

## 2. Tiempo de setas: estudiando la influencia del cambio climático en los hongos del Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido

**Sergio de Miguel**

Universidad de Lleida (UdL)  
Unidad Mixta de Investigación CTFC -  
AGROTECNIO -CERCA

**Marta Goberna**

Instituto Nacional de Investigación y  
Tecnología Agraria y Alimentaria (INIA-  
CSIC)

**Fernando Martínez Peña**

Centro de Investigación y Tecnología  
Agroalimentaria de Aragón (CITA)

**Ana Rincón**

Instituto de Ciencias Agrarias (ICA-CSIC)

**Mihai Tanase**

Universidad de Alcalá (UAH)

**Cristina Aponte**

Instituto Nacional de Investigación  
y Tecnología Agraria y Alimentaria  
(INIA-CSIC)



### 1. Introducción

Los ecosistemas forestales albergan una inmensa diversidad de hongos, un reino hiperdiverso que habitualmente supera en riqueza a la flora y fauna, pero cuya naturaleza críptica e inconspícua hace que formen parte de lo que habitualmente conocemos como «diversidad oculta» (Hawksworth y Lücking, 2017; Wardle, 2014; Tedersoo, 2014; Montagna, 2018). Los hongos no hacen ruido, viven bajo el suelo y, salvo aquellos que fructifican, apenas se ven a simple vista. Por este motivo, las comunidades fúngicas a menudo quedan en un segundo plano a pesar de que los hongos del suelo de los ecosistemas forestales desempeñan un papel clave en la provisión de múltiples servicios ecosistémicos (de-Miguel *et al.*, 2014; Tomao *et al.*, 2017, 2020), cumpliendo importantes funciones ecológicas y socioeconómicas (Pérez-Izquierdo *et al.*, 2017; 2019, Rincón *et al.*, 2021; Martínez de Aragón *et al.*, 2011).

Desde el punto de vista de sus estrategias tróficas, los hongos del suelo se dividen en tres grandes grupos funcionales: simbióticos, saprófitos y patógenos (Taylor y Sinsabaugh, 2015; Lebreton *et al.*, 2021). Los hongos simbióticos, también conocidos como micorrícicos, establecen relaciones mutualistas con las plantas huésped (Smith y Read, 2010). Mediante esta relación, algunas veces facultativa, pero en muchos casos obligatoria para el huésped (Molina *et al.*, 1992), la planta obtiene del hongo micorrícico nutrientes y agua, así como protección frente a estrés ambiental (ej. enfermedades, parásitos, sequía y metales pesados) y a cambio proporciona a los hongos carbohidratos procedentes de la fotosíntesis (Smith y Read, 2010; Rillig y Mummey, 2006; Miransari, 2010). Los bosques templados, como es el caso del Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido (PNOMP), formados por ejemplo por pinos, abetos, hayas y robles, dependen de esta interacción simbiótica con los hongos del suelo para su nutrición (Smith y Read, 2010; Steidinger *et al.*, 2019), hasta el punto que se estima que en dichos ecosistemas los hongos micorrícicos pueden llegar a proporcionar el 80% del nitrógeno y 75% del fósforo adquirido por los árboles (Van Der Heijden *et al.*, 2008). Los hongos saprófitos juegan un papel crucial en los ciclos biogeoquímicos (Dighton, 2016) siendo una pieza clave en el ciclo del carbono (Barron, 2003; Bardgett *et al.*, 2008). Estos hongos solubilizan el sustrato orgánico colonizado y posteriormente absorben el carbono y los nutrientes disueltos, contribuyendo así de forma determinante al proceso de descomposición de la materia orgánica y reciclaje de nutrientes en el ecosistema (Talbot *et al.*, 2015). Finalmente, los hongos patógenos sustraen los nutrientes y carbohidratos de árboles vivos a los que ocasionan daños e incluso a veces, la muerte (Dighton, 2016; Philpott *et al.*, 2014). Estos hongos extienden sus micelios por el suelo para alcanzar nuevos árboles (Piri, 1996; Baldrian, 2008) y participan de forma esencial en la dinámica natural de los ecosistemas forestales (Holdenrieder *et al.*, 2004). La susceptibilidad de los árboles huésped a los patógenos varía entre especies, genotipos y edades, por lo que la mortalidad derivada de hongos patógenos puede ser clave en la dinámica de crecimiento, mortalidad, regeneración, sucesión y biodiversidad forestal (Ostry y Laflamme, 2009). Los hongos del suelo, además de tener un papel central en el funcionamiento ecológico de los ecosistemas forestales, poseen un alto valor socioeconómico, reportando beneficios económicos directos y promoviendo el desarrollo socioeconómico (Martínez de Aragón *et al.*, 2011; de Frutos *et al.*, 2012). De esta manera, los hongos micorrícicos (ej. niscalos, rebozuelos, boletos, trufas), saprófitos (ej. champiñón silvestre, seta de cardo, matacandil) y parásitos (ej. hongo de miel) contribuyen también a la provisión de servicios ecosistémicos culturales y de aprovisionamiento.

Habida cuenta de la importancia de las comunidades fúngicas del suelo forestal, resulta obvio que cambios en la composición de estas comunidades, su diversidad y su productividad pueden tener impactos considerables en el funcionamiento del ecosistema forestal y en la provisión de múltiples servicios ecosistémicos (Chen *et al.*, 2018). Las variaciones climáticas pueden promover cambios significativos en las comunidades fúngicas del suelo (Bahram *et al.*, 2012; Truong *et al.*, 2019; Rincón *et al.*, 2015) que son especialmente vulnerables frente al calentamiento global (Steidinger *et al.*, 2019; Morera *et al.*, 2022) y, al mismo tiempo, un indicador biológico de dichos cambios. El impacto del cambio climático en las comunidades de micorrizas podría alterar su relación mutualista limitando los beneficios que aportan a las plantas huésped y con ello disminuyendo la capacidad de resiliencia de las masas forestales ante la creciente aridez asociada al cambio climático (Pickles y Simard, 2017). En esta línea, los cambios en las comunidades micorrícicas podrían llegar a reducir la capacidad de almacenamiento de carbono por parte de los ecosistemas forestales del planeta, limitando su papel mitigador del cambio climático, contribuyendo así al círculo vicioso del calentamiento global (Steidinger *et al.*, 2019). A su vez, se estima que cambios en la diversidad de hongos saprófitos puede alterar los procesos de descomposición y ciclos de carbono y nutrientes en el ecosistema (LeBauer, 2010; van der Wal *et al.*, 2013; Setälä y McLean, 2004). Y por lo que respecta a los hongos patógenos, la llegada de especies exóticas y/o especialmente virulentas unidas a la mayor frecuencia de situaciones de estrés ambiental que debiliten al arbolado puede resultar en un grave problema de salud para los ecosistemas forestales tal y como hoy los conocemos (Wingfield *et al.*, 2001; Marçais y Breda, 2006).

En resumen, los hongos juegan un papel clave en el funcionamiento y conservación de los sistemas forestales, por lo que su estudio y seguimiento resulta crucial para la gestión y conservación de la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas forestales, así como para el mantenimiento de los servicios ecosistémicos que ofrecen. En ese sentido, los Parques Nacionales de montaña como el PNOMP no solamente representan el paradigma de la conservación de los bosques y de las comunidades fúngicas (Dahlberg *et al.*, 2010), sino que además constituyen un escenario sin parangón para poder estudiar en impacto del cambio climático sobre los hongos en ausencia de otras perturbaciones de origen antropogénico.

En este contexto se desarrolla el proyecto «Tiempo de Setas: El impacto del cambio climático en las comunidades de hongos del suelo en Parques Nacionales de montaña» (2711/2021), financiado por el Organismo Autónomo de Parques Nacionales y el Ministerio de Innovación y Ciencia. El proyecto, centrado en el PNOM y otros

Parques Nacionales de montaña, comenzó en Diciembre de 2022 y tiene como objetivos: 1) Cuantificar el impacto del clima en la diversidad y composición de las comunidades de hongos del suelo, 2) Evaluar el efecto directo e indirecto del clima en la producción de carpóforos (las setas o cuerpos fructíferos que producen numerosas especies de hongos), y 3) Estimar el cambio en la estructura de las comunidades fúngicas y la producción de carpóforos en distintos escenarios climáticos. Los resultados del proyecto contribuirán al conocimiento del impacto del calentamiento global sobre los hongos y, por ende, sobre el conjunto de los ecosistemas forestales de los PPNN de montaña mediante la metodología de seguimiento y análisis que describimos a continuación.

## **2. Material y métodos**

### **Diseño de la metodología**

Para alcanzar los objetivos mencionados anteriormente, el proyecto combina distintos enfoques metodológicos, incluyendo un estudio descriptivo de campo, el análisis de series de datos espacio-temporales y la modelización y clasificación espacial. Los métodos y técnicas detallados a continuación incluyen sistemas de información geográfica para identificar las zonas de muestreo, métodos moleculares (amplificación de marcadores moleculares y secuenciación masiva) para identificar las especies de hongos de muestras de suelo, armonización y análisis de grandes bases de datos mediante modelos de ecuaciones estructurales, y técnicas de teledetección pasiva (óptica) y activa (radar, lidar) para la extracción de variables ambientales. El proyecto pretende por tanto abordar el estudio integrado de todos los componentes que interactúan en la dinámica de las comunidades fúngicas forestales —con una perspectiva multidisciplinar que abarca desde registros observacionales y remotos hasta modelización—, que permitirá desgranar la influencia directa e indirecta del clima sobre los hongos y realizar predicciones útiles para la toma de decisiones en las áreas de los PPNN de montaña y, en particular del PNOMP, en función de diferentes escenarios de cambio climático.

### **Estudio de las comunidades de hongos del suelo en el PNOMP**

El diseño experimental consistió en 6 gradientes altitudinales (3 en exposición norte y 3 en exposición sur) que cubren el rango de distribución de los bosques *Pinus sylvestris* L. en el Parque Nacional y su zona de influencia. En cada gradiente, se marcaron tres transectos horizontales correspondientes a la zona alta (1600-1800 m), media (1400-1600 m) y baja

(1200-1400 m) de la distribución de este ecosistema forestal (Figura 1). A su vez, en cada transecto se situaron tres parcelas circulares de muestreo de 0.1ha (18m radio) a 50 m de distancia entre sí. En total, 54 parcelas de muestreo en el PNOMP. Este mismo diseño se aplicó en otros dos Parques Nacionales de montaña: Sierra Nevada y Sierra de Guadarrama.

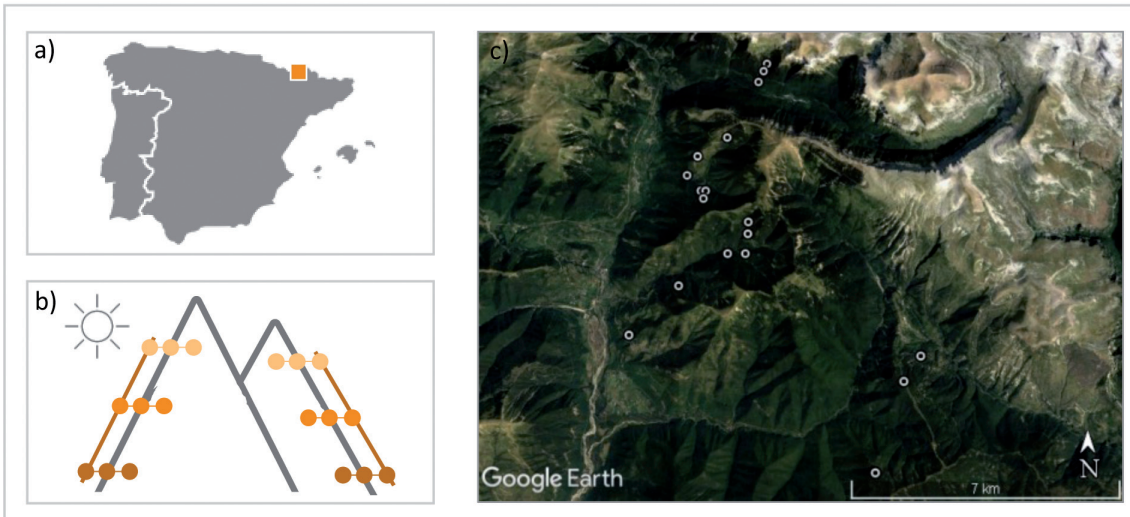


Figura 1. Diseño del muestreo para el estudio del impacto del cambio climático sobre las comunidades de hongos en el PNOMP. a) Localización del PNOM, b) Esquema del muestreo a largo de gradientes altitudinales en laderas norte y sur, transectos horizontales a cotas alta, media y bajas del rango de distribución de *Pinus sylvestris*, y tres parcelas de muestreo en cada transecto. 3) Localización de los transectos muestreados en el PNOMP (6 gradientes x 3 transectos).

El muestreo se realizó en otoño de 2022. En cada parcela circular se tomaron cinco sub-muestras de suelo de 0 a 10 cm de profundidad (una en el centro y las otras cuatro a 2.5 metros en los cuatro puntos cardinales). Las sub-muestras se combinaron en una única muestra por parcela que se mantuvo en frío y fue transportada al laboratorio. Una vez allí, cada muestra se dividió en dos fracciones, una de las cuales se congeló y almacenó para análisis molecular (para conocer la composición de la comunidad fúngica a partir del ADN de hongos del suelo) y la otra se secó al aire para caracterización física y química de suelo (pH, conductividad eléctrica, contenido en materia orgánica, concentración de macro y micronutrientes y textura). En cada parcela se estimó, además, el área basimétrica y la densidad de la masa forestal, y se cuantificó la cobertura de especies vegetales leñosas arbóreas y arbustivas mediante el método de interceptación lineal a lo largo de los radios Norte, Sur, Este y Oeste de la circunferencia que delimitaba cada parcela (Figura 2).





Figura 2. Toma de muestras y datos en el PNOMP. De izquierda a derecha, extracción de muestras del suelo, medidas para la estima del área basimétrica, evaluación de la cobertura arbustiva mediante transecto lineal.

Para el análisis molecular se realizará la extracción de ADN total del suelo mediante el kit DNeasy PowerSoil HTP 96 Kit (Qiagen) y se secuenciará la región ribosómica el ITS con cebadores específicos de hongos. Los amplicones secuenciados serán comparados con las secuencias existentes en las bases de datos nucleotídicas de referencia GENBANK (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank>) y UNITE (<http://unite.ut.ee/>) para determinar su clasificación taxonómica y la base de datos FUNGUILD (<http://www.funguild.org/>) para clasificar las secuencias en grupos funcionales (Nguyen *et al.*, 2016).

Las variables climáticas y topográficas de cada parcela se extraerán de bases de datos espaciales (ej. Atlas Climático Digital de la Península Ibérica, Modelos Digitales de Terreno). Los datos referentes a la vegetación y la humedad se obtendrán de imágenes de sensores remotos: las series temporales del sensor óptico LANDSAT se usan para estimar productividad a través de los índices espectrales (ej. NDVI) (Olano *et al.*, 2020). Los sensores Lidar aeroportados (vuelos nacionales PNOA-LiDAR, 2009, 2015) proporcionan información precisa sobre la estructura vertical del bosque (Tanase *et al.*, 2013) lo cual permite estimar también cómo los hongos se ven afectados por diferentes estructuras forestales (Pascual y de-Miguel, 2022), mientras que las series temporales de los sensores de radar de apertura sintética permiten evaluar cambios en la estructura del bosque (Tanase *et al.*, 2018) así como información de la humedad del suelo y la vegetación (Tanase *et al.*, 2015; Olano *et al.*, 2020).

La influencia de las condiciones climáticas en las diversidad y composición taxonómica y funcional de las comunidades de hongos del suelo se analizará mediante técnicas multivariantes de ordenación de comunidades que permitan visibilizar los cambios composicionales, y modelos mixtos y análisis de partición de la varianza que

muestren la importancia relativa de las diversas variables predictoras (Figura 1). Además, se identificarán los taxones más susceptibles a los cambios en las condiciones climáticas.

### **Obtención y análisis de bases de datos de hongos existentes en España**

Para evaluar el efecto directo e indirecto del clima en la producción de carpóforos de hongos se recopilaron bases de datos existentes de diversidad y productividad de carpóforos procedentes de bosques de *P. sylvestris* de Cataluña, Castilla y León, Andalucía y Navarra. Dicha información se analizará junto con información del clima, la productividad y estructura de la vegetación y las condiciones edáficas mediante modelos predictivos basados en algoritmos de inteligencia artificial para determinar la importancia relativa de las variables predictoras en la diversidad y productividad de carpóforos (Morera *et al.*, 2021). Entre las variables climáticas se incluirá la precipitación y la temperatura a diversas escalas temporales, así como la ocurrencia e intensidad de eventos extremos. Además, se trabajará con modelos de ecuaciones estructurales para testar y cuantificar, además, el efecto indirecto que el clima ejerce a través de la vegetación.

### **Modelización de la estructura de las comunidades fúngicas y la producción de carpóforos en distintos escenarios climáticos.**

En base a los resultados obtenidos sobre las comunidades fúngicas del suelo y la producción de carpóforos se parametrizarán modelos de predicción con los que se generarán mapas espacialmente explícitos de diversidad, composición y productividad de carpóforos para el ecosistema de *P. sylvestris* del PNOMP y otros parques nacionales de montaña mencionados anteriormente. Las predicciones se realizarán utilizando tanto datos climáticos actuales, como datos climáticos derivados de las proyecciones de cambio climático para los periodos 2046-2061, 2081-2100 y los escenarios climáticos RCP 4.5 y 8.5 (Pachauri *et al.*, 2014). Estos escenarios climáticos hacen referencia a trayectorias de concentración de gases invernadero y esfuerzos de mitigación que se relacionan con variaciones más pronunciadas en la temperatura y la precipitación. La comparación entre las predicciones permitirá detectar las especies y grupos de hongos más vulnerables, así como ubicar las principales zonas de cambio y clasificarlas atendiendo a su magnitud.

## **3. Resultados preliminares y discusión**

Durante este primer año de proyecto se han realizado los muestreos en el PNOMP y los otros parques nacionales de montaña (PN Sierra Nevada y PN Sierra de Guadarrama) y

se han obtenido todos los datos complementarios. En los siguientes dos años se procederá al análisis de los datos y la elaboración de los resultados y conclusiones, respondiendo a los objetivos de investigación del proyecto.

Resultados preliminares, basados en la modelización de algunas de las bases de datos ya existentes, han permitido explorar ya en el marco del proyecto posibles impactos del cambio climático pasado y futuro sobre las comunidades fúngicas en pinares de montaña (Morera *et al.*, 2022). Concretamente se utilizó la información de más de un centenar de parcelas permanentes de muestreo (10m x 10m) distribuidas por pinares en Cataluña y muestreados semanalmente durante la época de mayor fructificación de los hongos (entre junio y diciembre) desde 1997 hasta 2020. Los valores de productividad anual de carpóforos de esta red de parcelas junto con la información obtenida de la red de estaciones meteorológicas se emplearon para parametrizar modelos de aprendizaje automático (*machine learning*) basados en el algoritmo de *random forest* para estimar la productividad total anual de carpóforos, así como de diferentes grupos funcionales como los hongos micorrícicos y saprofitos. Con estos modelos y los registros meteorológicos históricos y las proyecciones climáticas futuras basadas en los resultados de la iniciativa EURO-CORDEX se predijo la productividad anual de carpóforos de forma espacialmente explícita desde 1976 al 2100 para diferentes pisos bioclimáticos con una resolución de 1 km<sup>2</sup>.

Estas predicciones mostraron que el cambio climático reduce la productividad anual de carpóforos, siendo precisamente los bosques subalpinos como los del PNOMP los más afectados. En el escenario de cambio climático más severo se observó una reducción en la productividad de hongos de hasta un 50%, mientras que en escenarios con cambios en el clima menos severos la reducción de la productividad no superaría el 20% y sucedería de forma más localizada. Se observaron diferencias en los efectos sobre los distintos grupos funcionales, de manera que, si bien se prevé una disminución de la productividad de hongos micorrícicos (los cuales representan la mayor parte de la biomasa total de carpóforos), los hongos saprófitos no se verían tan afectados (Figura 3). Estos resultados ponen de relevancia la complejidad de los impactos del cambio climático sobre la productividad y abundancia fúngicas a escala de paisaje, con efectos dependientes de las condiciones climáticas pasadas y futuras, así como de las diferencias en los requerimientos ecológicos de los ecosistemas forestales y los hongos en diferentes pisos bioclimáticos. Todo ello incide en la necesidad de anticiparse a estos cambios y desarrollar estrategias de gestión y conservación adaptativa al cambio climático orientadas a mantener el importante papel de los hongos en el funcionamiento del ecosistema y en la provisión de servicios ecosistémicos, incluyendo también el rol de los hongos en la mitigación y adaptación al cambio climático. Estos resultados preliminares del proyecto son un primer paso para



poder estimar y predecir los impactos del cambio climático sobre las comunidades de hongos del suelo en el PNOMP y otros parques nacionales de montaña de España.

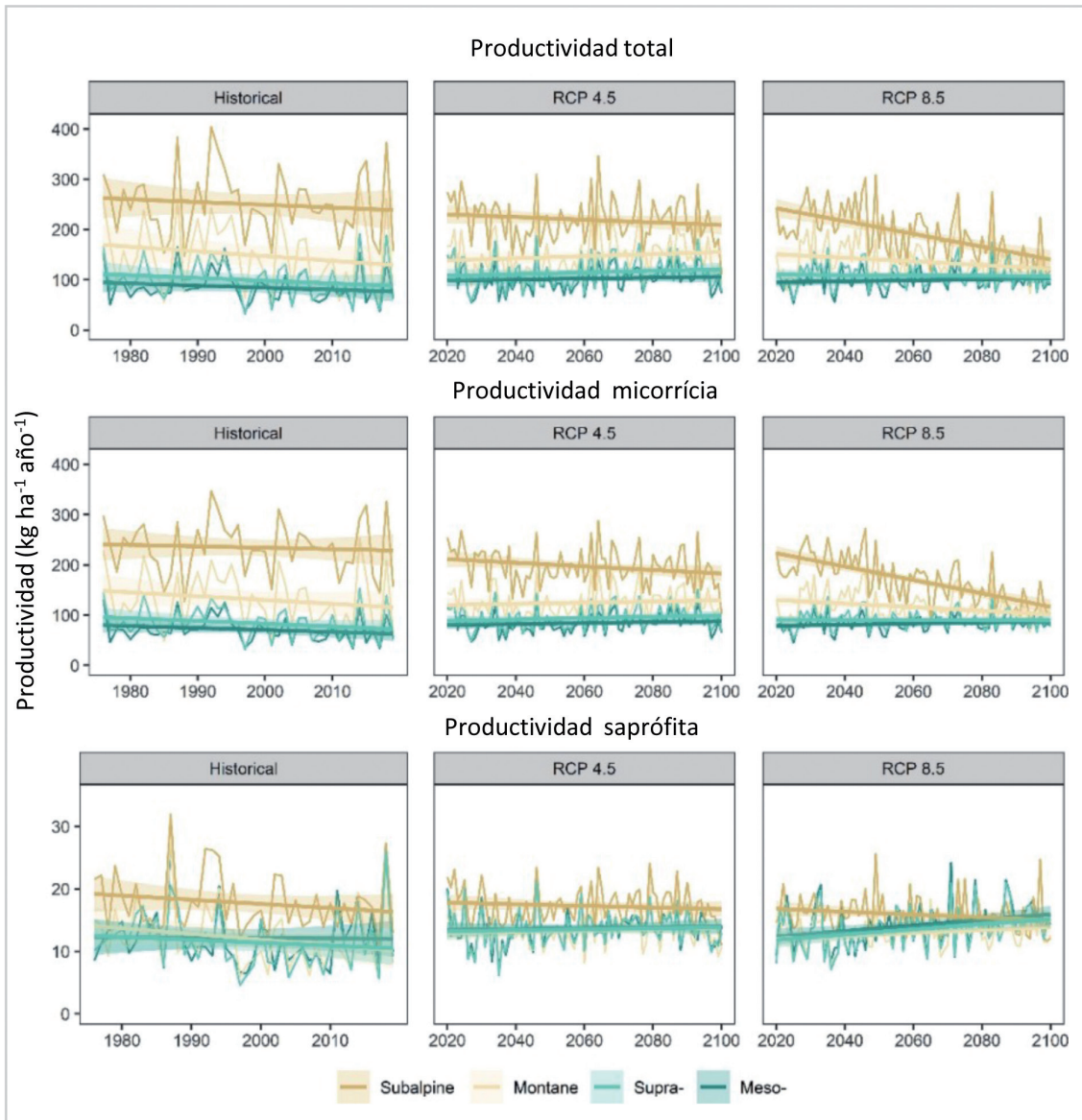


Figura 3. Impacto del cambio climático sobre la abundancia/productividad total de hongos, así como de diferentes grupos funcionales (micorrícicos y saprófitos), en el pasado, e impacto previsto para diferentes escenarios de cambio climático (RCP 4.5 y 8.5) (Fuente: Morera *et al.*, 2022).

## Referencias

- BAHRAM, M., PÖLME, S., KÖLJALG, U., ZARRE, S. & TEDERSOO, L. (2012), «Regional and local patterns of ectomycorrhizal fungal diversity and community structure along an altitudinal gradient in the Hyrcanian forests of northern Iran». *New Phytologist*, 193, 465-473.
- CHEN, W., KOIDE, R. T. & EISSENSTAT, D. M. (2018), «Nutrient foraging by mycorrhizas: from species functional traits to ecosystem processes». *Functional Ecology*, 32, 858-869.
- CONTRERAS, A. I. B., EDE, F., WAYMOUTH, V., MILLER, R. E. & APONTE, C. (2020), «Revegetation technique changes root mycorrhizal communities: the advantage of direct seeding over transplanting tube-stock in riparian ecosystems». *Plant Ecology*, 221, 813-828.
- DAHLBERG, A., GENNEY, D. R. & HEILMANN-CLAUSEN, J. (2010), «Developing a comprehensive strategy for fungal conservation in Europe: current status and future needs». *Fungal Ecology*, 3, 50-64.
- DE-MIGUEL, S., BONET, J. A., PUKKALA, T. & MARTÍNEZ DE ARAGÓN, J. (2014), «Impact of forest management intensity on landscape-level mushroom productivity: A regional model-based scenario analysis». *Forest Ecology and Management*, 330, 218-227.
- MARTÍNEZ DE ARAGÓN, J. M., RIERA, P., GIERGICZNY, M. & COLINAS, C. (2011), «Value of wild mushroom picking as an environmental service». *Forest Policy and Economics*, 13, 419-424.
- DE FRUTOS MADRAZO, P., PEÑA, F. M. & LALEONA, S. E. (2012), «Edible wild mushroom tourism as a source of income and employment in rural areas. The case of Castilla y León». *Forest systems*, 21, 81-98.
- DIGHTON, J. (2016), *Fungi in ecosystem processes*. CRC Press.
- HAWKSWORTH, D.L. & LÜCKING, R. (2017), «Fungal diversity revisited: 2.2 to 3.8 million species». *Microbial Spectrum* 5(4), 1-17.
- HOLDENRIEDER, O., PAUTASSO, M., WEISBERG, P. J. & LONSDALE, D. (2004), «Tree diseases and landscape processes: the challenge of landscape pathology». *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 446-452.
- LAUBER, C. L., STRICKLAND, M. S., BRADFORD, M. A. & FIERER, N. (2008), «The influence of soil properties on the structure of bacterial and fungal communities across land-use types». *Soil Biology and Biochemistry*, 40, 2407-2415.
- LEBAUER, D. S. (2010), «Litter degradation rate and  $\beta$ -glucosidase activity increase with fungal diversity». *Canadian Journal of Forest Research*, 40, 1076-1085.

- LEBRETON, A, ZENG, Q, MIYAUCHI, S, KOHLER, A, DAI, Y & MARTIN, F. (2021). «Evolution of the Mode of Nutrition in Symbiotic and Saprotrophic Fungi in Forest Ecosystems». *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 2021. 52:385-404.
- MARÇ AIS, B. & BREDÁ, N. (2006), «Role of an opportunistic pathogen in the decline of stressed oak trees». *Journal of Ecology*, 94, 1214-1223.
- MIRANSARI, M. (2010), «Contribution of arbuscular mycorrhizal symbiosis to plant growth under different types of soil stress». *Plant Biology*, 12, 563-569.
- MOLINA, R., MASSICOTTE, H. & TRAPPE, J. M. (1992), «Specificity phenomena in mycorrhizal symbioses: community-ecological consequences and practical implications». En *Mycorrhizal functioning: an integrative plant-fungal process*. Allen M (ed.). Chapman and Hall, New York, pp. 357-423.
- MONTAGNA, M., BERRUTI, A., BIANCIOTTO, V., CREMONESI, P., GIANNICO, R., GUSMEROLI, F., LUMINI, E., PIERCE, S., PIZZI, F. & TURRI, F. (2018), «Differential biodiversity responses between kingdoms (plants, fungi, bacteria and metazoa) along an Alpine succession gradient». *Molecular Ecology*, 27, 3671-3685.
- MORERA, A., MARTÍNEZ DE ARAGÓN, J., BONET, J. A., LIANG, J. & DE-MIGUEL, S. (2021), «Performance of statistical and machine learning-based methods for predicting biogeographical patterns of fungal productivity in forest ecosystems». *Forest Ecosystems*, 8, 21.
- MORERA, A., MARTÍNEZ DE ARAGÓN, J., DE CÁCERES, M., BONET, J. A., & DE-MIGUEL, S. (2022), «Historical and future spatially-explicit climate change impacts on mycorrhizal and saprotrophic macrofungal productivity in Mediterranean pine forests». *Agricultural and Forest Meteorology*, 319, 108918.
- NGUYEN, N. H., SONG, Z., BATES, S. T., BRANCO, S., TEDERSOO, L., MENKE, J., SCHILLING, J. S. & KENNEDY, P. G. (2016), «FUNGuild: an open annotation tool for parsing fungal community datasets by ecological guild». *Fungal Ecology*, 20, 241-248.
- OLANO, J. M., MARTÍNEZ-RODRIGO, R., ALTELARREA, J. M., AGREDA, T., FERNANDEZ-TOIRAN, M., GARCÍA-CERVIGÓN, A. I., RODRÍGUEZ-PUERTA, F. & ÁGUEDA, B. (2020), «Primary productivity and climate control mushroom yields in Mediterranean pine forests». *Agricultural and Forest Meteorology*, 288, 108015.
- OSTRY, M. & LAFLAMME, G. (2009), «Fungi and diseases —natural components of healthy forests». *Botany*, 87, 22-25.
- PACHAURI, R. K., ALLEN, M. R., BARROS, V. R., BROOME, J., CRAMER, W., CHRIST, R., CHURCH, J. A., CLARKE, L., DAHE, Q. & DASGUPTA, P. (2014) «Climate change 2014: synthesis report. Contribution of Working Groups I, II and III to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change». IPCC.

- PASCUAL, A., DE-MIGUEL, S. (2022), «Evaluation of mushroom production potential by combining spatial optimization and LiDAR-based forest mapping data». *Science of The Total Environment*, 850, 157980.
- PÉREZ-IZQUIERDO, L., ZABAL-AGUIRRE, M., FLORES-RENTERÍA, D., GONZÁLEZ-MARTÍNEZ, S. C., BUÉ E, M. & RINCÓN, A. (2017), «Functional outcomes of fungal community shifts driven by tree genotype and spatial-temporal factors in Mediterranean pine forests». *Environmental Microbiology*, 19, 1639-1652.
- PÉREZ-IZQUIERDO, L., ZABAL-AGUIRRE, M., GONZÁLEZ-MARTÍNEZ, S. C., BUÉ E, M., VERDÚ, M., RINCÓN, A. & GOBERNA, M. (2019), «Plant intraspecific variation modulates nutrient cycling through its below ground rhizospheric microbiome». *Journal of Ecology*, 107, 1594-1605.
- PHILPOTT, T., PRESCOTT, C., CHAPMAN, W. & GRAYSTON, S. (2014), «Nitrogen translocation and accumulation by a cord-forming fungus (*Hypholoma fasciculare*) into simulated woody debris». *Forest Ecology and Management*, 315, 121-128.
- PICKLES, B. J. & SIMARD, S. W. (2017), «Mycorrhizal networks and forest resilience to drought». En COLLINS-JOHNSON, N., GEHRING, C., JANSA, J. (eds), *Mycorrhizal Mediation of Soil: Fertility, Structure and Carbon Storage*, pp. 319-339. Elsevier Inc.
- PIRI, T. (1996), «The spreading of the S type of *Heterobasidion annosum* from Norway spruce stumps to the subsequent tree stand». *European Journal of Forest Pathology*, 26, 193-204.
- RILLIG, M. C. & MUMMEY, D. L. (2006), «Mycorrhizas and soil structure». *New Phytologist*, 171, 41-53.
- RINCÓN, A., PÉREZ-IZQUIERDO, L., DE MIGUEL, S. & PARLADÉ, J. (2021), «Forest dynamics, biodiversity and biotic interactions: Mycorrhizae in Mediterranean pine and mixed forests». En *Pines and their mixed forests in the Mediterranean Basin (MedPine)*, Series: Managing Forest Ecosystems. Neeman G, Osem Y (eds). Springer, Cham, pp: 395-418.
- RINCÓN, A., SANTAMARÍA-PÉREZ, B., RABASA, S. G., COINCE, A., MARÇAIS, B. & BUÉ E, M. (2015), «Compartmentalized and contrasted response of ectomycorrhizal and soil fungal communities of Scots pine forests along elevation gradients in France and Spain». *Environmental Microbiology*, 17, 3009-3024.
- SETÄLÄ, H. & MCLEAN, M. A. (2004), «Decomposition rate of organic substrates in relation to the species diversity of soil saprophytic fungi». *Oecologia*, 139, 98-107.
- SMITH, S. E. & READ, D. J. (2010), *Mycorrhizal symbiosis*. Academic press.

- STEIDINGER, B. S., CROWTHER, T. W., LIANG, J., VAN NULAND, M. E., WERNER, G. D. A., REICH, P. B., NABUURS, G. J., DE-MIGUEL, S. *ET AL.* (2019), «Climatic controls of decomposition drive the global biogeography of forest-tree symbioses». *Nature*, 569, 404-408.
- TALBOT, J. M., MARTIN, F., KOHLER, A., HENRISSAT, B. & PEAY, K. G. (2015), «Functional guild classification predicts the enzymatic role of fungi in litter and soil biogeochemistry». *Soil Biology and Biochemistry*, 88, 441-456.
- TANASE, M. A., APONTE, C., MERMOZ, S., BOUVET, A., LE TOAN, T. & HEURICH, M. (2018), «Detection of windthrows and insect outbreaks by L-band SAR: A case study in the Bavarian Forest National Park». *Remote Sensing of Environment*, 209, 700-711.
- TANASE, M. A., PANCIERA, R., LOWELL, K., APONTE, C., HACKER, J. M. & WALKER, J. P. (2013), «Forest biomass estimation at high spatial resolution: Radar versus lidar sensors». *IEEE Geoscience and Remote Sensing Letters*, 11, 711-715.
- TAYLOR, D. L. & SINSABAUGH, R. L. (2015), «The soil fungi: occurrence, phylogeny, and ecology». En *Soil Microbiology, Ecology, and Biochemistry*. Paul EA (ed). Academic Press, pp. 77e110.
- TEDERSOO, L., BAHRAM, M., Põ LME, S., Kõ LJALG, U., YOROU, N. S., WIJESUNDERA, R., RUIZ, L. V., VASCO-PALACIOS, A. M., THU, P. Q. & SUIJA, A. (2014), *Global diversity and geography of soil fungi*. *Science*, 346: 6213.
- TOMAO, A., BONET, J. A., CASTAÑO, C. & DE-MIGUEL, S. (2020), «How does forest management affect fungal diversity and community composition? Current knowledge and future perspectives for the conservation of forest fungi». *Forest Ecology and Management*, 457, 117678.
- TOMAO, A., BONET, J. A., MARTÍNEZ DE ARAGÓN, J. & DE-MIGUEL, S. (2017), «Is silviculture able to enhance wild forest mushroom resources? Current knowledge and future perspectives». *Forest Ecology and Management*, 402, 102-114.
- TRUONG, C., GABBARINI, L. A., CORRALES, A., MUJIC, A. B., ESCOBAR, J. M., MORETTO, A. & SMITH, M. E. (2019), «Ectomycorrhizal fungi and soil enzymes exhibit contrasting patterns along elevation gradients in southern Patagonia». *New Phytologist*, 222, 1936-1950.
- VAN DER HEIJDEN, M. G., BARDGETT, R. D. & VAN STRAALLEN, N. M. (2008), «The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems». *Ecology Letters*, 11, 296-310.
- VAN DER WAL, A., GEYDAN, T. D., KUYPER, T. W. & DE BOER, W. (2013), «A thready affair: linking fungal diversity and community dynamics to terrestrial decomposition processes». *FEMS Microbiology Reviews*, 37, 477-494.



WARDLE, D. A. & LINDAHL, B. D. (2014), *Disentangling global soil fungal diversity*. *Science*, 346, 1052-1053.

WINGFIELD, M. J., SLIPPERS, B., ROUX, J. & WINGFIELD, B. D. (2001), «Worldwide movement of exotic forest fungi, especially in the tropics and the southern hemisphere: This article examines the impact of fungal pathogens introduced in plantation forestry». *Bioscience*, 51, 134-140.

