):690-699. DOI: 10.1111/geb.12582
- 105. Gerz M, Bueno CG, Zobel M, Moora M.** Plant community mycorrhization in temperate forests and grasslands: relations with edaphic properties and plant diversity. *J. Veg. Sci.* 2016; 27(1):89-99. DOI: 10.1111/jvs.12338
- 106. Gazol A, Zobel M, Cantero JJ, Davison J, Esler KJ, Jairus T, et al.** Impact of alien pines on local arbuscular mycorrhizal fungal communities—evidence from two continents. *FEMS Microbiol. Ecol.* 2016; 92(6):fiw073. DOI: 10.1093/femsec/fiw073
- 107. Dickie IA, Nuñez MA, Pringle A, Lebel T, Tourtellot SG, Johnston PR.** Towards management of invasive ectomycorrhizal fungi. *Biol. Invasions.* 2016; 18(12):3383-3395. DOI: 10.1007/s10530-016-1243-x
- 108. Nuñez MA, Horton TR, Simberloff D.** Lack of belowground mutualisms hinders Pinaceae invasions. *Ecology* 2009; 90(9):2352-2359. DOI: 10.1890/08-2139.1
- 109. Nuñez MA, Hayward J, Horton TR, Amico GC, Dimarco RD, Barrios-Garcia MN, et al.** Exotic mammals disperse exotic fungi that promote invasion by exotic trees. *Plos One* 2013; 8(6):e66832. DOI: 10.1371/journal.pone.0066832
- 110. Liebhold AM, Brockerhoff EG, Kalisz S, Nuñez MA, Wardle DA, Wingfield MJ.** Biological invasions in forest ecosystems. *Biol. Invasions.* 2017; 19(11):3437-3458. DOI: 10.1007/s10530-017-1458-5
- 111. Policelli N, Chiuffo MC, Moyano J, Torres A, Rodriguez-Cabal MA, Nuñez MA.** Pathogen accumulation cannot undo the impact of invasive species. *Biol. Invasions* 2018; 20(1):1-4. DOI: 10.1007/s10530-017-1439-8

- 112. Frey-Klett P, Garbaje J.** Mycorrhiza helper bacteria: a promising model for the genomic analysis of fungal–bacterial interactions. *New Phytol.* 2015; 168(1):4-8. DOI: 10.1111/j.14698137.2005.01553.x
- 113. Artursson V, Finlay RD, Jansson JK.** Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and bacteria and their potential for stimulating plant growth. *Environ. Microbiol.* 2006; 8(1):1-10. DOI: 10.1111/j.1462-2920.2005.00942.x
- 114. Wargo MJ, Hogan DA.** Fungal-bacterial interactions: a mixed bag of mingling microbes. *Curr. Opin. Microbiol.* 2006; 9(4):359-364. DOI: 10.1016/j.mib.2006.06.001
- 115. Ingham RE, Trofymow JA, Ingham ER, Coleman DC.** Interactions of bacteria, fungi, and their nematode grazers: effects on nutrient cycling and plant growth. *Ecol. Monogr.* 1985; 55(1):119-140. DOI: 10.2307/1942528
- 116. Li H, Xiang D, Wang C, Li X, Lou Y.** Effects of epigeic earthworm (*Eisenia fetida*) and arbuscular mycorrhizal fungus (*Glomus intraradices*) on enzyme activities of a sterilized soil–sand mixture and nutrient uptake by maize. *Biol. Fertil. Soils.* 2012; 48(8):879-887. DOI: 10.1007/s00374-012-0679-0
- 117. Lawrence B, Fisk MC, Fahey TJ, Suárez ER.** Influence of nonnative earthworms on mycorrhizal colonization of sugar maple (*Acer saccharum*). *New Phytol.* 2003; 157(1):145-153. DOI: 10.1046/j.1469-8137.2003.00649.x
- 118. Reddell P, Spain AV.** Earthworms as vectors of viable propagules of mycorrhizal fungi. *Soil Biol. Biochem.* 1991; 23(8):767-774. DOI: 10.1016/0038-0717(91)90147-C
- 119. Yu X, Cheng J, Wong MH.** Earthworm–mycorrhiza interaction on Cd uptake and growth of ryegrass. *Soil Biol. Biochem.* 2005; 37(2):195-201. DOI: 10.1016/j.soilbio.2004.07.029
- 120. Bonfante P, Anca IA.** Plants, mycorrhizal fungi, and bacteria: a network of interactions. *Annual Rev. Microbiol.* 2009; 63:363-383. Doi: 10.1146/annurev.micro.091208.073504
- 121. Deveau A, Bonito G, Uehling J, Paoletti M, Becker M, Bindschedler S, et al.** Bacterial-Fungal Interactions: ecology, mechanisms and challenges. *FEMS Microbiol. Rev* 2018; (in press). DOI: 10.1093/femsre/fuy008
- 122. Worrlich A, Stryhanyuk H, Musat N, König S, Banitz T, Centler F, et al.** Mycelium-mediated transfer of water and nutrients stimulates bacterial activity in dry and oligotrophic environments. *Nature Commun.* 2017; 8:15472. DOI: 10.1038/ncomms15472
- 123. Koricheva J, Gange AC, Jones T.** Effects of mycorrhizal fungi on insect herbivores: a meta-analysis. *Ecology.* 2009; 90(8):2088-2097. DOI: 10.1890/08-1555.1
- 124. Gehring CA, Whitham TG.** Mycorrhizae-herbivore interactions: population and community consequences. In: van der Heidjen MGA, Sanders IR, editors. *Mycorrhizal Ecology.* Heidelberg: Springer Berlin; 2002. p. 295-320.
- 125. Kula AA, Hartnett DC, Wilson GW.** Effects of mycorrhizal symbiosis on tallgrass prairie plant–herbivore interactions. *Ecol. Lett.* 2005; 8(1):61-69. DOI: 10.1111/j.14610248.2004.00690.x
- 126. Boy J, Godoy R, Guveara G.** Transporte Aerosoles, Biometeorización y Cambio Global. En: Donoso-Zegers C, González ME, Lara A, editores. *Ecología Forestal: Bases para el Manejo Sustentable y Conservación de los Bosques Nativos de Chile.* Santiago: Editorial Cuneo; 2013. p. 281-295.

- 127. Boy J, Wilcke W.** Tropical Andean forest derives calcium and magnesium from Saharan dust. *Global Biogeochem. Cycles*. 2008; 22(1):GB1027. DOI: 10.1029/2007GB002960
- 128. van Breemen N, Finlay R, Lundström U, Jongmans AG, Giesler R, Olsson M.** Mycorrhizal weathering: a true case of mineral plant nutrition?. *Biogeochemistry* 2000; 49(1):53-67. DOI: 10.1023/A:1006256231670
- 129. Godoy R, Aguirre-Morales M, Boy J.** Una ventana natural para investigar el desarrollo de la vida a través del tiempo. *Boletín Antártico Chileno* 2015; 34(2):16-18.
- 130. Boy J, Godoy R, Dechene A, Shibistova O, Amir H, Iskandar I, et al.** Global comparison reveals biogenic weathering as driven by nutrient limitation at ecosystem scale. *EGU General Assembly Conference Abstracts* 2017; 19:14687.
- 131. Eisenhauer N, Antunes PM, Bennett AE, Birkhofer K, Bissett A, Bowker MA, et al.** Priorities for research in soil ecology. *Pedobiologia* 2017; 63:1-7. DOI: 10.1016/j.pedobi.2017.05.003
- 132. Graham EB, Knelman JE, Schindlbacher A, Siciliano S, Breulmann M, Yannarell A, et al.** Microbes as engines of ecosystem function: when does community structure enhance predictions of ecosystem processes? *Front. Microbiol.* 2016; 7: 214. DOI: 10.3389/fmicb.2016.00214
- 133. Hall E, Bernhardt ES, Bier RL, Bradford MA, Boot CM, Cotner JB, et al.** Understanding how microbiomes influence the systems they inhabit: insight from ecosystem ecology. Preprint 2018; DOI ://doi.org/10.1101/065128
- 134. Wurzbürger N, Clemmensen KE.** From mycorrhizal fungal traits to ecosystem properties—and back again. *J. Ecol.* 2018; 106(2):463-467. DOI: 10.1111/1365-2745.12922
- 135. Treseder KK, Allen EB, Egerton-Warburton LM, Hart MM, Klironomos JN, Maherali H, et al.** Arbuscular mycorrhizal fungi as mediators of ecosystem responses to nitrogen deposition: A trait-based predictive framework. *J. Ecol.* 2018; 106(2):480-489. DOI: 10.1111/1365-2745.12919
- 136. Anne B, Geoffroy S, Cherel J, Warot G, Marie S, Noël CJ, et al.** Towards an operational methodology to optimize ecosystem services provided by urban soils. *Landscape Urban Plan.* 2018; 176:1-9. DOI: 10.1016/j.landurbplan.2018.03.019

Tabla 1. Conceptos mínimos del rol de los hongos en el suelo, para cada tema (y subtema) y público objetivo.

Tema	Subtema	Universitario	Tomadores de decisiones	Educación secundaria/Público general
Introducción al suelo	<ul style="list-style-type: none"> - Físico-química del suelo. Clima. - Biología de hongos - Bioquímica 	Los suelos se caracterizan taxonómicamente dadas sus características físico-químicas. Diferentes caracteres morfológicos y moleculares indican la evolución del Reino Fungi (a nivel de phylum). Las reacciones bioquímicas de los ciclos del C, N y P son numerosas y complejas.	Existen muchos tipos de suelo, con una gran diversidad de hongos (poco estudiada) que provee nutrientes a las plantas.	Los suelos son muy complejos física, química y biológicamente. Los hongos, que son muy diferentes, son muy importantes en el suelo y en sus reacciones químicas.
Ecología de comunidades	<ul style="list-style-type: none"> - Jerarquía e individualidad biológica - Diversidad alfa - Otros tipos de diversidad - Preguntas en ecología de comunidades fúngicas 	Tanto la individualidad, como el nivel biológico donde opera la selección natural como donde se mide la diversidad (de genes a ecosistemas) es un problema central en ecología de hongos. Además de los índices de diversidad alpha, la diversidad biológica se caracteriza a nivel funcional, filogenético, de estructura y de redes. Diversos modelos estadísticos sirven para responder diversas preguntas en ecología de comunidades.	La diversidad biológica no consiste sólo en listado de especies, sino que se puede estudiar y conservar desde los genes hasta los ecosistemas.	La ecología se estudia en una jerarquía biológica: genes, células, organismos, poblaciones, comunidades, y ecosistemas.
Interacciones del edafón	<ul style="list-style-type: none"> - Otros hongos - Plantas - Bacteria, Archaea, animales 	Existe un continuo ecosistémico entre atmósfera-plantas-suelos, cuyo funcionamiento se da principalmente en la rizósfera. La ecología de hongos afecta y es afectada por la ecología de las comunidades vegetales, y en menor medida de animales.	Los hongos interactúan de forma positiva y negativa con otros organismos: son descomponedores, mutualistas y parásitos.	Alrededor de la raíz se forma un agregado de suelo, la rizósfera, donde plantas, hongos, bacterias y archaeas interactúan.
Biogeoquímica	<ul style="list-style-type: none"> - Transporte a larga distancia, formación del suelo - Integración de diversidad a ciclos de C, N, P, y otros nutrientes 	Algunos procesos biogeoquímicos, como los ciclos de C, N y P están más estudiados que ciclos de micro-nutrientes, o que procesos como el transporte a larga distancia y la meteorización biogénica. <i>Objetivo último:</i> integrar el análisis de ecología de comunidades de la biota del suelo al modelamiento biogeoquímico del ciclo de nutrientes en el suelo.	Es necesario estudiar la diversidad de los hongos, desde los genes hasta los ecosistemas, para comprender cómo reciclan los nutrientes usados por las plantas.	Mediante procesos como la descomposición y simbiosis, los hongos son fundamentales en cómo los nutrientes pasan de la atmósfera y el suelo hacia las plantas y en cómo los nutrientes son reciclados; también ayudan a formar el suelo y de ellos dependen el 92% de las plantas.