



Universidad de Jaén

FACULTAD DE CIENCIAS
EXPERIMENTALES

ESTUDIO DE COMUNIDADES DE MICROORGANISMOS MUTUALISTAS Y ANTAGONISTAS EN ESPECIES DE PLANTAS LEÑOSAS

Autora: Laura Rueda Osuna

Grado en Biología

Fecha: 02/07/2024



CREA



**UNIVERSIDAD
DE JAÉN**



Trabajo Fin de Grado

ESTUDIO DE COMUNIDADES DE MICROORGANISMOS MUTUALISTAS Y ANTAGONISTAS EN ESPECIES DE PLANTAS LEÑOSAS

Alumna: Laura Rueda Osuna

Jaén, Julio, 2024

AGRADECIMIENTOS

A mis tutores, Antonio J. y Mariona, por apoyarme todos estos meses durante la realización del trabajo. Gracias por haber estado tan implicados, en especial, a Antonio por haber sido el capitán de este barco, y a Mariona por haber compartido conmigo tantas horas de Rstudio y ser el faro que me ha guiado. Gracias por haberme ayudado tanto, sin vosotros este trabajo habría sido mucho más difícil de afrontar.

A mi madre, mi padre y mi perra por el amor, pero más en especial a mi hermana, por motivarme y animarme cada día. Juntas hace ya varios años emprendimos este viaje y juntas lo terminamos en Granada. Te quiero, estoy muy orgullosa de nosotras.

A mis amigas de Granada por ser mi vía de escape y ayudarme a desconectar. Villa SeAgovia y sus niñas han sido mi segunda casa este año. Gracias.

Por último, gracias a todo/a aquel/la que de una forma u otra ha colaborado en que este Trabajo Fin de Grado vea la luz: A Pablo, por habilitarnos su laboratorio para poder pesar las raíces, a Giovanni por proporcionarnos acceso a una estufa y poder secar las raíces, y por último a Elisa, por haberme ayudado con los problemas técnicos de mi ordenador y haberme prestado un teclado.

ÍNDICE

RESUMEN.....	2
1. INTRODUCCIÓN.....	4
2. MATERIAL Y MÉTODOS	7
2.1. Área de estudio, diseño experimental y selección de especies	7
2.2. Distancia filogenética	8
2.3. Recolección de datos de microorganismos de filosfera y rizosfera	8
2.4. Recolección de datos de caracteres fenotípicos de hojas.....	9
2.5. Recolección de datos de caracteres fenotípicos de raíces.....	10
2.6. Análisis de datos.....	10
3. RESULTADOS.....	12
3.1. Composición de la comunidad fúngica	12
3.2. Distintas especies de plantas albergan comunidades fúngicas diferentes	13
3.3. Distancia filogenética y fenotípica en patógenos filosfera y rizosfera	15
3.4. Correlación entre las comunidades fúngicas above- y below-ground.....	17
4. DISCUSIÓN.....	17
4.1. Composición de la comunidad fúngica y especificidad planta-microorganismo	18
4.2. Comunidades de hongos patógenos; Filogenia y fenotipo de sus hospedadores	19
4.3. Comunidades de hongos descomponedores; Filogenia y fenotipo de sus hospedadores	21
4.4. Above- y below-ground	22
5. CONCLUSIÓN.....	23
6. REFERENCIAS	24
7. ANEXOS.....	34

RESUMEN

Las interacciones planta-microorganismo juegan un papel muy importante en la dinámica de la comunidad vegetal. Los microorganismos pueden impulsar o reducir el fitness de la planta (epífitos y patógenos), e incluso pueden jugar un papel relevante en la comunidad sin interferir en dicho fitness (descomponedores). En particular, los hongos patógenos y descomponedores desempeñan roles esenciales en los ecosistemas, y sus interacciones con las plantas huésped pueden estar influenciadas por la filogenia y el fenotipo de las especies. Mediante conjuntos de datos tomados *in situ* y datos previamente publicados se evaluó la composición fúngica de la filosfera y la rizosfera de 4 especies de plantas leñosas ubicadas en la Sierra Sur de Jaén. Se testó el efecto de la filogenia y los rasgos funcionales de las plantas en las comunidades fúngicas. Los resultados mostraron que la proximidad filogenética entre especies vegetales favorece la compartición de patógenos foliares, mientras que especies con sistemas radiculares similares albergan comunidades de hongos patógenos más parecidas en la rizosfera. Concluimos que la especificidad en las interacciones planta-hongo está modulada por factores filogenéticos y fenotípicos de las plantas, sugiriendo la necesidad de más investigaciones para comprender mejor estas dinámicas en los ecosistemas mediterráneos.

Palabras clave: interacción planta-hongo, filosfera, rizosfera, hongos patógenos, hongos descomponedores, filogenia, rasgos funcionales

ABSTRACT

Plant-microorganism interactions play a very important role in plant community dynamics. Microorganisms can boost or reduce plant fitness (epiphytes and pathogens), and can even play a relevant role in the community without interfering with plant fitness (decomposers). In particular, pathogenic and decomposer fungi play essential roles in ecosystems, and their interactions with host plants may be influenced by species phylogeny and phenotype. Using data sets collected *in situ* and previously published data, the fungal composition of the phyllosphere and rhizosphere of 4 woody plant species located in the Sierra Sur de Jaén was evaluated. The effect of phylogeny and plant functional traits on fungal communities was tested. The results showed that phylogenetic proximity between plant species favours the sharing of foliar pathogens, while species with similar root systems are home to more

similar pathogenic fungal communities in the rhizosphere. We conclude that specificity in plant-fungus interactions is modulated by plant phylogenetic and phenotypic factors, suggesting the need for further research to better understand these dynamics in Mediterranean ecosystems.

Keywords: plant-fungus interaction network, phyllosphere, rhizosphere, pathogenic fungi, decomposer fungi, phylogeny, functional traits

1. INTRODUCCIÓN

Las interacciones planta-microorganismo son impulsores claves de la composición y dinámica de la comunidad vegetal (Trivedi *et al.*, 2020). En términos generales, estas interacciones pueden tener un perfil mutualista (ambas partes obtienen beneficios), antagonista (una parte obtiene beneficios y la otra queda perjudicada), o comensalista (una parte obtiene beneficio y la otra es indiferente a la presencia de dicho organismo) (Whipps, 2001; Hirsch, 2004; Paszkowski, 2006; Bever *et al.*, 2012; Hassani *et al.*, 2018). Pese a la gran importancia que todas estas interacciones presentan en una comunidad vegetal, trabajos anteriores apuntan a que las interacciones antagonistas son la clave para el correcto funcionamiento de la comunidad vegetal; minimizan el fitness de la especie de planta, impiden su dominancia y facilitan la coexistencia de especies (Janzen, 1970; Connell, 1971; Bagchi *et al.*, 2014; Gilbert y Parker, 2016; Gilbert, 2002; Parker y Gilbert, 2007; Mordecai, 2011). Por el contrario, las relaciones mutualistas potencian el fitness de las especies, favoreciendo la dominancia en el sistema y desestabilizando la coexistencia de las especies (Johnson *et al.*, 1997; Klironomos *et al.*, 2011). Desde una perspectiva más específica dentro del sistema, las interacciones antagonistas pueden estar condicionando otros subprocesos de vital importancia. Por ejemplo, una fuerte acción de antagonistas generalistas podría disparar la cantidad de tejido vegetal muerto, condicionando el papel de los microorganismos descomponedores (i.e. comensalistas) (Olson *et al.*, 2012; Van Der Wal *et al.*, 2013). Así pues, el estudio de las interacciones entre plantas y microorganismos patógenos y descomponedores es clave a la hora de estudiar las dinámicas de las comunidades vegetales.

Los hongos descomponedores, también llamados saprótrofos, descomponen la materia orgánica muerta para alimentarse y obtener energía, (Osono, 2006). Estos hongos desempeñan un papel en el ciclo del carbono (Deacon *et al.*, 2006), aumentan el rendimiento del ecosistema y la composición del suelo, facilitando el acceso de nutrientes para otros organismos (Rodríguez y Redman, 1997). La mayor parte del tiempo, llevan a cabo interacciones comensalistas con las plantas, ya que el hongo obtiene un beneficio y la planta no experimenta efectos positivos o negativos (Redman *et al.*, 2001; Hirsch, 2004). Sin embargo, algunos descomponedores fúngicos también pueden actuar como antagonistas debido a la competencia por recursos (Rodríguez y Redman, 1997). Por su parte, los hongos patógenos, en la

mayoría de ocasiones, causan enfermedades en la planta al nutrirse de ella (Zanne *et al.*, 2019), creando interacciones antagónicas con sus hospedadores.

La mayoría de trabajos se ha centrado en abordar estas interacciones desde la perspectiva del grado de afinidad del microorganismo a la planta huésped (Zhou y Hyde, 2001; van der Does y Rep, 2007; Barrett *et al.*, 2009; Li *et al.*, 2020), mientras que el papel de los microorganismos generalistas ha pasado desapercibido. Estudios recientes apuntan a que estas interacciones están conservadas en la escala evolutiva, es decir, patógenos próximos filogenéticamente tienden a compartir especies de plantas filogenéticamente próximas entre sí (Gilbert y Webb, 2007; Liu *et al.*, 2012). Por ejemplo, todas las especies de hongos patógenos del género *Gymnosporangium* tienen como primer hospedador a especies de plantas de la familia *Rosaceae*, y como segundo hospedador a plantas de la familia *Cupressaceae*. Esto indica que incluso dentro de este especialismo, existe un cierto grado de generalismo (Hersh *et al.*, 2012; Doehlemann *et al.*, 2017; Semchenko *et al.*, 2022). Este tipo de relaciones eran prácticamente imposible de describir hace décadas. No obstante, el avance en técnicas de secuenciación masiva ha mejorado la precisión en la identificación de estas interacciones, permitiendo explorar los efectos de los hongos asociados a las plantas en los procesos ecológicos (Öpik *et al.*, 2009; Tedersoo *et al.*, 2014; Prober *et al.*, 2015). En este contexto, el papel que desempeñan los hongos patógenos y descomponedores en las comunidades vegetales está comenzando a despuntar, pero aún permanece bastante inexplorado (Spear y Broders, 2021; Semchenko *et al.*, 2022). Por ejemplo, pese a que la infección planta-patógeno parece estar conservada filogenéticamente, aún se desconoce si el fenotipo (i.e. caracteres) de las plantas puede estar condicionando la presencia de estos organismos, actuando como un filtro biótico y seleccionando la composición de la comunidad microbiana (ver Pajares-Murgó *et al.* 2023).

Actualmente, sigue existiendo controversia sobre qué factores influyen en la composición de las comunidades fúngicas, aunque, son varios los estudios que destacan la relevancia de la filogenia y el fenotipo de la planta como impulsores del ensamblaje de las comunidades de hongos (Maherali y Klironomos, 2007; Tedersoo *et al.*, 2013; Kembel y Mueller, 2014; Sweeney *et al.*, 2020; Zhu *et al.*, 2022). Algunos estudios han demostrado que la composición de las comunidades fúngicas, asociadas tanto a las hojas (Gilbert y Webb, 2007) como a las raíces (Schroeder et

al., 2019), se asocian a la distancia filogenética entre las plantas hospedantes. Por ello, incorporar ambos parámetros, filogenia y fenotipo, al sistema planta-microorganismo requiere especial atención.

El concepto de rizosfera engloba las interacciones biológicas que tienen lugar entre las raíces de las plantas, las propiedades físico-químicas del suelo, y su microbiota y microfauna asociadas (Gregory, 2006; Hartmann *et al.*, 2008). Los hongos de la rizosfera regulan diversas funciones, como la inducción de la resistencia sistémica de la planta frente a enfermedades (Raaijmakers *et al.*, 2008; Berendsen *et al.*, 2012), o subprocesos que indirectamente están influyendo en la dinámica de la comunidad vegetal (Hannula y Träger, 2020). Paralelamente, la filosfera comprende las partes aéreas de la planta y los tejidos fotosintéticos, pero está mayormente representada por las hojas (Vorholt, 2012). La filosfera representa un hábitat diverso para los microorganismos, principalmente bacterias y hongos (Sieber, 2021). Las funciones de los hongos de la filosfera son múltiples; influyen en el fitness de las plantas huéspedes, confiriéndole mayor resistencia frente a factores de estrés abiótico (Cordier *et al.*, 2012), afectan a la disponibilidad de nutrientes (Saikkonen *et al.*, 2015), intervienen en la descomposición inicial de las hojas tras la senescencia (Kembel y Mueller, 2014) e incluso pueden condicionar la dinámica de las poblaciones de plantas (Pajares-Murgó *et al.*, 2023), al igual que los hongos de la rizosfera. Sin embargo, pese a que ambos sistemas albergan una alta diversidad de microorganismos, la estabilidad de la filosfera es mucho menor que la rizosfera (Jumpponen y Jones, 2010). Las hojas están expuestas a numerosos factores que condicionan la colonización de microorganismos, como la radiación solar, la disponibilidad de nutrientes, o la disponibilidad de agua en la cutícula (Vorholt, 2012; Sieber, 2021). Esta inestabilidad hace que el número de estudios de la filosfera sea mucho menor que en el caso de la rizosfera (Lindow y Brandl, 2003; Vorholt, 2012). Aunque hay estudios que han analizado la conexión entre las comunidades de hongos de la filosfera y rizosfera (Bennett *et al.*, 2018, Wardle *et al.*, 2004), sigue faltando información sobre estas inter-relaciones.

La investigación sobre las asociaciones de los hongos, presentes en hojas y raíces, con las plantas huéspedes en función de sus propiedades estructurales, funcionales y ecológicas, puede ayudar a entender los mecanismos que subyacen al mantenimiento de los ecosistemas y el papel ecológico de la diversidad microbiana

en las comunidades vegetales naturales (Pajares-Murgó *et al.*, 2023). Por eso, el objetivo principal de nuestro estudio es explorar el efecto del fenotipo y la filogenia de las plantas en el ensamblaje de las comunidades de hongos patógenos y descomponedores de la filosfera y rizosfera en comunidades de especies de plantas leñosas de bosques mediterráneos mixtos. Para abordar este objetivo, se han establecido las siguientes hipótesis:

1. La especie de planta determina la composición de sus comunidades fúngicas, independientemente de la heterogeneidad ambiental.
2. Las especies de plantas más cercanas filogenéticamente tienen comunidades de patógenos y descomponedores de las hojas/raíces más similares.
3. Las especies de plantas con fenotipos parecidos tienen comunidades de patógenos y descomponedores de las hojas/raíces más similares.
4. Las especies de plantas con comunidades más parecidas de patógenos/descomponedores de la hoja tienen comunidades más parecidas de descomponedores/patógenos de la raíz.

2. MATERIAL Y MÉTODOS

2.1. Área de estudio, diseño experimental y selección de especies

El estudio se realizó en Sierra Sur de Jaén, un bosque mediterráneo mixto dominado por *Quercus ilex*, *Quercus faginea* y *Pinus halepensis*. La riqueza de especies leñosas de este bosque se localiza en su sotobosque, donde coexisten grandes arbustos del género *Juniperus*, *Phillyrea* y *Pistacia* y pequeños arbustos de especies del género *Thymus*, *Cistus* y *Genista*, entre otros (Alcántara *et al.*, 2018; Pajares-Murgó *et al.*, 2023; Garrido *et al.*, 2023). La temperatura media de la Sierra Sur de Jaén en el mes más frío (enero) es de 10°C, mientras que el verano suele estar marcado por extensos períodos de sequía y altas temperaturas, cuya media ronda los 35°C. Las precipitaciones se concentran durante el otoño y la primavera, con valores medios de 535.39 mm por año.

En este bosque se establecieron tres zonas de muestreo que recogieron toda la heterogeneidad ambiental posible. Estas zonas fueron “Cruz de Chimba” (37.647567,

-3.709163), “Crea” (37.635808, -3.739338) y “Cañada de las Hazadillas” (37.669343, -3.729427). En cada una de estas zonas se seleccionaron cuatro especies comunes y se muestrearon 3 individuos por especie. Las especies muestreadas fueron *Juniperus oxycedrus* (Cupresaceae), *Genista cinerea* (Fabaceae), *Thymus zygis* (Lamiaceae), *Cistus albidus* (Cistaceae). La selección de dichas especies es una pequeña representación de todo el conjunto de especies existentes en cada zona. A pesar de la reducida composición de especies, esta selección permite testar si la distancia filogenética entre estas especies afecta en mayor o menor medida a la composición de organismos de su filosfera y rizosfera. El criterio a seguir fue que las especies no estuvieran próximas filogenéticamente y que permitieran establecer a *grosso modo* un gradiente evolutivo. Este trabajo combina información recogida en campo junto con información previamente recogida mediante búsqueda bibliográfica en los mismos puntos de muestreo para los mismos individuos cuando fue posible (véase Alcántara *et al.* 2018, Perea *et al.* 2021, Pajares-Murgó *et al.* 2023 y Garrido *et al.* 2023).

2.2. Distancia filogenética

Para calcular la distancia filogenética entre especies se usaron datos previamente publicados en Alcántara *et al.* (2018). En este estudio se realizó un árbol filogenético, que representa 43 especies presentes en la Sierra de Jaén y Sierra de Segura, que abarca 27 géneros, 16 familias y 12 órdenes. Las secuencias de ADN de cada especie fueron alineadas y concatenadas usando MUSCLE (Edgar, 2004) y GENEIOUS 10.2.3 (Kearse *et al.*, 2012), respectivamente. Las relaciones filogenéticas se dedujeron utilizando RAXML 8.2.10 (Stamatakis, 2014). Para este estudio, la base de datos fue filtrada, quedando solamente así las especies de nuestro interés: *Genista cinerea*, *Thymus zygis*, *Juniperus oxycedrus*, *Cistus albidus*.

2.3. Recolección de datos de microorganismos de filosfera y rizosfera

Para estudiar los hongos patógenos y descomponedores de la filosfera, utilizamos el conjunto de datos de Pajares-Murgó *et al.* (2023). Este conjunto de datos analizó ADN fúngico de 276 muestras de hoja, de 138 individuos pertenecientes a 27 especies leñosas de la Sierra Sur de Jaén y Sierra de Segura. Cabe destacar que se muestrearon hojas tanto sanas como infectadas, con el fin de obtener la mayor

diversidad fúngica posible. El ADN se secuenció con primers fúngicos específicos ITS3 e ITS4. Se usó la base de datos UNITE para clasificar taxonómicamente cada *Amplicón Sequence Variant* (ASV) en *Operational Taxonomic Units* (OTUs) (Abarenkov *et al.*, 2010). Finalmente, cada OTU se clasificó funcionalmente usando la base de datos FungalTraits (Pölme *et al.*, 2020). El conjunto de datos final incluye 381 OTUs de descomponedores y 186 OTUs de patógenos (ver Pajares-Murgó *et al.*, 2023 para más detalle sobre el muestreo y el proceso de secuenciación). En este estudio usaremos solamente los datos correspondientes a especies de plantas de interés de la Sierra Sur de Jaén (178 OTUs de descomponedores y 81 OTUs de patógenos).

Para el estudio de las comunidades fúngicas en la rizosfera, utilizamos el conjunto de datos de Garrido *et al.* (2023). Las comunidades fúngicas de la rizosfera fueron tomadas cinco zonas en Jaén. Se tomó un promedio de 6-15 muestras por especie en Jaén (véase Garrido *et al.*, 2023 para más detalle sobre el muestreo). De dicha base de datos, se extrajeron los valores de las especies de interés (*J. oxycedrus*, *G. cinerea*, *T. zygis* y *C. albidus*), que corresponde a 214 OTUs de descomponedores y 69 OTUs de patógenos.

Pese a que ambos conjuntos de datos contemplaban localidades distintas y zonas parcialmente distintas, los datos se filtraron para usar exclusivamente los datos procedentes de nuestras parcelas de estudio (i.e. datos de Crea, Chimba y Cañada de las Hazadillas de la Sierra Sur de Jaén).

2.4. Recolección de datos de caracteres fenotípicos de hojas

Para estudiar los rasgos funcionales de las hojas, usamos el conjunto de datos de Perea *et al.* (2021). Este conjunto de datos recoge los caracteres funcionales de especies leñosas de la Sierra Sur de Jaén (véase Perea *et al.*, 2021 para más detalle sobre el muestreo). En este estudio, seleccionamos los rasgos foliares característicos que puedan estar determinando la composición de la comunidad fúngica: peso fresco de la hoja (PF), longitud de la hoja (LL), área foliar (LA), peso seco de la hoja (PS), área foliar específica (SLA), masa de la hoja por unidad de área (LMA, inverso de SLA), contenido de agua de las hojas (LWC), nitrógeno de las hojas (N) y carbono de las hojas (C).

2.5. Recolección de datos de caracteres fenotípicos de raíces

Para el estudio de los rasgos funcionales de las raíces se recolectaron raíces secundarias en las 3 zonas de la Sierra de Jaén, durante la primavera de 2024 (Crea, Chimba y Cañada de las Hazadillas, N total = 36 individuos, 3 individuos por especie (4) y zona (3)). Con la ayuda de un escardillo y tijeras de podar se extrajeron parte de las raíces secundarias que salían directamente de la raíz principal. Estas fueron introducidas en bolsas zip con su correspondiente etiquetado y depositadas en una nevera en frío hasta llegar al laboratorio. Una vez en el laboratorio, se procesaron las raíces más largas, limpiándose con un cepillo para eliminar restos de tierra. Seguidamente, se anotó el número total de raíces por individuo para hacer un promedio de los caracteres de interés. Anotar que, se recolectó esta información para aquellos individuos de los que ya se obtenía toda la información previamente detallada (Secuenciación de hongos y caracteres de las hojas). Para evitar pseudo-replicación, la distancia entre individuos en cada zona fue de un mínimo de 20 m. Para minimizar el error en el muestreo, los individuos seleccionados se encontraban aislados de otras especies de plantas leñosas.

Los caracteres cuantificados fueron la suma del peso fresco (PF), la longitud de la raíz (RL), el diámetro de la raíz, la suma de peso seco (PS), el área de la raíz (RA), la longitud específica de la raíz (SRL) y el contenido de agua de la raíz (RWC). Para poder obtener los datos sobre la longitud y el diámetro se usó el *software* ImageJ. Para obtener el peso fresco se usó una balanza de alta precisión. Las raíces de mucha longitud fueron cortadas en un máximo de 5 trozos para optimizar el protocolo. Las raíces se introdujeron en sobres de papel, y se secaron a 65°C durante 48 horas (Cornelissen *et al.* 2003). Una vez transcurrido ese tiempo, las raíces se sacaron de la estufa y se obtuvo el peso seco (i.e. balanza de precisión). Para calcular el SRL se dividió la longitud de las raíces entre su peso seco, mientras que el contenido de agua de las raíces se calculó restando el peso seco al peso fresco.

2.6. Análisis de datos

Con los datos obtenidos se calcularon los valores medios por zona de muestreo y se construyeron matrices de distancia o disimilaridad entre individuos, mediante el índice de Bray-Curtis, usando la función *bray.part* (véase Anexo 1. Glosario) en el

paquete betapart de R (Baselga y Orme, 2012). Todos los análisis se realizaron en el software estadístico R, versión 4.3.0 (Maindonald, 2008), en la interfaz de R-markdown (Udwin y Baumer, 2015). Estas matrices se calcularon de forma independiente para las cuatro comunidades estudiadas; patógenos de la filosfera, descomponedores de la filosfera, patógenos de la rizosfera, descomponedores de la rizosfera, y distancias fenotípicas de los caracteres de raíces y hojas. Las distancias fenotípicas se calcularon mediante la función gowdis (Laliberté *et al.*, 2023). Adicionalmente, este análisis permitió comparar especies entre zonas de muestreo (i.e. las comunidades de una especie se conservan espacialmente, o bien, están influenciadas por la heterogeneidad ambiental).

Objetivo 1

En primer lugar, se visualizó y testó si las especies de plantas tienen comunidades fúngicas distintas (Hipótesis 1). Para ello se realizó un análisis permutacional de la varianza (PERMANOVA, función adonis2) y un análisis multidimensional (NMDS, función metaMDS), ambas funciones pertenecen al paquete vegan de R (Oksanen *et al.*, 2024). Estos análisis permitieron conocer si existen diferencias significativas entre las comunidades de microorganismos de cada planta individual y visualizar estas diferencias basadas en la disimilaridad existente entre los objetos representados a nivel de pares (ver Anexo 1. Glosario, para más detalle). El conjunto de datos de filosfera y rizosfera fue estandarizado para poder comparar entre ambos sistemas en análisis posteriores (above- vs below-ground). Debido a la carencia de algunas muestras de microorganismos de rizosfera en la zona de Cañada de las hazadillas, se incluyó alternativamente el plot Q (el cual disponía de la información necesaria), para valorar la heterogeneidad ambiental en este análisis (i.e. exclusivamente para NMDS y PERMANOVA).

Objetivo 2 y 3

En segundo lugar, para comprobar si la distancia filogenética y fenotípica entre especies de plantas está relacionada con la diferencia de composición de las comunidades de hongos descomponedores y patógenos presentes en hojas y raíz (Hipótesis 2 y 3) se ajustaron cuatro modelos mixtos lineales generalizados (GLMM) (uno para cada uno de los gremios estudiados) (véase Anexo 1. Glosario). La variable

dependiente fue la distancia entre comunidades fúngicas (patógenos y descomponedores de filosfera y rizosfera) de cada par de especies. La distancia filogenética y fenotípica actuaron como variables explicativas. Finalmente se incluyeron las especies de plantas como factores aleatorios, ya que la respuesta puede estar afectada por este factor. Este tipo de modelos permiten conocer la respuesta general de una variable (distancia de las comunidades de microorganismos), analizando de forma independiente las variables predictoras (distancias filogenéticas y fenotípicas) en cada una de las variables aleatorias (especies). Es importante aclarar que, tanto para los análisis anteriores como para los GLMM, las matrices de distancias fueron construidas a nivel de individuo. También recordar que, para poder comparar las respuestas entre rizo- y filosfera, los datos fueron estandarizados. Los modelos se construyeron mediante la función *glmmTMB* (Brooks *et al.*, 2024) (véase Anexo 1. Glosario), y la distribución de los residuos y el ajuste del modelo se evaluaron usando el paquete de R *DHARMA* (Hartig, 2022).

Objetivo 4

Finalmente, se estudió si las especies de plantas con comunidades más parecidas de descomponedores/patógenos de la hoja tienen comunidades más parecidas de descomponedores/patógenos de la raíz (Hipótesis 4). Para ello, se llevaron a cabo correlaciones entre pares de especies mediante la función *cor* usando el coeficiente de Pearson (véase Anexo 1. Glosario). Anotar que, para este estadístico no se trabajó con el número de réplicas porque existía una gran semejanza entre individuos, lo cual generaba ruido en el efecto de correlación. Este análisis de correlación fue una alternativa al test de Mantel, el cual no fue utilizado debido a que las matrices formadas entre el número de especies de plantas y los OTUs eran demasiado pequeñas, siendo insuficiente para generar una estimación estadística acertada.

3. RESULTADOS

3.1. Composición de la comunidad fúngica

El número de OTUs total obtenido, entre las cuatro especies de plantas usadas para este estudio en la Sierra Sur de Jaén, fue de 259 para la filosfera y 283 para la rizosfera. En la filosfera, el número total de OTUs descomponedores muestreados

fue de 178 y en el caso de los patógenos fue de 81. Para la rizosfera, el número total de OTUs descomponedores muestreados fue de 214 y 69 para los patógenos (véase Tabla 3.1). Cabe destacar que había OTUs que no eran específicos de una especie concreta, (alguno de ellos se compartía, es por eso que en la tabla aparecerá mayor cantidad de OTUs con respecto a lo comentado anteriormente).

Tabla 3.1 Número de OTUs observados en cada especie. Anotar que la suma total es mayor al número total de OTUs descrito en el texto, ya que, muchos OTUs se encuentran interaccionando con varias especies de plantas (i.e. generalistas).

	Filosfera		Rizosfera	
	nº Descomponedores	OTUs Patógenos	nº Descomponedores	OTUs Patógenos
<i>Cistus albidus</i>	71	28	79	19
<i>Genista cinerea</i>	36	8	48	31
<i>Juniperus oxycedrus</i>	134	65	103	27
<i>Thymus zygis</i>	41	18	119	39

Juniperus oxycedrus fue la especie de planta donde más OTUs se obtuvieron tras el muestreo en su filosfera, 134 descomponedores y 65 patógenos (Pajares-Murgó *et al.* 2023). Por otro lado, para la rizosfera, fue *Thymus Zygis* la especie de planta de la que se obtuvieron más OTUs, 119 descomponedores y 39 patógenos (Garrido *et al.* 2023). La comunidad fúngica de la filosfera estaba dominada por el filo *Ascomycota* (72% del total de las secuencias ASV, de la base de datos con la que se trabajó en este estudio), seguido del filo *Basidiomycota* (28%), además, la diversidad de la filosfera incluye 110 familias de hongos. La rizosfera también estaba dominada por el filo *Ascomycota* (86%), seguido por *Basidiomycota* (10%), *Mortierellomycota* (3%) y *Mucoromycota* (1%). La diversidad de la rizosfera incluye 95 familias de hongos.

3.2. Distintas especies de plantas albergan comunidades fúngicas diferentes

Tras realizar la prueba NMDS para valorar si la especie de planta es impulsora de la composición de las comunidades fúngicas (Hipótesis 1) se mostró que la variable especie sí que llega a intervenir en dicha composición de forma parcial (Fig. 3.1). Particularmente, se observa que los descomponedores de la filosfera son especialistas de las especies de plantas, siendo el solapamiento de sus comunidades

muy bajo si los comparamos con el resto de comunidades. Por contra, la comunidad de patógenos de la filosfera está muy solapada, indicando que las especies tienden a compartir OTUs de patógenos (Fig. 3.1). Para las comunidades de descomponedores y patógenos de la rizosfera también se observa un cierto solapamiento lo que indica que comparten microorganismos. Al testar si estos solapamientos eran o no significativos, se detectó un patrón similar al observado en la Figura 3.1 (Anexo 2. Tabla PERMANOVA). La variable especie de planta en la comunidad de descomponedores de la filosfera obtuvo un p-valor de 0.003, indicando significancia (i.e. la especie de planta determina la composición de descomponedores de la filosfera). Sin embargo, para la comunidad de patógenos de la filosfera, y descomponedores y patógenos de la rizosfera, el p-valor fue de 0.118, 0.533 y 0.8519, respectivamente, indicando en estos casos, que la distinta especie de planta no afecta a la composición de la comunidad fúngica.

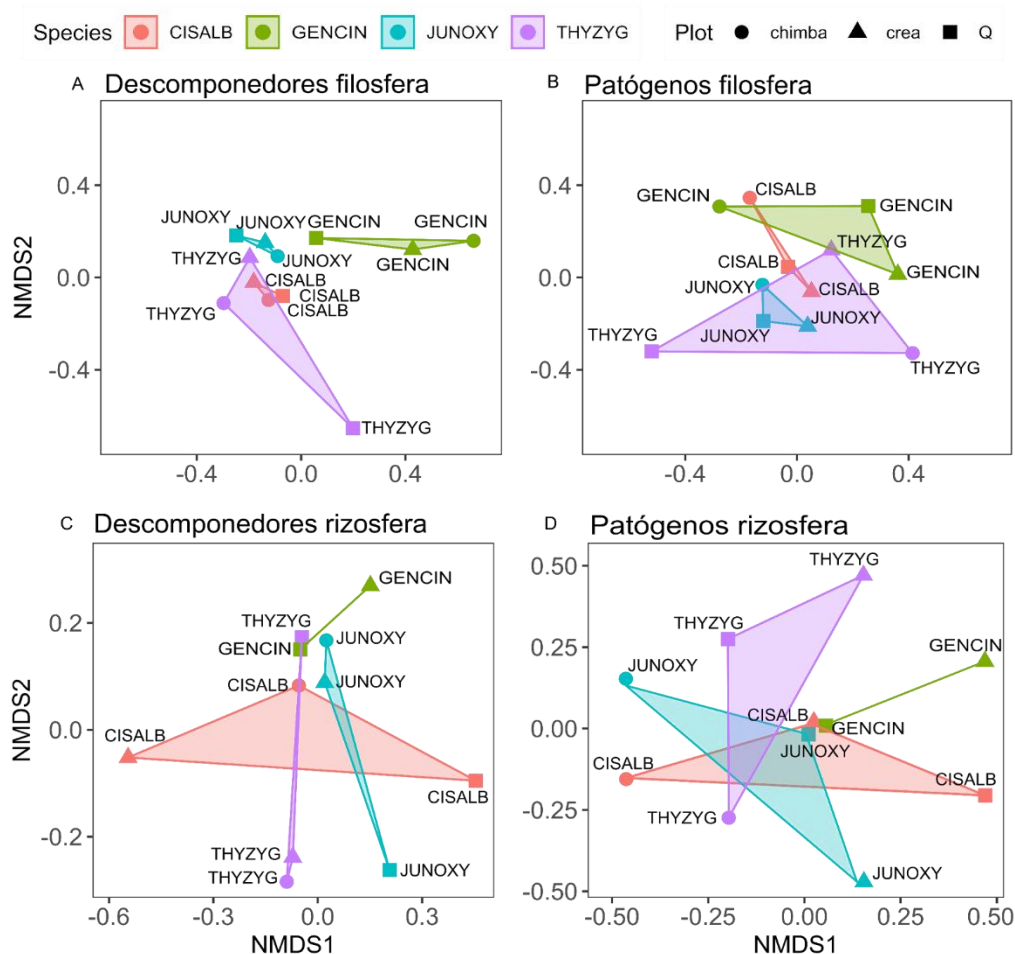


Figura 3.1 Escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) para evaluar si el factor especie de planta es condicionante de la composición de las comunidades de hongos. Este análisis agrupa

bidimensionalmente las comunidades fúngicas de las distintas especies de plantas. En cada una de las gráficas se muestra la distribución de los hongos en función de la zona de muestreo (polígono de cada color), esto permite diferenciar las comunidades de microorganismos superpuestas y las aisladas. Una mayor superposición entre comunidades indica similitud, es decir, determinados hongos serán compartidos entre diferentes especies de plantas. Mientras que un menor solapamiento entre comunidades, indica especificidad de los hongos por la especie de planta.

3.3. Distancia filogenética y fenotípica en patógenos filosfera y rizosfera

Los GLMM realizados para evaluar el papel de la filogenia de las plantas y los rasgos funcionales de hojas y raíces como impulsores de los conjuntos de hongos (Hipótesis 2 y 3) mostraron que los patógenos dependen de la distancia filogenética y fenotípica entre plantas. Curiosamente, los patógenos de la filosfera dependen de la distancia filogenética entre plantas (Fig. 3.2, B; $p < 0.05$), mientras que los de la rizosfera dependen de la distancia fenotípica (Fig. 3.3, D; $p < 0.05$) (Tabla 3.2). También, anotar que se observaron ciertos patrones que van en la misma dirección que los mencionados anteriormente, sin embargo, fueron marginalmente significativos ($p < 0.1$, véase Tabla 3.2).

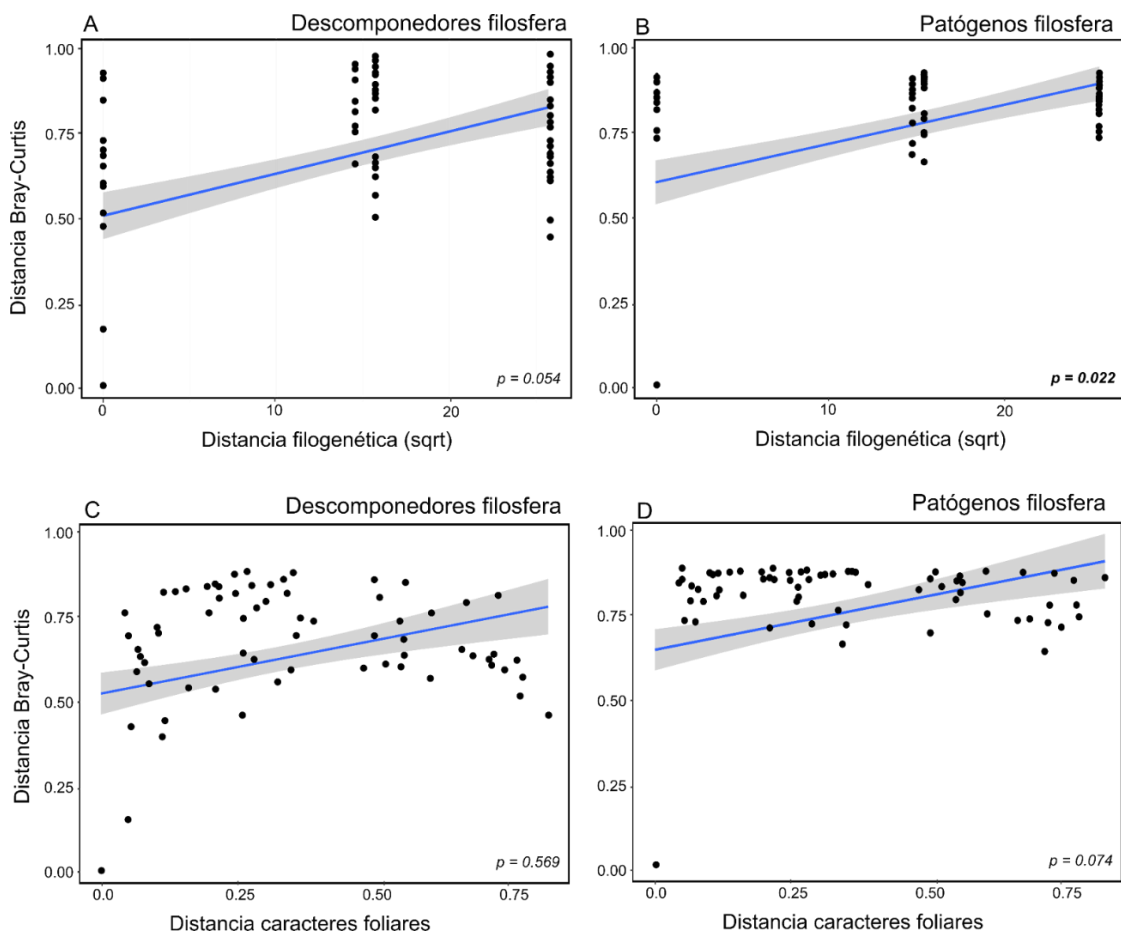


Figura 3.2 Resultados del análisis GLMM realizado para explorar el efecto de la filogenia (A y B) y los caracteres foliares (C y D) de las plantas sobre las comunidades fúngicas de descomponedores y patógenos de la filosfera (distancias de Bray-Curtis). En la esquina inferior derecha de cada gráfica se indica el p-valor, (significativo en negrita).

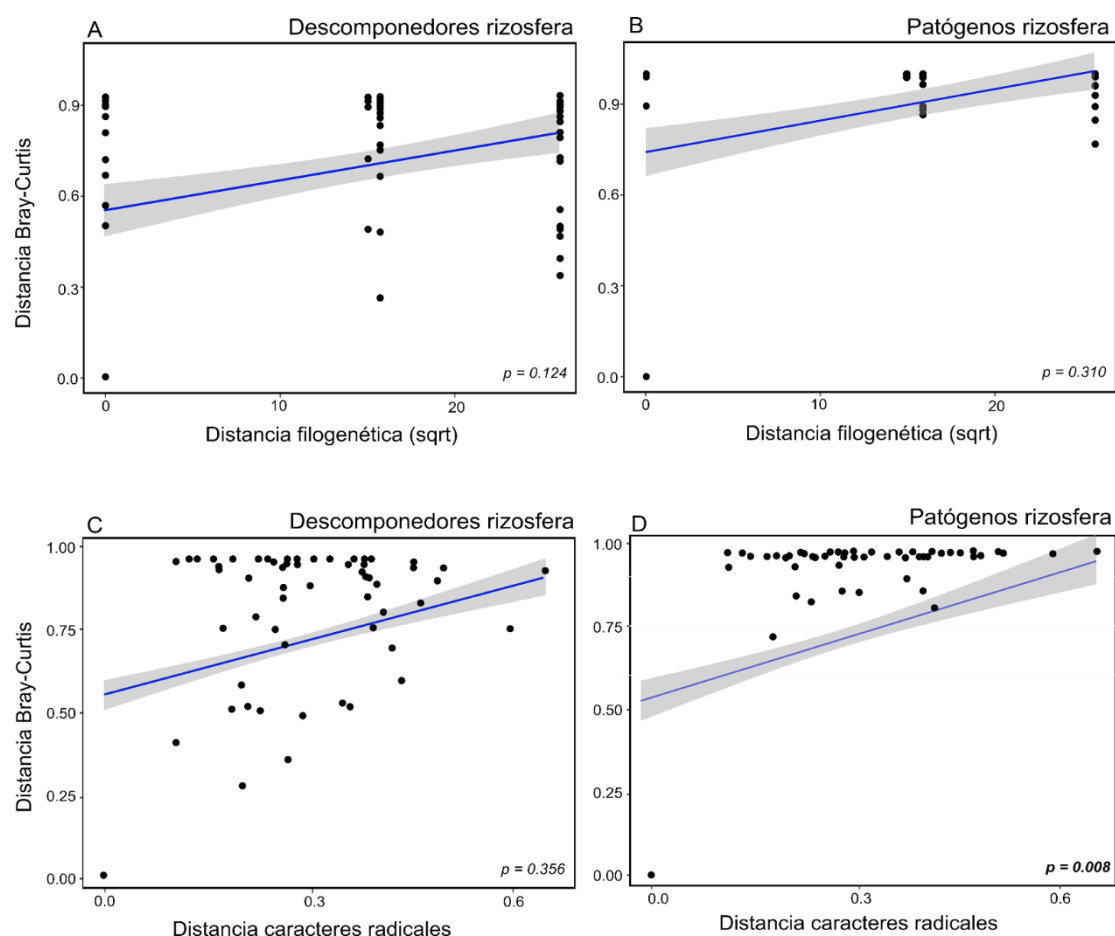


Figura 3.3 Resultados del análisis GLMM realizado para explorar el efecto de la filogenia (A y B) y los caracteres radicales (C y D) de las plantas sobre las comunidades fúngicas de descomponedores y patógenos de la rizosfera (distancias Bray-Curtis). En la esquina inferior derecha de cada gráfica se indica el p-valor, (significativo en negrita).

Tabla 3.2 Análisis GLMM para evaluar el efecto de la filogenia de las plantas y los caracteres de las hojas y las raíces como impulsores de la composición de las comunidades fúngicas de descomponedores y patógenos. Los efectos significativos aparecen marcados con “*”, “**” y “***”, correspondiendo con p-valores menores a 0.05, 0.01 y 0.005. También se muestran los resultados marginalmente significativos p-valor menor a 0.1, indicado con “.”.

Sistema (hojas/raíces)	Grupo funcional (variable respuesta)	Características de las plantas (Variable predictora)	Chisq	p-valor
Filosfera	Descomponedores	Filogenia	3.6941	0.0546 .
		Caracteres foliares	0.3245	0.5689
	Patógenos	Filogenia	5.2338	0.0221 *
		Caracteres foliares	3.1826	0.0744 .
Rizosfera	Descomponedores	Filogenia	2.3616	0.1243
		Caracteres radicales	0.8506	0.3564
	Patógenos	Filogenia	1.0304	0.3101
		Caracteres radicales	6.8506	0.0089 **

3.4. Correlación entre las comunidades fúngicas above- y below-ground

Las pruebas de Pearson indican una correlación en la similitud de las comunidades de hongos descomponedores y patógenos entre especies de plantas (Tabla 3.3), pero no se puede determinar su significancia. Por tanto, solo podemos señalar que hay una tendencia a que los hongos descomponedores y patógenos de la filosfera sean parecidos, al igual que los hongos descomponedores y patógenos de la rizosfera. Por otro lado, si tenemos en cuenta solo la segregación de descomponedores en filosfera y rizosfera, nuestros resultados también muestran una tendencia a la similitud. De manera similar ocurre con los patógenos.

Tabla 3.3 Prueba de Pearson realizada para determinar si existe correlación entre los distintos grupos funcionales de hongos de las hojas y las raíces. El valor de esta prueba varía de -1 a +1, donde 0 indica que no hay correlación lineal, -1 que indica una correlación lineal negativa perfecta y +1 que indica una correlación lineal positiva perfecta (véase Anexo 1. Glosario).

Coeficiente r	Vector X	Vector Y
0.9812936	Descomponedores Filosfera	Patógenos Filosfera
0.9933262	Descomponedores Rizosfera	Patógenos Rizosfera
0.9620516	Descomponedores Filosfera	Descomponedores Rizosfera
0.9654071	Patógenos Filosfera	Patógenos Rizosfera

4. DISCUSIÓN

Este trabajo investiga el efecto de la distancia filogenética y fenotípica entre especies de plantas en la similaridad de sus comunidades fúngicas de la rizosfera y la filosfera. Los análisis reflejan que la composición de algunas comunidades fúngicas (i.e. descomponedores de la filosfera) están determinadas por las especies de plantas. Curiosamente, los hongos descomponedores (tanto de las hojas como de las raíces) no dependen de la distancia filogenética o fenotípica entre plantas, sugiriendo que otros parámetros de las especies de plantas (como los compuestos químicos o las defensas físicas de las hojas) podrían estar determinando su composición en la filosfera. Por su parte, los hongos patógenos no son exclusivos de una sola especie y nuestros resultados sugieren que son especialistas filogenéticos o fenotípicos, ya que su composición está determinada por estas características de la planta. Esta especialización es distinta al evaluar patógenos de la filosfera y la rizosfera. Los patógenos de la filosfera dependen de la distancia filogenética; plantas más cercanas filogenéticamente tienden a compartir patógenos. Por su parte, los patógenos de la

rizosfera dependen de la distancia fenotípica entre plantas; plantas con sistemas radicales más parecidos tienden a compartir patógenos.

La comparación de ambos resultados sugiere que en el suelo los microorganismos presentan una limitación de la dispersión y requieren de una “especialización” biótica menos dependiente para aprovechar los recursos disponibles, así su actividad estaría condicionada por filtros fenotípicos de las plantas. En cambio, los patógenos foliares pueden dispersarse a escalas espaciales más amplias, incrementando sus probabilidades de colonizar las especies de plantas de las cuales son “especialistas” para maximizar su éxito, y así, su actividad se ve condicionada por filtros filogenéticos. A pesar de la claridad de estos resultados, también debemos considerar que otros factores como las defensas fisicoquímicas de las plantas podrían estar jugando un papel importante en filtrar las comunidades que habitan en las hojas y la raíz; y que es necesario aportar más evidencia a estos hallazgos mediante la ampliación del número de muestras.

4.1. Composición de la comunidad fúngica y especificidad planta-microorganismo

Nuestros resultados sobre la composición fúngica total muestran una mayor cantidad de OTUs de hongos descomponedores que de hongos patógenos, en concreto, 392 frente 150, respectivamente. El número de descomponedores de la filosfera fue menor que el de la rizosfera, aunque si mostraron dependencia de la especie de planta (Tabla 3.1, Fig. 3.1). En la rizosfera, la mayor parte de los miembros de nuestra comunidad fúngica pertenecen al filo *Ascomycota*, donde se concentra la mayor abundancia de hongos descomponedores (Van Der Wal *et al.*, 2013, Marčiulynas *et al.*, 2022). Algunos de los motivos subyacentes de la multitud de descomponedores fúngicos de la rizosfera y a su carácter (super-) generalista (i.e. no dependen ni de la taxonomía, ni de la filogenia, ni del fenotipo de las plantas), pueden ser una mayor disponibilidad de recursos presentes en la hojarasca y en los compuestos recalcitrantes de la rizosfera, lo cual hace que la necesidad de la especificidad disminuya (Wardle *et al.*, 2006; Van Der Wal *et al.*, 2013; López-Mondéjar *et al.*, 2018; Semchenko *et al.*, 2022). No obstante, la limitación de estos recursos en la filosfera podría generar un filtro que favoreciera la especificidad de los descomponedores observada en la Figura 3.1.

Otros estudios llevados a cabo en bosques mediterráneos respaldan estos resultados de la composición y actividad generalista de nuestra comunidad fúngica de descomponedores rizosféricos (Martins *et al.*, 2016; Gomes *et al.*, 2018). Sin embargo, los resultados obtenidos al evaluar la especificidad de otros microorganismos de nuestro sistema (i.e. patógenos) no fueron tan claros como se esperaba (Kubartová *et al.*, 2008; Pajares-Murgó *et al.*, 2023). Existen trabajos que han manifestado que las especies de plantas determinan la composición de las comunidades de microorganismos, tanto en la raíz como en las hojas (Kubartová *et al.*, 2008; Pajares-Murgó *et al.*, 2023). Es posible que, para los hongos patógenos, otros parámetros de las plantas, sean más determinantes que para los descomponedores tal como muestran nuestros resultados (Fig. 3.2 y 3.3) y otros trabajos (Boddy, 1999; Kassen, 2002). Por ejemplo, los factores ambientales y biológicos, como la temperatura, el agua, la humedad y la luz (e incluso otras especies de plantas), están muy ligados a los ciclos de vida de los hongos (Rodríguez y Redman, 1997). Las variaciones de estas condiciones podrían alterar la frecuencia de algunas interacciones planta-hongo, impidiendo que alguna de esas interacciones pueda ser detectadas en nuestro estudio (Hersh *et al.*, 2012). Pese a que nuestros resultados apuntan parcialmente hacia estos factores, no podemos concluir que esta falta de especificidad se deba exclusivamente a ellos. Desde una perspectiva más conservadora, es muy probable que el reducido número de especies y de individuos/especie no permita observar una especificidad tan clara como la que ya se observó en este mismo sistema (Pajares-Murgó *et al.*, 2023).

Aunque no es posible confirmar nuestra primera hipótesis sobre que las especies de plantas determinan sus comunidades de patógenos y descomponedores, esta hipótesis es una aproximación parcial que considera exclusivamente la taxonomía de las especies de plantas. Para tener una visión más específica es necesario atender a cómo difieren las especies de plantas filogenética y fenotípicamente entre sí, y cómo esto determina sus comunidades de patógenos y descomponedores.

4.2. Comunidades de hongos patógenos; Filogenia y fenotipo de sus hospedadores

Al considerar la distancia filogenética y fenotípica que existe entre especies de plantas, los resultados obtenidos anteriormente cambian, y la especificidad entre

planta-microorganismo se descubre exclusivamente al evaluar el tándem planta-patógeno. Curiosamente, la variable respuesta que explica esta especificidad es distinta cuando segregamos ambas partes de la planta, filosfera y rizosfera.

Nuestros resultados evidencian que las plantas más distantes filogenéticamente tienen comunidades de patógenos foliares más diferentes. Sin embargo, estos patógenos foliares no dependen de las distancias fenotípicas de los caracteres foliares de ambas plantas. El estudio de Gilbert y Webb (2007) sobre hongos patógenos presentes en hojas tropicales demostró que a medida que las plantas estaban evolutivamente más distantes entre sí tenían menor probabilidad de ser infectadas por los mismos patógenos. Estos resultados sugerían que los patógenos se habían adaptado a los rasgos morfológicos y químicos de las plantas, posibilitando su colonización. Pese a que nuestros resultados respaldan la primera premisa, no podemos estar seguros de la respuesta causal (i.e. defensas químicas), puesto que dichas características no se evaluaron en este trabajo. Pese a ello, este patrón entre filogenia y patógenos sugiere que existe un efecto más fuerte en las interacciones antagónicas debido a una mayor especificidad y coevolución (Tedersoo *et al.*, 2013; Liu *et al.*, 2016), resultado de la carrera armamentista evolutiva entre plantas y patógenos. Esto permite resaltar que los patógenos foliares de plantas mediterráneas son especialistas filogenéticos, lo cual podría ser determinante para las dinámicas de la comunidad vegetal (Perea *et al.*, 2021).

Este enfoque y sus resultados son totalmente aplicables a los estudios llevados a cabo por Janzen (1970) y Connell (1971). Según la hipótesis de Janzen-Connell, la mayoría de las semillas dispersadas por una especie adulta caen debajo o alrededor de ella, solo unas pocas consiguen alejarse. Como consecuencia, crecerán plántulas conoespecíficas que serán infectadas por los mismos patógenos, incrementando la tasa de mortalidad de esta especie (Laliberté *et al.*, 2014). Si a este patrón le sumamos la susceptibilidad de una especie a patógenos filogenéticamente especialistas (Gilbert, 2002; Gilbert y Webb, 2007; Figura 3.2, B), la tasa de mortalidad de esta especie aumentará cuando las semillas lleguen a las proximidades de una especie filogenéticamente próxima. Por ejemplo, sería de esperar que los reclutas de *Thymus zygis* tenga una tasa de supervivencia baja cuando estén cerca de plantas adultas de *Thymus mastichina* (congenéricas), y viceversa. Por ello, nuestros resultados apoyan parcialmente la hipótesis planteada

por Liu *et al.* (2012), donde plántulas más alejadas filogenéticamente (y espacialmente, no testado en este trabajo) de un huésped focal tienen ventaja competitiva y mayor probabilidad de supervivencia (Liu *et al.*, 2012). Es de resaltar que existe un amplio número de trabajos sobre dinámicas de comunidades y efectos Janzen-Connell, pero que no han considerado este enfoque. Así pues, los patrones que se observan y las conclusiones obtenidas en dichos trabajos pueden estar influenciados no solo por los adultos conespecíficos, sino por adultos filogenéticamente cercanos a la especie recluta de interés.

El fracaso del reclutamiento de las especies de plantas más cercanas filogenéticamente también podría tener su causa en los patógenos de la rizosfera que se encuentran debajo del huésped focal (Liu *et al.*, 2012). La revisión de Gilbert y Parker (2016) acerca de experimentos sobre la retroalimentación planta-suelo señala que una mayor densidad de plantas comunes (i.e., más próximas filogenéticamente, habitan bajo el mismo dosel) se verán afectadas negativamente al crecer en suelos condicionados por ellas mismas, es decir, suelos que albergan una comunidad parecida de patógenos (Liu *et al.*, 2012). Inesperadamente, nuestros resultados muestran que dicha especificidad reside en la distancia fenotípica entre plantas, y no en su distancia filogenética, por lo tanto, consideramos a los patógenos de la rizosfera como especialistas fenotípicos.

La contraposición de resultados entre los propios patógenos puede deberse a que la dispersión de los microorganismos de la rizosfera (dispersión por animales o agua) es mucho más limitada que la de los microorganismos de la filosfera (dispersión por viento) (Deng *et al.*, 2024). Este hecho hace que los patógenos de la rizosfera hayan desarrollado estrategias que les permitan sobrevivir; adquiriendo una actividad generalista desde la perspectiva filogenética, pero especialista desde la perspectiva fenotípica. Por el contrario, la dispersión de patógenos de la filosfera es espacialmente muy amplia y esto les facilitaría maximizar su probabilidad de obtener recursos en los huéspedes donde son más efectivos (i.e. generalista fenotípico, pero especialista filogenético).

4.3. Comunidades de hongos descomponedores; Filogenia y fenotipo de sus hospedadores

En referencia a la distancia filogenética y fenotípica entre plantas en relación con la comunidad de hongos descomponedores, nuestros resultados no mostraron efecto significativo alguno, ni para filosfera ni rizosfera (Tabla 3.2). El estudio de Zanne *et al.* (2019) señala que la descomposición no se conserva filogenéticamente, debido a que se encontraría en todos los linajes principales de hongos. El trabajo de Van Der Wal *et al.* (2013) apoyaría esta idea puesto que, según indica, el estilo de vida de un descomponedor sería la condición original de muchos hongos, a partir de la cual se han desarrollado otras formas de vida. Como ya hemos comentado al principio de esta discusión, los descomponedores foliares mostraron cierta especificidad. Los motivos que subyacen esta especificidad podrían estar relacionados con los rasgos fenotípicos de las hojas, así lo sugieren varios estudios. Por ejemplo, Lodge (1997) y Sadaka y Ponge (2003), atribuyen a las características físicas y químicas de las hojas, la preferencia de estos organismos descomponedores. Otros trabajos como Kubartová *et al.* (2008) y Voříšková y Baldrian (2012), que estudiaron la sucesión de especies fúngicas a lo largo del estado de descomposición de la hojarasca, también nos llevan a pensar que algunos de los compuestos de las hojas (i.e. celulosa, lignina) podrían subyacer dicha especificidad. Aun así, es importante destacar que los rasgos fenotípicos de las hojas podrían estar actuando como un filtro ecológico para las comunidades de descomponedores foliares (Cordier *et al.*, 2012; Kembel y Muller, 2014; Pajares-Murgó *et al.*, 2023).

4.4. Above- and below-ground

Nuestros resultados revelaron una correlación positiva entre grupos funcionales de hongos (Tabla 3.3). Cabe destacar que, debido a la baja cantidad de muestras con las que se trabajó en el estudio y, por tanto, a la falta de capacidad predictiva, no podemos afirmar que sea un resultado significativo. Son varios los estudios que proporcionan evidencia de que la filogenia o los rasgos fenotípicos de las plantas pueden influir en el ensamblaje de ciertos gremios fúngicos (Gilbert y Webb, 2007; Kembel y Mueller, 2014; Liu *et al.*, 2016; Sweeney *et al.*, 2020). Sin embargo, cuando intentamos conocer más profundamente las interacciones que existen entre las comunidades de hongos descomponedores y patógenos presentes en las hojas y las raíces, la información es bastante escasa. El estudio de Harley (1971) sobre el papel que desempeñan los hongos en los ecosistemas, aborda la relación existente entre dichas comunidades fúngicas. Harley (1971) señala que las hojas vivas están

colonizadas por descomponedores superficiales y patógenos internos más débiles, y, que a medida que se desarrolla la senescencia de la hoja, algunos patógenos pueden persistir y llegar a asociarse con el grupo de descomponedores. Para las raíces ocurre un proceso similar, según señala dicho estudio. A pesar de la presencia de los hongos descomponedores superficiales en la rizosfera, no son estos en concreto los que inician el proceso de descomposición, sino más bien los hongos patógenos, que explotan los tejidos en las etapas vivas y luego en las senescentes. Por tanto, muchos patógenos tienen capacidad de cambiar a una forma de vida saprófita.

Sugerimos que existe una conversión entre los diferentes estilos de vida de los hongos (Berendsen *et al.*, 2012; Zeilinger *et al.*, 2015; Zanne *et al.*, 2019). El estudio de Albornoz *et al.* (2022) propone que estas transformaciones pueden deberse a cambios en el ambiente. Además, apunta que las interacciones entre organismos fúngicos también serán consecuencia de las relaciones de competencia y facilitación de recursos.

5. CONCLUSIÓN

Este trabajo no ha podido demostrar totalmente que la especie de planta determina la composición de sus comunidades fúngicas desde una perspectiva general. Sin embargo, al focalizarnos en relaciones entre pares de especies, evidenciamos una especificidad filogenética y fenotípica de los patógenos de la filosfera y rizosfera, respectivamente. Esto supone un avance en los estudios de dinámicas de comunidades vegetales, ya que estos microorganismos podrían estar determinando filogenética- y fenotípicamente el ensamblaje de las comunidades (i.e. Efectos Janzen-Connell). Además, las interacciones entre especies en el medio no solo incumben al tándem planta-hongo; también existen relaciones entre grupos funcionales de hongos. Este trabajo muestra asociaciones entre los gremios de hongos presentes en hojas y raíces, pero no son lo suficientemente claras como para poder determinar las funciones que desempeñan dentro de los ecosistemas. Una mayor investigación sobre la ecología de las comunidades de hongos, tanto en la filosfera como en la rizosfera, proporcionaría nuevas fuentes de información para comprender mejor su papel en la dinámica de las comunidades vegetales.

6. REFERENCIAS

- ALBORNOZ, F. E., PROBER, S. M., RYAN, M. H. y STANDISH, R. J. (2022): "Ecological interactions among microbial functional guilds in the plant-soil system and implications for ecosystem function", *Plant and Soil*, 476(1-2), pp. 301-313.
- ALCÁNTARA, J. M., PULGAR, M., TRØJELSGAARD, K., GARRIDO, J. L. y REY, P. J. (2018): "Stochastic and deterministic effects on interactions between canopy and recruiting species in forest communities", *Functional Ecology*, 32(9), pp. 2264-2274.
- BAGCHI, R., GALLERY, R. E., GRIPENBERG, S., GURR, S. J., NARAYAN, L., ADDIS, C. E., ... y Lewis, O. T. (2014): "Pathogens and insect herbivores drive rainforest plant diversity and composition", *Nature*, 506(7486), pp. 85-88.
- BARRETT, L. G., KNISKERN, J. M., BODENHAUSEN, N., ZHANG, W., y BERGELSON, J. (2009): "Continua of specificity and virulence in plant host–pathogen interactions: causes and consequences", *New Phytologist*, 183(3), pp. 513-529.
- BASELGA, A. y ORME, C. D. L. (2012): "betapart: an R package for the study of beta diversity", *Methods in ecology and evolution*, 3(5), pp. 808-812.
- BENNETT, A. E., ALERS-GARCIA, J., y BEVER, J. D. (2006): "Three-way interactions among mutualistic mycorrhizal fungi, plants, and plant enemies: hypotheses and synthesis", *The American Naturalist*, 167(2), pp. 141-152.
- BENNETT, A. E., ORRELL, P., MALACRINO, A. y POZO, M. J. (2018): "Fungal-Mediated Above–Belowground Interactions: the community approach, stability, evolution, mechanisms, and applications", *Ecological studies*, pp. 85-116.
- BERENDSEN, R. L., PIETERSE, C. M., y BAKKER, P. A. (2012): "The rhizosphere microbiome and plant health", *Trends in plant science*, 17(8), pp. 478-486.
- BERG, G. y SMALLA, K. (2009): "Plant species and soil type cooperatively shape the structure and function of microbial communities in the rhizosphere", *FEMS microbiology ecology*, 68, pp. 1-13.

BEVER, J. D., PLATT, T. G., y MORTON, E. R. (2012): "Microbial population and community dynamics on plant roots and their feedbacks on plant communities", *Annual review of microbiology*, 66(1), pp. 265-283.

BODDY, L. (1999): "Saprotrophic Cord-Forming Fungi: Meeting the challenge of heterogeneous environments", *Mycologia*, 91(1), pp. 13-32.

BROOKS, M., BOLKER, B., KRISTENSEN, K., MAECHLER, M., MAGNUSSON, A., SKAUG, H., ... y STOUFFER, D. B. (2024): *glmmTMB: Generalized Linear Mixed Models using Template Model Builder*. R package ver. 1.1.9, <https://CRAN.R-project.org/package=glmmTMB>.

CONNELL, J. H. (1971): "On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees", *Dynamics of populations*, pp. 298-312.

COOMES, D. A., y GRUBB, P. J. (2000): "Impacts of root competition in forests and woodlands: a theoretical framework and review of experiments", *Ecological monographs*, 70(2), pp. 171-207.

CORDIER, T., ROBIN, C., CAPDEVIELLE, X., FABREGUETTES, O., DESPREZ-LOUSTAU, M. L., y VACHER, C. (2012): "The composition of phyllosphere fungal assemblages of European beech (*Fagus sylvatica*) varies significantly along an elevation gradient", *New Phytologist*, 196(2), pp. 510-519.

CORNELISSEN, J. H., LAVOREL, S., GARNIER, E., DÍAZ, S., BUCHMANN, N., GURVICH, D. E., ... y POORTER, H. (2003): "A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide", *Australian journal of Botany*, 51(4), pp. 335-380.

DEACON, L. J., PRYCE-MILLER, E. J., FRANKLAND, J. C., BAINBRIDGE, B. W., MOORE, P. D., y ROBINSON, C. H. (2006): "Diversity and function of decomposer fungi from a grassland soil", *Soil Biology and Biochemistry*, 38(1), pp. 7-20.

DENG, N., LIU, C., TIAN, Y., SONG, Q., NIU, Y., y MA, F. (2024): "Assembly processes of rhizosphere and phyllosphere bacterial communities in constructed

wetlands created via transformation of rice paddies”, *Frontiers in Microbiology*, 15, 1337435.

DOEHLEMAN, G., ÖKMEN, B., ZHU, W., y SHARON, A. (2017): “Plant pathogenic fungi”, *Microbiology Spectrum*, 5(1), pp. 10-1128.

EDGAR, R. C. (2004): “MUSCLE: Multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput”, *Nucleic Acids Research*, 32, pp. 1792-1797.

GARRIDO, J. L., ALCÁNTARA, J. M., LÓPEZ-GARCÍA, Á., OZUNA, C. V., PEREA, A. J., PRIETO, J., RINCÓN, A. y AZCÓN-AGUILAR, C. (2023): “The structure and ecological function of the interactions between plants and arbuscular mycorrhizal fungi through multilayer networks”, *Functional Ecology*, 37(8), pp. 2217-2230.

GILBERT, G. S. (2002): “Evolutionary ecology of plant diseases in natural ecosystems”, *Annual review of phytopathology*, 40(1), pp. 13-43.

GILBERT, G. S. y WEBB, C. O. (2007): “Phylogenetic signal in plant pathogen-host range”, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104, pp. 4979-4983.

GILBERT, G. S., y PARKER, I. M. (2016): “The Evolutionary Ecology of Plant Disease: A Phylogenetic Perspective”, *Annual Review Of Phytopathology*, 54(1), pp. 549-578.

GOMES, T., PEREIRA, J. A., BENHADI, J., LINO-NETO, T. y BAPTISTA, P. (2018): “Endophytic and epiphytic phyllosphere fungal communities are shaped by different environmental factors in a Mediterranean ecosystem”, *Microbial Ecology*, 76, pp. 668-679.

GREGORY, P. (2006): “Roots, rhizosphere and soil: the route to a better understanding of soil science?”, *European Journal of Soil Science*, 57(1), pp. 2-12.

HANNULA, S. E., y TRÄGER, S. (2020): “Soil fungal guilds as important drivers of the plant richness-productivity relationship”, *New Phytologist*, 226(4), pp. 947-949.

HARLEY, J. L. (1971): “Fungi in ecosystems”, *Journal of Ecology*, 59(3), pp. 653-668.

HARTIG, F. (2022): *DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models*. R package ver. 0.4.6, <https://CRAN.R-project.org/package=DHARMA>.

HARTMANN, A., SCHMID, M., VAN TUINEN, D. y BERG, G. (2008): "Plant-driven selection of microbes", *Plant and Soil*, 321(1-2), pp, 235-257.

HASSANI, M. A., DURÁN, P., y HACQUARD, S. (2018): "Microbial interactions within the plant holobiont", *Microbiome*, 6, pp. 1-17.

HERSH, M. H., VILGALYS, R., y CLARK, J. S. (2012): "Evaluating the impacts of multiple generalist fungal pathogens on temperate tree seedling survival", *Ecology*, 93(3), pp. 511-520.

HIRSCH, A. M. (2004): "Plant-Microbe Symbioses: A Continuum from Commensalism to Parasitism", *Symbiosis*, 37, pp. 345-363.

JANZEN, D. H. (1970): "Herbivores and the number of tree species in tropical forests", *The American Naturalist*, 104(940), pp. 501-528.

JOHNSON, N. C., GRAHAM, J. H., y SMITH, F. A. (1997): "Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum", *The New Phytologist*, 135(4), pp. 575-585.

JUMPPONEN, A., y JONES, K. L. (2010): "Seasonally dynamic fungal communities in the *Quercus macrocarpa* phyllosphere differ between urban and nonurban environments", *New Phytologist*, 186(2), pp. 496-513.

KASSEN, R. (2002): "The experimental evolution of specialists, generalists, and the maintenance of diversity", *Journal Of Evolutionary Biology*, 15(2), pp. 173-190.

KEARSE, M., MOIR, R., WILSON, A., STONES-HAVAS, S., CHEUNG, M., STURROCK, S., ... y DRUMMOND, A. (2012): "Geneious Basic: An integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data", *Bioinformatics*, 28, pp. 1647-1649.

KEMBEL, S. W. y MUELLER, R. C. (2014): "Plant traits and taxonomy drive host associations in tropical phyllosphere fungal communities", *Botany*, 92, pp. 303-311.

- KLIRONOMOS, J., ZOBEL, M., TIBBETT, M., STOCK, W. D., RILLIG, M. C., PARRENT, J. L., ... y BEVER, J. D. (2011): "Forces that structure plant communities: quantifying the importance of the mycorrhizal symbiosis", *The New Phytologist*, 189(2), pp. 366-370.
- KUBARTOVÁ, A., RANGER, J., BERTHELIN, J., y BEGUIRISTAIN, T. (2008): "Diversity and Decomposing Ability of Saprophytic Fungi from Temperate Forest Litter", *Microbial Ecology*, 58(1), pp. 98-107.
- KUNSTLER, G., FALSTER, D., COOMES, D. A., HUI, F., KOOYMAN, R. M., LAUGHLIN, D. C., ... y WESTOBY, M. (2016): "Plant functional traits have globally consistent effects on competition", *Nature*, 529(7585), pp. 204-207.
- LALIBERTÉ, E., LAMBERS, H., BURGESS, T. I., y WRIGHT, S. J. (2014): "Phosphorus limitation, soil-borne pathogens and the coexistence of plant species in hyperdiverse forests and shrublands", *New Phytologist*, 206(2), pp 507-521.
- LALIBERTÉ, E., LEGENDRE, P. y SHIPLEY, B. (2023): *FD: Measuring Functional Diversity (FD) from Multiple Traits, and Other Tools for Functional Ecology*. R package ver. 1.0-12.3, <https://CRAN.R-project.org/package=FD>.
- LI, J., CORNELISSEN, B., y REP, M. (2020): "Host-specificity factors in plant pathogenic fungi", *Fungal Genetics And Biology*, 144, 103447
- LINDOW, S. E., y BRANDL, M. T. (2003): "Microbiology of the phyllosphere", *Applied and environmental microbiology*, 69(4), pp. 1875-1883.
- LIU, X., LIANG, M., ETIENNE, R. S., WANG, Y., STAEHELIN, C., y YU, S. (2012): "Experimental evidence for a phylogenetic Janzen-Connell effect in a subtropical forest", *Ecology letters*, 15(2), pp. 111-118.
- LIU, X., LIANG, M., ETIENNE, R. S., GILBERT, G. S., y YU, S. (2016): "Phylogenetic congruence between subtropical trees and their associated fungi", *Ecology and Evolution*, 6, pp. 8412-8422.
- LODGE, D. J. (1997): "Factors related to diversity of decomposer fungi in tropical forests", *Biodiversity & Conservation*, 6, pp. 681-688.

LÓPEZ-MONDÉJAR, R., BRABCOVÁ, V., ŠTURSOVÁ, M., DAVIDOVÁ, A., JANSÁ, J., CAJTHAML, T., y BALDRIAN, P. (2018): “Decomposer food web in a deciduous forest shows high share of generalist microorganisms and importance of microbial biomass recycling”, *The ISME Journal*, 12(7), pp. 1768-1778.

MAHERALI, H., y KLIRONOMOS, J. N. (2007): “Influence of phylogeny on fungal community assembly and ecosystem functioning”, *Science*, 316(5832), pp. 1746-1748.

MAINDONALD, J. H. (2008): *Using R Data Analysis and Graphics: Introduction, Code and Commentary*, Australian National University, Centre for Mathematics and Its Applications.

MARČIULYNAS, A., MARČIULYNIENĖ, D., MISHCHERIKOVA, V., FRANIĆ, I., LYNIKIENĖ, J., GEDMINAS, A. y MENKIS, A. (2022): “High Variability of Fungal Communities Associated with the Functional Tissues and Rhizosphere Soil of *Picea abies* in the Southern Baltics”, *Forests*, 13(7), 1103.

MARTINS, F., PEREIRA, J. A., BOTA, P., BENTO, A. y BAPTISTA, P. (2016): “Fungal endophyte communities in above- and belowground olive tree organs and the effect of season and geographic location on their structures”, *Fungal Ecology*, 20, pp. 193-201.

MORDECAI, E. A. (2011): “Pathogen impacts on plant communities: unifying theory, concepts, and empirical work”, *Ecological Monographs*, 81(3), pp. 429-441.

NEWSHAM, K. K., FITTER, A. H., y WATKINSON, A. R. (1995): “Multi-functionality and biodiversity in arbuscular mycorrhizas”, *Trends in Ecology & Evolution*, 10(10), pp. 407-411.

OKSANEN, J., SIMPSON, G. L., BLANCHET, F. G., KINDT, R., LEGENDRE, P., MINCHIN, ... y WEEDON, J. (2024): *vegan: Community Ecology Package*. R package ver. 2.6-6.1, <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.

OLSON, Å., AERTS, A., ASIEGBU, F., BELBAHRI, L., BOUZID, O., BROBERG, A., ... y STENLID, J. (2012): “Insight into trade-off between wood decay and parasitism

from the genome of a fungal forest pathogen”, *New Phytologist*, 194(4), pp. 1001-1013.

ÖPIK, M., METSIS, M., DANIELL, T. J., ZOBEL, M., y MOORA, M. (2009): “Large-scale parallel 454 sequencing reveals host ecological group specificity of arbuscular mycorrhizal fungi in a boreonemoral forest”, *New Phytologist*, 184(2), pp. 424-437.

OSONO, T. (2006): “Role of phyllosphere fungi of forest trees in the development of decomposer fungal communities and decomposition processes of leaf litter”, *Canadian Journal Of Microbiology*, 52(8), pp. 701-716.

PAJARES-MURGÓ, M., GARRIDO, J. L. H., PEREA, A. J., LÓPEZ-GARCÍA, Á. y ALCÁNTARA, J. M. (2023): “Biotic filters driving the differentiation of decomposer, epiphytic and pathogenic phyllosphere fungi across plant species”, *Oikos*, 2023(5), e09624.

PARKER, I. M., y GILBERT, G. S. (2007): “When there is no escape: the effects of natural enemies on native, invasive, and noninvasive plants”, *Ecology*, 88(5), pp. 1210-1224.

PASZKOWSKI, U. (2006): “Mutualism and parasitism: the yin and yang of plant symbioses”, *Current opinion in plant biology*, 9(4), pp. 364-370.

PEREA, A. J., GARRIDO, J. L. H. y ALCÁNTARA, J. M. (2021): “Plant functional traits involved in the assembly of canopy-recruit interactions”, *Journal of Vegetation Science*, 32(1), e12991.

PROBER, S. M., LEFF, J. W., BATES, S. T., BORER, E. T., FIRN, J., HARPOLE, W. S., ... y FIERER, N. (2015): “Plant diversity predicts beta but not alpha diversity of soil microbes across grasslands worldwide” *Ecology letters*, 18(1), pp. 85-95.

RAAIJMAKERS, J. M., PAULITZ, T. C., STEINBERG, C., ALABOUVETTE, C., y MOËNNE-LOCCOZ, Y. (2008): “The rhizosphere: a playground and battlefield for soilborne pathogens and beneficial microorganisms”, *Plant and Soil*, 321(1-2), pp. 341-361.

REDMAN, R. S., DUNIGAN, D. D., y RODRIGUEZ, R. J. (2001): "Fungal symbiosis from mutualism to parasitism: who controls the outcome, host or invader?", *New Phytologist*, 151(3), pp. 705-716.

RODRIGUEZ, R. J., y REDMAN, R. S. (1997): "Fungal life-styles and ecosystem dynamics: biological aspects of plant pathogens, plant endophytes and saprophytes", *Advances in botanical research*, 24, pp. 169-193.

SADAKA, N. y PONGE, J. (2003): "Fungal colonization of phyllosphere and litter of *Quercus rotundifolia* Lam. in a holm oak forest (High Atlas, Morocco)", *Biology and Fertility of Soils*, 39, pp. 30-36.

SAIKKONEN, K., MIKOLA, J., y HELANDER, M. (2015): "Endophytic phyllosphere fungi and nutrient cycling in terrestrial ecosystems", *Current Science*, 109(1), pp. 121-126.

SCHROEDER, J. W., MARTIN, J. T., ANGULO, D. F., RAZO, I. A., BARBOSA, J. M., PEREA, R., SEBASTIÁN-GONZÁLEZ, E. y DIRZO, R. (2019): "Host plant phylogeny and abundance predict root-associated fungal community composition and diversity of mutualists and pathogens", *Journal of Ecology*, 107, pp. 1557-1566.

SEMCHENKO, M., BARRY, K. E., DE VRIES, F. T., MOMMER, L., MOORA, M., y MACIÁ-VICENTE, J. G. (2022): "Deciphering the role of specialist and generalist plant-microbial interactions as drivers of plant–soil feedback", *New Phytologist*, 234(6), pp. 1929-1944.

SIEBER, T. N. (2021): "The phyllosphere mycobiome of woody plants", In *Forest Microbiology*, 1, pp. 111-132.

SPEAR, E. R., y BRODERS, K. D. (2021): "Host-generalist fungal pathogens of seedlings may maintain forest diversity via host-specific impacts and differential susceptibility among tree species", *New Phytologist*, 231(1), pp. 460-474.

STAMATAKIS, A. (2014): "RAxML version 8: A tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies", *Bioinformatics*, 30(9), pp.1312-1313.

SWEENEY, C. J., DE VRIES, F. T., VAN DONGEN, B. E. y BARDGETT, R. D. (2020): "Root traits explain rhizosphere fungal community composition among temperate grassland plant species", *New Phytologist*, 229, pp. 1492-1507.

TEDERSOO, L., METT, M., ISHIDA, T. A. y BAHRAM, M. (2013): "Phylogenetic relationships among host plants explain differences in fungal species richness and community composition in ectomycorrhizal symbiosis", *New Phytologist*, 199, pp. 822-831.

TEDERSOO, L., BAHRAM, M., PÖLME, S., KÖLJALG, U., YOROU, N. S., WIJESUNDERA, R., ... y ABARENKOV, K. (2014): "Global diversity and geography of soil fungi", *Science*, 346(6213).

TERMORSHUIZEN, A. J. (2016): "Ecology of fungal plant pathogens", *Microbiology Spectrum*, 4(6), pp. 10-1128.

TRIVEDI, P., LEACH, J. E., TRINGE, S. G., SA, T., y SINGH, B. K. (2020): "Plant-microbiome interactions: from community assembly to plant health", *Nature reviews microbiology*, 18(11), pp. 607-621.

UDWIN, D. y BAUMER, B. (2015): "R Markdown", *Wiley Interdisciplinary Reviews Computational Statistics*, 7(3), pp. 167-177.

VAN DER DOES, H. C., y REP, M. (2007): "Virulence genes and the evolution of host specificity in plant-pathogenic fungi", *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 20(10), pp. 1175-1182.

VAN DER WAL, A., GEYDAN, T. D., KUYPER, T. W., y DE BOER, W. (2013): "A thready affair: linking fungal diversity and community dynamics to terrestrial decomposition processes", *FEMS Microbiology Reviews*, 37(4), pp. 477-494

VORHOLT, J. A. (2012): "Microbial life in the phyllosphere", *Nature reviews microbiology*, 10(12), pp. 828-840.

VOŘÍŠKOVÁ, J., y BALDRIAN, P. (2012): "Fungal community on decomposing leaf litter undergoes rapid successional changes", *The ISME Journal*, 7(3), pp. 477-486.

WARDLE, D. A., BARDGETT, R. D., KLIRONOMOS, J. N., SETÄLÄ, H., VAN DER PUTTEN, W. H., y WALL, D. H. (2004): "Ecological linkages between aboveground and belowground biota", *Science*, 304(5677), pp. 1629-1633.

WARDLE, D. A., YEATES, G. W., BARKER, G. M., y BONNER, K. I. (2006): "The influence of plant litter diversity on decomposer abundance and diversity", *Soil Biology and Biochemistry*, 38(5), pp. 1052-1062.

WHIPPS, J. M. (2001): "Microbial interactions and biocontrol in the rhizosphere", *Journal of experimental Botany*, 52(suppl_1), pp. 487-511.

ZANNE, A. E., ABARENKOV, K., AFKHAMI, M. E., AGUILAR-TRIGUEROS, C. A., BATES, S., BHATNAGAR, J. M., ... y TRESEDER, K. K. (2020): "Fungal functional ecology: bringing a trait-based approach to plant-associated fungi", *Biological Reviews*, 95(2), pp. 409-433.

ZEILINGER, S., GUPTA, V. K., DAHMS, T. E., SILVA, R. N., SINGH, H. B., UPADHYAY, R. S., ... y NAYAK S, C. (2016): "Friends or foes? Emerging insights from fungal interactions with plants", *FEMS Microbiology Reviews*, 40(2), pp. 182-207.

ZHOU, D., y HYDE, K. D. (2001): "Host-specificity, host-exclusivity, and host-recurrence in saprobic fungi", *Mycological Research*, 105(12), pp. 1449-1457.

ZHU, C., WANG, Z., LUO, W., FENG, J., CHEN, Y., HE, D., ... y LI, Y. (2022): "Fungal phylogeny and plant functional traits structure plant–rhizosphere fungi networks in a subtropical forest", *Oikos*, 2022(8), e08992.

7. ANEXOS

Anexo 1. Glosario

		Descripción	Paquete R	Función	Código
TESTS	Correlación de Pearson	Determina de forma estadística cuanta relación existe entre dos variables. El coeficiente de correlación de Pearson refleja como a medida que cambia el valor de una variable, la otra tiende a cambiar de la misma manera. Su valor varía de -1 a +1, donde 0 indica que no hay correlación lineal, -1 que indica una correlación lineal negativa perfecta y +1 que indica una correlación lineal positiva perfecta. La función <i>cor</i> calcula la varianza de X y la covarianza o correlación de X e Y si éstos son vectores. Si X e Y son matrices, se calculan las covarianzas (o correlaciones) entre las columnas de X y las columnas de Y. En el caso de nuestro trabajo, se usaron vectores.	stats	cor	cor(datos\$x, datos\$y, method = "pearson")
	GLMM	Modelo Mixto Lineal Generalizado. Proporciona un modelo de probabilidad explícito que explica el origen de las correlaciones, ya que, este modelo incluye efectos aleatorios en el predictor lineal. El GLMM es una extensión del modelo lineal generalizado (GLM). La función <i>glmmTMB</i> (Generalized Linear Mixed Models using Template Model Builder) es muy flexible para modelar datos de recuento con variables infladas de ceros (modelos zero-inflated). Esta función tiene cuatro componentes principales: una fórmula combinada de efectos fijos y aleatorios, un marco de datos que indica donde se distribuyen los mismos, un modelo de dispersión y una formula unilateral para la inflación cero, que en el caso de nuestro trabajo será ~1, para librarnos de dichos ceros.	glmmTMB	glmmTMB	glmmTMB(formula, data, family = "beta-family", ziformula = ~1)
	NMDS	Escalamiento multidimensional no métrico. Sirve para examinar la composición de la comunidad. El objetivo de la función NMDS es representar la posición original de las comunidades en el espacio multidimensional con la mayor precisión posible, utilizando un número reducido de dimensiones que puedan trazarse y visualizarse fácilmente. Es una forma de agrupar información de datos multidimensionales en una ordenación 2D. En el caso de nuestro trabajo se puede interpretar de forma que, cuanto más cerca estén los puntos (i.e. las muestras) en el espacio de ordenación, más similares serán sus comunidades microbianas.	vegan	metaMDS	metaMDS(matriz, distance = "bray")

FUNCIONES	PERMANOVA	Análisis de varianza multivariante permutacional. Construye estadísticas de prueba tipo ANOVA a partir de una matriz de distancia/similaridad calculadas entre las muestras, además se obtienen valores de p utilizando permutaciones aleatorias de observaciones entre los grupos. El análisis de varianza multivariado permutacional (PERMANOVA) es una prueba estadística multivariada no paramétrica. Se utiliza para comparar grupos de muestras y calcular la distancia entre ellas. El PERMANOVA no se debe realizar sobre el resultado de un test NMDS, sino sobre las matrices de distancia subyacentes. La fórmula del código de la función adonis2 está compuesta por una variable respuesta, la cual se quiere analizar en función de una o más variables explicativas.	vegan	adonis2	adonis2(formula, data, permutations = 999, method = "bray", by = "margin", na.rm = T)
	bray.part	Partición de disimilitudes Bray-Curtis por pares. Permite calcular 3 matrices de disimilaridad (bray, bray.bal, bray.gra). En este trabajo se usó la matriz bray, que representa la disimilitud total entre lugares basada en la abundancia. Para ello, se usa como medida el índice de Bray-Curtis, el cual es un método estadístico que cuantifica la disimilitud entre dos muestras, generando así una matriz de disimilitud o de distancia. La distancia de Bray-Curtis hace referencia a la diferencia en la abundancia relativa de una especie que existe entre dos muestras. Se forman valores que van del 0 al 1, así, la comparación entre la misma muestra dará un valor de 0, mientras que la comparación entre muestras muy diferentes dará un valor de 1.	betapart		bray.part(matriz)
	gowdis	Disimilaridad de Gower. Mide la disimilitud de Gower, es decir, sirve para calcular la disimilaridad general de un conjunto de variables mixtas, incluidas variables binarias asimétricas. La función gowdis está compuesta por: una matriz o un marco de datos que contiene las variables (x), un vector que enumera los pesos de las variables en la matriz (w), un vector que enumera las variables binarias asimétricas en la matriz (asym.bin) y por último, el método que se utilizará para las variables ordinales (ord).	FD		gowdis(x, w, asym.bin = NULL, ord = c("podani", "metric", "classic"))

Anexo 2. Tabla PERMANOVA

Análisis de varianza multivariante permutacional realizado para testar de manera significativa si la especie de planta es determinante en la composición de las

comunidades fúngicas. El análisis se realizó para cada gremio funcional de la filosfera y la rizosfera.

	Grupo funcional	Efecto	df	R ²	F	p-valor
Filosfera	Descomponedores	Especie de planta	3	0.44266	2.118	0.003 **
		Residual	8	0.55734		
		Total	11	1.00000		
	Patógenos	Especie de planta	3	0.29114	1.0952	0.118
		Residual	8	0.70886		
		Total	11	1.00000		
Rizosfera	Descomponedores	Especie de planta	3	0.31865	1.0912	0.533
		Residual	7	0.68135		
		Total	10	1.00000		
	Patógenos	Especie de planta	3	0.35255	0.9075	0.8519
		Residual	5	0.64745		
		Total	8	1.00000		