

Comunidades de hongos ectomicorrícicos en ambientes propensos al fuego: compañeros esenciales para el reestablecimiento de pinares mediterráneos

E. Buscardo^{1,2}, S. Rodríguez-Echeverría¹, P. De Angelis², H. Freitas¹

(1) Centre for Functional Ecology and Department of Life Sciences, Faculty of Science and Technology, University of Coimbra, Calçada Martins de Freitas 3001-456 Coimbra, Portugal.

(2) DISAFRI, Department of Forest Environment and Resources, University of Tuscia, via San Camillo de Lellis, I-01100 Viterbo, Italy

➤ Recibido el 25 de febrero de 2009, aceptado el 15 de abril de 2009.

Buscardo, E., Rodríguez-Echeverría, S., De Angelis, P., Freitas, H. (2009). Comunidades de hongos ectomicorrícicos en ambientes propensos al fuego: compañeros esenciales para el reestablecimiento de pinares mediterráneos. *Ecosistemas* 18(2):55-63.

Las asociaciones mutualistas ectomicorrícicas (ECM) entre hongos y plantas superiores son un componente esencial de la mayoría de las comunidades vegetales y desempeñan un papel fundamental en los ciclos de nutrientes y en el funcionamiento de los ecosistemas. Los hongos ECM, y en particular, el banco de esporas y otros propágulos resistentes, están implicados también en los procesos de sucesión secundaria que facilitan la regeneración de las comunidades después de una perturbación. Especies ectomicorrícicas obligadas de ecosistemas mediterráneos propensos al fuego, como *Pinus* spp., muestran una gran dependencia de la presencia de inóculo fúngico para su regeneración después de un incendio. El efecto del fuego en las comunidades de hongos ECM varía dependiendo de las características del incendio y de las condiciones anteriores a la perturbación. En general, la composición de la comunidad ECM post-incendio es muy parecida a la del banco de esporas existente antes de la perturbación. Esto parece deberse a la supervivencia de esporas de hongos típicos de etapas tempranas de la sucesión, pero hay otros factores, que serán repasados en esta revisión, que pueden influir en la estructura y composición de la comunidad ECM y, por tanto, en el desarrollo de las plántulas del pinar de regeneración.

Palabras clave: coníferas, incendios, mutualismos, regeneración setas comestibles.

Buscardo, E., Rodríguez-Echeverría, S., De Angelis, P., Freitas, H. (2009). Ectomycorrhizal communities in fire prone environments: essential partners for pinetrees re-establishment. *Ecosistemas* 18(2):55-63.

Ectomycorrhizal (ECM) mutualistic associations between plants and fungi are obligatory component of most plant communities and play an important role in nutrient cycling and ecosystem functioning. ECM fungi, and in particular spore bank and other resistant propagules, are also involved in succession processes facilitating regeneration following disturbance events. Obligate ECM species in Mediterranean fire prone environments, in particular pine forests, are highly dependent on the presence of fungal inoculum for a successful succession establishment after fire events. ECM fungal communities can be affected by fires in different ways depending on fire characteristics and on pre-disturbance ecosystem conditions. Generally, the ECM community composition has a strong resemblance to the composition of the pre-fire spore bank community. This appears to be caused by survival of the soil spore bank of typical early-stage fungi, but other factors, which will be consider here, can shape the ECM community and thus the performance of pine seedlings.

Keywords: conifers, edible mushrooms, mutualisms, regeneration, wild fires

La simbiosis con hongos ectomicorrícicos

Una micorriza es la asociación simbiótica entre un hongo y las raíces de una planta, asociación que es esencial para uno o los dos simbioses implicados y cuya función primaria es el intercambio de nutrientes, agua y azúcares (Smith y Read 1997). La presencia de micorrizas es casi universal en las comunidades terrestres. Tanto es así que algunos autores proponen que las raíces evolucionaron en las primeras plantas primitivas para acomodar estos hongos (Read 1994; Brundrett 2002). En esta asociación se forman estructuras donde existe un contacto íntimo entre el hongo y la planta como resultado de un programa de desarrollo sincronizado entre ambos simbioses (Brundrett 2004). La micorriza se puede considerar como una extensión de la raíz y como el componente más activo de los órganos vegetales de absorción de nutrientes. Además el micelio extraradical puede conectar a varias plantas, incluso de distintas especies, formando una importante red subterránea de transporte entre diferentes plantas de la comunidad vegetal, que ayuda a minimizar las pérdidas de nutrientes del ecosistema (Simard et al. 2002). Las ectomicorrizas en particular mejoran la absorción vegetal de nutrientes inorgánicos, permiten el uso de nutrientes orgánicos y pueden proteger a la planta frente a altas concentraciones de metales pesados y frente a patógenos (Newsham et al. 1995). El beneficio que obtienen los hongos simbioses se basa en la protección física ofrecida por la raíz y en la translocación de compuestos carbonados de la planta al hongo. De hecho, una fracción relevante de los asimilados fotosintéticos, que puede llegar hasta el 30% en el caso de plántulas, es transferida a los hongos ectomicorrícicos (Söderström 2002).

La simbiosis con hongos ectomicorrícicos es un componente esencial de la mayoría de comunidades forestales a escala global, ya que las especies vegetales dominantes en bosques de coníferas en regiones alpinas y boreales, en muchos bosques de ecosistemas templados y mediterráneos, y en grandes áreas tropicales y subtropicales son especies arbóreas ectomicorrícicas (Smith y Read 1997).

Las ECM han sido descritas hasta la fecha en 140 géneros de árboles de las familias *Betulaceae*, *Dipterocarpaceae*, *Fagaceae*, *Junglandaceae*, *Mimosaceae*, *Myrtaceae*, *Pinaceae*, *Rosaceae*, y *Salicaceae*. Algunas especies de las familias *Pinaceae*, *Betulaceae*, *Fagaceae*, y *Dipterocarpaceae* son totalmente dependientes de la simbiosis con hongos ECM para su establecimiento, crecimiento y supervivencia (Smith y Read 1997).

En la actualidad existen unas 6000 especies de hongos ECM descritas, pertenecientes a los fila *Basidiomycota* y *Ascomycota* (Johnson et al. 2005). Muchos de estos hongos forman cuerpos fructíferos, esporocarpos, epigeos o hipogeos de gran valor gastronómico y comercial. La mayoría de hongos ECM tienen una baja especificidad simbiótica lo que permite que individuos de diferentes especies vegetales compartan los mismos simbioses fúngicos (Richard et al. 2005). La estructura y diversidad de las comunidades vegetales y de hongos ECM son afectadas por variables climáticas y edáficas, y también son interdependientes, de forma que los cambios en una de ellas se reflejan en la otra y viceversa. Kernaghan et al. (2003) sugirieron la existencia de una relación positiva entre la diversidad de especies vegetales y de hongos ECM, y demostraron que el 40% de la variación de la diversidad fúngica podía ser explicada por la diversidad de la comunidad vegetal asociada. Por otro lado, la dispersión y el crecimiento de plantas ectomicorrícicas en comunidades dominadas por especies no ectomicorrícicas puede estar limitada por la baja densidad de hongos ECM existente en dichos ecosistemas, ya que el establecimiento de plántulas de especies ectomicorrícicas está facilitado por los árboles adultos que sirven de fuente de inóculo para esas plántulas (Dickie et al. 2002). Diferentes especies de hongos ECM muestran preferencias por distintas condiciones edáficas relacionadas con la humedad, profundidad, presencia de hojarasca, y naturaleza del substrato (Stendell et al. 1999). Asimismo la diversidad y composición de las comunidades fúngicas están determinadas por interacciones entre el grado de perturbación del sistema, el potencial de colonización de los hongos ECM implicados, y la competencia y partición de recursos (Bruns 1995). Como para cualquier grupo de organismos, las interacciones entre especies fúngicas micorrícicas pueden ser negativas o positivas. La coexistencia de varias especies de hongos ECM puede ocurrir como consecuencia de complementación fisiológica o de interacciones parasíticas, mientras que la exclusión se debe a procesos de competencia interespecífica que generalmente incluyen la producción de sustancias inhibitorias (Koide et al. 2004b). El resultado de estas interacciones resulta en una alta diversidad y variabilidad espaciotemporal dentro de las comunidades ectomicorrícicas (Horton y Bruns 2001).

En el estudio de los hongos ectomicorrícicos se pueden distinguir cuatro componentes: la punta colonizada de la raíz vegetal, el micelio externo, el esporocarpo y el banco de esporas en el suelo (Kjøller 2006).

Las puntas micorrizadas y la red de micelio extraradical son esenciales en la mineralización de nutrientes, su conversión a formas disponibles por la planta y la absorción por la planta (Smith y Read 1997). Algunas especies fúngicas dedican la mayor parte de su biomasa a los tejidos del manto, y tienen micelios poco desarrollados, mientras que otras especies colonizan relativamente pocas puntas radiculares pero producen grandes cantidades de micelio en el suelo (Agerer 2001; Koide et al. 2004a).

Agerer (2001) propuso una clasificación de las ECM en "tipos exploratorios" basada en la cantidad y grado de diferenciación del micelio extramatricial, clasificación que constituye una herramienta importante para la caracterización de los patrones

exploratorios y uso de recursos de las comunidades fúngicas ectomicorrícicas. Según esta clasificación las ECM se pueden dividir en: *tipo exploratorio de contacto* con un manto liso y pocas hifas; *tipo exploratorio de corta distancia*, con muchas hifas emergentes pero sin rizomorfos; y *tipo exploratorio de media y larga distancia*, cuya característica típica es la existencia de rizomorfos, masas densas de hifas con estructura diferenciada. Los dos últimos tipos exploratorios están basados en el grado de diferenciación de sus rizomorfos que varían desde indiferenciados a altamente diferenciados, siendo estos últimos unas estructuras optimizadas para el transporte de nutrientes a larga distancia.

Las comunidades fúngicas ECM eran tradicionalmente monitorizadas estudiando la distribución y abundancia de esporocarpos y la morfología de las micorrizas. La inclusión de técnicas moleculares en los últimos años ha hecho posible su caracterización no solo a partir de esporocarpos sino también a partir de puntas micorrizadas y de fragmentos de micelio. Estos estudios han demostrado también que los datos obtenidos a partir de abundancia de esporocarpos, de puntas micorrizadas y de las comunidades fúngicas en el suelo pueden no ser coincidente (Gardes y Bruns 1996; Jonsson et al. 1999). Gardes y Bruns (1996), demostraron que *Suillus pungens* Thiers and A. H. Sm., una de las especies más comunes en los estudios basados en esporocarpos, raramente aparecía en las puntas radiculares, mientras que la mayoría de especies dominantes en las puntas radiculares estaban pobremente representadas en los estudios de cuerpos fructíferos. Los autores atribuyen esta discrepancia a requisitos ecológicos específicos y/o a diferencias interespecíficas en la capacidad de distribución de recursos entre las distintas especies fúngicas. Así, especies que son particularmente eficientes en la adquisición de carbohidratos desde la planta hospedadora necesitan colonizar menos puntas para producir un mayor número de esporocarpos, mientras que especies con baja eficiencia en el transporte de carbono no pueden invertir tanta energía en la formación de cuerpos fructíferos. Posteriormente también se ha demostrado que el perfil de las comunidades fúngicas ectomicorrícicas puede ser diferente si se basa en el estudio del micelio, en vez de en esporocarpos o puntas micorrizadas (Koide et al. 2004a; Kjølner 2006). La caracterización del micelio nos da por tanto la oportunidad de estudiar estos sistemas desde otra perspectiva permitiéndonos una mejor comprensión de la ecología de estos hongos simbióticos.

Hongos ECM en ambientes propensos a incendios

La importancia de los incendios como un factor de perturbación natural en los ecosistemas mediterráneos está confirmada por la evolución de una serie de respuestas adaptativas vegetales que permiten la supervivencia al fuego. Entre éstas destacan el desarrollo de una corteza gruesa protectora, la capacidad de rebrotar desde órganos de reserva subterráneos, la presencia de conos serotínicos y la germinación de semillas estimulada por el fuego. De hecho, hay especies vegetales, como varios taxa del género *Pinus*, en las que germinación y dispersión de semillas están íntimamente ligadas a la presencia de fuegos (Fig. 1). Se ha observado, por ejemplo, que las poblaciones de *Pinus pinaster* Ait. sometidas a fuegos frecuentes tienen capacidad de florecer a los 4 años y fructificar entre los 5 y 12 años (Tapias et al. 2001). Los conos serotínicos pueden mantenerse en las copas hasta 40 años donde las semillas son viables durante 30 años (Tapias et al. 2004), mientras que el banco de semillas en el suelo es escaso y transitorio (Fernandes y Rigolot 2007).



Fig. 1. Regeneración de *Pinus pinaster* después de un incendio en Liguria (Italia). En la imagen se puede observar la elevada densidad de individuos de esta especie colonizando el área después de la perturbación.

A pesar de esta capacidad de regeneración post-fuego, los cambios detectados en el régimen de incendios en las últimas décadas pueden comprometer la resiliencia de los ecosistemas mediterráneos. La frecuencia e intensidad de los incendios ha aumentado en los últimos años debido a cambios del uso de la tierra, al abandono de terrenos agrícolas, la reducción del pastoreo, la disminución del uso de los bosques y el aumento de la presión humana en áreas naturales con fines recreativos. Estos cambios en el régimen de perturbación pueden ser un factor importante en el modelado del paisaje y podrían promover ciclos de degradación ambiental incluso en ecosistemas adaptados al fuego (Pausas 1999).

Obviamente, los fuegos tienen también un impacto importante en la dinámica y sucesión de las comunidades ECM, que depende en parte de la historia y del nivel de perturbación del ecosistema afectado. Fuegos de baja intensidad que conllevan el quemado completo de la capa de hojarasca no afectan significativamente a la riqueza de las comunidades ECM (Jonsson et al. 1999). Sin embargo, los fuegos de alta intensidad que conllevan una alta mortalidad de especies arbóreas pueden eliminar la mayoría de hongos ECM del ecosistema afectado (Dahlberg 2002). Los fuegos de alta intensidad son comunes tanto en zonas de clima mediterráneo como en los bosques templados de Norte-América (Visser 1995; Torres y Honrubia 1997; Horton et al. 1998; Baar et al. 1999; Dahlberg 2002), aunque existe mucha más información sobre el efecto del fuego en las comunidades de hongos ECM en bosques templados y boreales de América y Europa que en bosques de la cuenca del Mediterráneo (Visser 1995; Horton et al. 1998; Baar et al. 1999; Jonsson et al. 1999; Stendell et al. 1999; Grogan et al. 2000; Dahlberg 2002). La mayoría de los estudios disponibles en la actualidad para el Mediterráneo se basa en la caracterización de las comunidades ECM usando esporocarpos o descripciones morfológicas de puntas de raíces micorrizadas (Torres y Honrubia 1997; De Román y De Miguel 2005; Martín-Pinto et al. 2006). La aplicación de técnicas moleculares está menos extendida aunque existe alguna información para pinares de *Pinus halepensis* Mill. (El Karkouri et al. 2004).

Efecto de los incendios en las comunidades de hongos ECM: propágulos resistentes

La perturbación introducida por el fuego modifica las interacciones competitivas entre las distintas especies de hongos y conlleva la colonización de las áreas afectadas por nuevas especies. Cuando la frecuencia de incendios es muy alta, se intensifica la erosión, la pérdida de cobertura vegetal y el empobrecimiento en nutrientes, lo que puede ir acompañado de la pérdida de hongos esenciales para el re-establecimiento de las comunidades vegetales. En estas situaciones de fuegos de alta intensidad, la capa de materia orgánica desaparece, los suelos son parcialmente esterilizados por el calor, y la deposición de ceniza altera el pH del suelo y la disponibilidad de nutrientes, todo lo cual tiene consecuencias para la estructura y funcionamiento de las comunidades ECM (Grogan et al. 2000). Por ejemplo, en bosques de *Pinus ponderosa* Lows. afectados por el fuego, la biomasa de hongos ectomicorrícicos disminuye significativamente en los horizontes superiores del suelo, que contenían el 73% de la biomasa de hongos micorrícicos antes del fuego (Stendell et al. 1999). Además, las especies de hongos ECM más abundantes antes del incendio son normalmente reducidas a niveles no detectables por el fuego, lo que conlleva un aumento general de la homogeneidad de la comunidad fúngica después del fuego (Stendell et al. 1999). Resultados comparables fueron obtenidos por Martín-Pinto et al. (2006), al estudiar el efecto del fuego en la diversidad y producción de esporocarpos en un bosque de *P. pinaster*. En este caso, el fuego también tuvo un efecto negativo en la diversidad y productividad de la comunidad fúngica y además provocó la aparición de esporocarpos de nuevas especies después del incendio como *Pholiota carbonaria* A.H. Sm. y *Peziza violacea* Pers.

Existen unas pocas especies de hongos ECM, en general del filo Ascomycota, que son muy abundantes después de los incendios. La gran representación de ascomicetos que se observa en las comunidades ECM después de los incendios desaparece en los 6 años siguientes al fuego, dando paso a comunidades dominadas por basidiomicetes (Visser 1995). En concreto, especies pertenecientes al orden Pezizales son comunes en sistemas forestales quemados, y sus esporocarpos (por ejemplo de los géneros *Anthracoia*, *Morchella*, *Peziza*, *Scutellinia*, y *Tricharina*) se encuentran en abundancia en pinares post-incendio (Egger y Paden 1986, Fujimura et al. 2005). Las especies del orden Pezizales parecen ser también dominantes en las etapas tempranas de la sucesión y colonizan rápidamente las plántulas que emergen en la regeneración natural de bosques quemados (Baar et al. 1999; Grogan et al. 2000). Algunas de estas especies producen cuerpos fructíferos hipogeos con esporas de paredes gruesas capaces de resistir los incendios (Tedersoo et al. 2006). Hongos ascomicetos "e-strain", formadores de ectomicorrizas, se pueden encontrar también en abundancia en las plántulas de coníferas tras el incendio de bosques mixtos de *Pinus contorta* Dougl. ex. Loud. y *Abies lasiocarpa* (Hook.) Nutt. (Miller et al. 1998). Estos autores demostraron que había una correlación entre la comunidad fúngica hallada en las puntas micorrizadas de las plántulas de regeneración y la producción de ascocarpos epigeos de los géneros *Morchella*, *Gyromitra*, *Sphaerosporella*, y *Tricharina*, géneros que parecen tener una preferencia por los altos valores de pH del suelo que se encuentran después de los incendios. *Cenococcum geophilum* Fr. es un ascomiceto generalista que no produce cuerpos fructíferos y aparece en gran abundancia en un amplio rango de bosques desde boreales hasta mediterráneos (Taylor y Bruns 1999; Grogan et al. 2000; Koide et al. 2004a; Izzo et al. 2006a; Izzo et al. 2006b). Esta especie puede establecer simbiosis con un amplio rango de especies hospedadoras (Torres y Honrubia 1997), y al igual que el género *Wilcoxina*, es capaz de tolerar condiciones xéricas mediante la formación de esclerocios (Lilleskov et al. 2004). *Cenococcum geophilum* es, por tanto, un miembro de la comunidad de propágulos resistentes cuya abundancia aumenta dramáticamente después de una perturbación importante del ecosistema (Taylor y Bruns 1999).

Dentro de los basidiomicetos, son los géneros *Rhizopogon* y *Suillus* los más comunes en ambientes post-incendio, y aparecen de forma abundante, junto a hongos ascomicetos “e-strain”, en bosques quemados de *P. halepensis* en la cuenca del Mediterráneo (Torres y Honrubia 1997).

Los bancos de esporas y otros propágulos resistentes de hongos ectomicorrícicos juegan un papel determinante en la facilitación de la regeneración después de una perturbación (Taylor y Bruns 1999). La presencia de propágulos de ECM viables durante periodos de tiempo relativamente largos proporciona al ecosistema la oportunidad de recuperarse después de distintos eventos de perturbación. Esto se constata en la composición de la comunidad de hongos ECM establecida después de un incendio, que es un reflejo de la comunidad del banco de esporas del suelo existente antes de esta perturbación (Baar et al. 1999).

Así, propágulos resistentes de especies de los géneros *Rhizopogon* (Basidiomycota), *Tuber* y *Wilcoxina* (Ascomycota) son muy abundantes en el suelo, y representan una fuente importante de inoculante en las primeras etapas tras una perturbación (Baar et al. 1999; Taylor y Bruns 1999). A estas especies se les conoce como los hongos *early-stage*, y colonizan, a partir de la germinación de formas de resistencia, las plántulas que aparecen en las etapas de regeneración post-incendio (Baar et al. 1999; Izzo et al. 2006a). En contraste, los hongos *late-stage* colonizan nuevas raíces a partir de la extensión del micelio ya establecido y que se extiende desde otras raíces (Taylor y Bruns 1999). El término *multi-stage* (Visser 1995) se aplica para identificar las especies que llegan en etapas tempranas de la sucesión y persisten en los bosques maduros. La capacidad de algunos hongos ECM *early-stage* de germinar y ocupar un sitio determinado depende en parte de la ausencia de competidores (Izzo et al. 2006a, b). Así, determinadas especies de *Rhizopogon* son muy abundantes en las plántulas de pinos que emergen en la regeneración natural post-incendio, así como en bioensayos en invernadero con suelo de diferentes etapas del bosque, sin embargo, son minoritarias en las raíces de plantas del bosque maduro (Kjøller y Bruns 2003; Cline et al. 2005). Esta rápida colonización después de una perturbación se debe a una combinación de características presentes en este género de hongos hipogeos, como son fructificación frecuente, dispersión eficiente y la existencia de esporas de vida larga (Molina et al. 1999). Las esporas pueden ser dispersadas por endozoocoria por roedores, aunque su distribución uniforme sugiere que existe una dispersión secundaria por viento y agua después de su deposición en las heces (Johnson 1996; Horton et al. 1998).

La importancia de los propágulos en la regeneración post-incendio de pinares del de la cuenca del Mediterráneo

El éxito de *Pinus pinaster* como colonizador de suelos perturbados puede ser atribuido, al menos en parte, a su amplio rango de compatibilidad con especies de hongos ECM (Pera y Alvarez 1995). La colonización de plántulas que aparecen en la regeneración natural pos-incendio por hongos ECM se produce a partir de esporas y otros propágulos resistentes, pero también desde puntas micorrizadas que pueden permanecer viables durante varios meses tras la muerte del árbol hospedador. Los árboles aislados que permanecen después de la tala de un bosque, o de un incendio, también juegan un papel importante en la colonización de plántulas emergentes por los hongos ECM conservados en las raíces de la vegetación remanente (Perry et al. 1989; Cline et al. 2005). En esta situación, las plántulas emergentes pueden ser colonizadas no solo por especies con propágulos resistentes sino también por hongos típicos de etapas maduras del bosque. Esto fue corroborado en un estudio realizado en un bosque de *P. pinaster* afectado por un incendio en 2003 en Liguria (Italia), donde se observó que la riqueza y diversidad de especies de hongos ECM en las nuevas plántulas disminuía cuando aumentaba la distancia a las manchas de pinar no quemadas (Buscardo et al., datos sin publicar). Las plántulas más próximas a las manchas de pinar que sobrevivieron al fuego fueron colonizadas por hongos típicos de etapas tardías de la sucesión, y, por tanto, de bosques maduros, como *Amanita pantherina* (DC.) Krombh., *Boletus aestivalis* (Paulet) Fr., y *Russula densifolia* (Secr.) Gill.. Esta colonización de plantas jóvenes por *late-stage* hongos puede ser explicada por la conexión de las raíces de estas plántulas con el micelio bien desarrollado del bosque maduro. Especies de hongos *early-stage*, como *Rhizopogon*, se encontraron en más de la mitad de las plántulas analizadas, independientemente de la distancia a manchas conservadas de pinar. La comunidad de ECM asociada a la regeneración natural del pinar está dominada por especies de *Rhizopogon*, típicas de áreas perturbadas, incluso hasta cinco años después del fuego, aunque ya se comienza a ver una lenta transición hacia comunidades ECM más complejas. En el análisis de las plántulas emergentes en los pinares quemados de Liguria también se encontraron miembros de las familias *Thelephoraceae*, *Russulaceae* y *Boletaceae*, que son de los taxa más frecuentes en los bosques de coníferas de Europa y América del Norte (Gardes y Bruns 1996; Horton et al. 1998; Jonsson et al. 1999; Stendell et al. 1999).

El sotobosque de pinares mediterráneos normalmente contiene una gran diversidad de especies arbustivas, que juegan un papel fundamental en la colonización micorrícica de las nuevas plántulas después de una perturbación. Muchos de estos arbustos pertenecen a la familia *Cistaceae*, con especies serotínicas que producen semillas que resisten y/o dependen del fuego para germinar, o a la familia *Ericaceae*, con especies capaces de rebrotar después de un incendio. La supervivencia de especies micorrícicas compatibles con *P. pinaster* en las raíces de estas especies arbustivas permite que funcionen como fuente de inóculo natural disponible en la regeneración del pinar. Este papel de los arbustos como puentes entre la red

micorrícica y las plántulas de pino está reconocido como un proceso esencial en la regeneración natural y recibe el nombre de *'boot-strapping'* (Perry et al. 1989). Sin embargo, como muestran nuestros resultados en Liguria, la presencia de una gran cobertura arbustiva después de una perturbación puede tener efectos negativos en la regeneración del pinar debido a la competencia entre los rebrotes del arbusto y las plántulas de pino (**Fig. 2**).



Fig. 2. Regeneración de arbustos ericáceos y cistáceos rebrotadores en un bosque de *Pinus pinaster* afectado por el fuego en Liguria, Italia. Esta cobertura arbustiva puede tener efectos negativos en la regeneración del pinar debido a la competencia entre los rebrotes del arbusto y las plántulas de pino.

Los datos obtenidos hasta la fecha muestran que los pinares mediterráneos tienen un alto grado de resiliencia a los incendios, y que esa resiliencia está basada en la adaptación de la biología de plantas y hongos ECM a las perturbaciones impuestas por el fuego (Visser 1995). Sin embargo, los cambios actuales en el régimen de incendios en la cuenca del Mediterráneo, y, especialmente el aumento de su frecuencia, podrían estar minando la resiliencia de estos ecosistemas. En este contexto, es necesario entender mejor la importancia funcional de los hongos ECM en la dinámica de los ambientes propensos al fuego, conocimiento fundamental para el desarrollo de mejores estrategias de gestión de los bosques mediterráneos.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido posible gracias a la beca predoctoral concedida a Erika Buscardo (SFRH/BD/21730/2005) por la FCT (*"Fundação para a Ciência e a Tecnologia"*) del *"Ministerio de Ciencia, Tecnologia e Ensino Superior"* de Portugal.

Bibliografía

- Agerer, R. 2001. Exploration types of ectomycorrhizae. *Mycorrhiza* 11:107-114.
- Baar, J., Horton, T.R., Kretzer, A.M., Bruns, T.D. 1999. Mycorrhizal colonization of *Pinus muricata* from resistant propagules after a stand-replacing fire. *New Phytologist* 143:409-418.
- Brundrett, M. 2002. Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytologist* 154:275-304.
- Brundrett, M. 2004. Diversity and classification of mycorrhizal associations. *Biological Reviews* 79:473-495.

- Bruns, T.D. 1995. Thoughts on the processes that maintain local species diversity of ectomycorrhizal fungi. *Plant Soil* 170:63-73.
- Cline, E.T., Ammirati, J.F., Edmonds, R.L. 2005. Does proximity to mature trees influence ectomycorrhizal fungus communities of Douglas-fir seedlings? *New Phytologist* 166:993-1009.
- Dahlberg, A. 2002. Effects of fire on ectomycorrhizal fungi in Fennoscandian boreal forests. *Silva Fennica* 36:69-80.
- De Román, M., De Miguel, A.M. 2005. Post-fire, seasonal and annual dynamics of the ectomycorrhizal community in a Quercus ilex L. forest over a 3-year period. *Mycorrhiza* 15:471-482.
- Dickie, I.A., Koide, R.T., Steiner, K.C. 2002. Influences of established trees on mycorrhizas, nutrition, and growth of Quercus rubra seedlings. *Ecological Monographs* 72:505-521.
- El Karkouri, K., Martin, F., Mousain, D. 2004. Diversity of ectomycorrhizal symbionts in a disturbed Pinus halepensis plantation in the Mediterranean region. *Annals of Forest Science* 61:705-710.
- Egger, K.N. Paden, J.W. 1986. Biotrophic association between lodgepole pine seedlings and post-fire ascomycetes (Pezizales) in monoxenic culture. *Canadian Journal of Botany* 64:2719-2725.
- Fernandes, P.M., Rigolot, E. 2007. The fire ecology and management of maritime pine (Pinus pinaster Ait.). *Forest Ecology and Management* 241:1-13.
- Fujimura, K.E., Smith, J.E., Horton, T.R., Weber, N.S., Spatafora, J.W. 2005. Pezizalean mycorrhizas and sporocarps in ponderosa pine (Pinus ponderosa) after prescribed fires in eastern Oregon, USA. *Mycorrhiza* 15:79-86.
- Gardes, M., Bruns, T.D. 1996. Community structure of ectomycorrhizal fungi in a Pinus muricata forest: above- and below-ground views. *Canadian Journal of Botany* 74:1572-1583.
- Grogan, P., Baar, J., Bruns, T.D. 2000. Below-ground ectomycorrhizal structure in a recently burned bishop pine forest. *Journal of Ecology* 88:1051-1062.
- Horton, T.R., Bruns, T.D. 2001. The molecular revolution in ectomycorrhizal ecology: peeking into the black-box. *Molecular Ecology* 10:1855-1871.
- Horton, T.R., Cázares, E., Bruns, T.D. 1998. Ectomycorrhizal, vesicular-arbuscular and dark septate fungal colonization of bishop pine (Pinus muricata) seedlings in the first 5 months of growth after wildfire. *Mycorrhiza* 8:11-18.
- Izzo, A., Canright, M., Bruns, T.D. 2006a. The effects of heat treatments on ectomycorrhizal resistant propagules and their ability to colonize bioassay seedlings. *Mycological Research* 110:196-202.
- Izzo, A., Nguyen, D.T., Bruns, T.D. 2006b. Spatial structure and richness of ectomycorrhizal fungi colonizing bioassay seedlings from resistant propagules in Sierra Nevada forest: comparisons using two hosts that exhibit different seedling establishment patterns. *Mycologia* 98:374-383.
- Johnson, C.N. 1996. Interactions between mammals and ectomycorrhizal fungi. *Trends in Ecology and Evolution* 11:503-507.
- Johnson, D., Ijdo, M., Genney, D.R., Anderson, I.C., Alexander, I.J. 2005. How do plants regulate the function, community structure, and diversity of mycorrhizal fungi? *Journal of Experimental Botany* 56:1751-1760.
- Jonsson, L., Dahlberg, A., Nilsson, M.-C., Zackrisson, O., Kårén, O. 1999. Ectomycorrhizal fungal communities in late-successional Swedish boreal forests, and their composition following wildfire. *Molecular Ecology* 8:205-215.
- Kernaghan, G., Sigler, L., Khasa, D. 2003. Mycorrhizal and root endophytic fungi of containerized Picea glauca seedlings assessed by rDNA sequence analyses. *Microbial Ecology* 45:128-136.
- Kjøller, R., Bruns, T.D. 2003. Rhizopogon spore bank communities within and among California pine forests. *Mycologia* 95:603-613.

- Kjøller, R. 2006. Disproportionate abundance between ectomycorrhizal root tips and their associated mycelia. *FEMS Microbiology Ecology* 58:214-224.
- Koide, R.T., Xu, B., Sharda, J. 2004a. Contrasting below-ground views of an ectomycorrhizal fungal community. *New Phytologist* 166:251-262.
- Koide, R.T., Xu, B., Sharda, J., Lekberg, Y., Ostiguy, N. 2004b. Evidence of species interactions within an ectomycorrhizal fungal community. *New Phytologist* 165:305-316.
- Lilleskov, E.A., Bruns, T.D., Horton, T.R., Taylor, D.L., Grogan, P. 2004. Detection of forest stand-level spatial structure in ectomycorrhizal fungal communities. *FEMS Microbiology Ecology* 49:319-332.
- Martín-Pinto, P., Vaquerizo, H., Peñalver, F., Olaizola, J. 2006. Early effects of a wildfire on the diversity and production of fungal communities in Mediterranean vegetation types dominated by Cistus ladanifer and Pinus pinaster in Spain. *FEMS Microbiology Ecology* 225:296-305.
- Miller, S.L., McClean, M., Stanton, N.L., Williams, S.E. 1998. Mycorrhization, physiognomy, and first-year survivability of conifer seedlings following natural fire in Grand Teton National Park. *Canadian Journal of Forest Research* 28:115-122.
- Molina, R., Trappe, J.M., Grubisha, L.C., Spatafora, J.W. 1999. Rhizopogon. En: Cairney, J., Chambers, S. (Eds.). *Ectomycorrhizal fungi: key genera in profile*, pp. 129-161. Springer-Verlag, Heidelberg, Germany.
- Newsham, K.K., Fitter, A.H., Watkinson, A.R. 1995. Multi-functionality and biodiversity in arbuscular mycorrhizas. *Trends in Ecology and Evolution* 10, 407-411.
- Pausas, J.G. 1999. Response of plant functional types to changes in the fire regime in Mediterranean ecosystems: A simulation approach. *Journal of Vegetation Science* 10:717-722.
- Pera, J., Alvarez, I.F. 1995. Ectomycorrhizal fungi of Pinus pinaster. *Mycorrhiza* 5:193-200.
- Perry, D.A., Amaranthus, M.P., Borchers, J.G., Borchers, S.L., Brainerd, R.E. 1989. Bootstrapping in ecosystems. *Bioscience* 39:230-237.
- Read, D.J. 1994. The ecophysiology of mycorrhizal symbioses with special reference to impacts upon plant fitness. En: Press, M.C., Scholes, J.D., Barker, M.G. (Eds.), *Physiological Plant Ecology*, pp. 133-152. Blackwell Science, Oxford, UK.
- Richard, F., Millot, S., Gardes, M., Selosse, M-A. 2005. Diversity and specificity of ectomycorrhizal fungi retrieved from an old-growth Mediterranean forest dominated by Quercus ilex. *New Phytologist* 166:1001-1023.
- Simard, S.W., Jones, M.D., Durall, D.M. 2002. Carbon and nutrient fluxes within and between mycorrhizal plants. En: van der Heijden, M.G.A., Sanders, I.R. (Eds.), *Mycorrhizal Ecology*, pp. 33-74, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, Germany.
- Smith, S.E., Read, D.J. 1997. *Mycorrhizal symbiosis*, 2nd edition, Academic Press, London, UK.
- Söderström, B. 2002. Challenges for mycorrhizal research into the new millennium. *Plant and Soil* 244:1-7.
- Stendell, E.R., Horton, T.R., Bruns, T.D. 1999. Early effects of prescribed fire on the structure of the ectomycorrhizal fungus community in a Sierra Nevada ponderosa pine forest. *Mycological Research* 103:1353-1359.
- Tapias, R., Climent, J., Pardos, J.A., Gil, L. 2004. Life histories of Mediterranean pines. *Plant Ecology* 171:53-68.
- Tapias, R., Gil, L., Fuentes-Utrilla, P., Pardos, J.A. 2001. Canopy seed banks in Mediterranean pines of south-eastern Spain: a comparison between Pinus halepensis Mill., P. pinaster Ait., P. nigra Arn. and P. pinea L. *Journal of Ecology* 89:629-638.
- Taylor, D.L., Bruns, T.D. 1999. Community structure of ectomycorrhizal fungi in a Pinus muricata forest: minimal overlap between the mature forest and resistant propagule communities. *Molecular Ecology* 8:1837-1850.
- Tedersoo, L., Hansen, K., Perry, B.A., Kjøller, R. 2006. Molecular and morphological diversity of pezizalean ectomycorrhiza. *New Phytologist* 170:581-596.

Torres, P., Honrubia, M. 1997. Changes and effects of a natural fire on ectomycorrhizal inoculum potential of soil in a Pinus halepensis forest. *Forest Ecology and Management* 96:189-196.

Visser, S. 1995. Ectomycorrhizal fungal succession in jack pine stands following wildfire. *New Phytologist* 129:389-401.