



8º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

La **Ciencia forestal** y su contribución a
los **Objetivos de Desarrollo Sostenible**



8CFE

Edita: Sociedad Española de Ciencias Forestales

Cataluña | Catalunya - 27 junio | juny - 1 julio | juliol 2022

ISBN 978-84-941695-6-4

© Sociedad Española de Ciencias Forestales

Organiza



Efecto de las claras sobre la biomasa micelial y la producción de setas de *Lactarius vinosus*

COLLADO COLOMA, E.^{1,2}, CASTAÑO SOLER, C.³, BONET LLEDÓS, J.A.^{1,2}, HAGENBO, A.⁴, MARTÍNEZ DE ARAGÓN REMÍREZ DE ESPARZA, J.¹, DE MIGUEL MAGAÑA, S.^{1,2}

¹ Centro de Ciencia y Tecnología Forestal de Cataluña. Ctra. de Sant Llorenç de Morunys, km 2. 25280 Solsona – Lleida, España.

² Unidad Mixta de Investigación CTFC-AGROTECNIO-CERCA, Av. Alcalde Rovira Roure 191, E-25198 Lleida, España.

³ Departamento de Micología Forestal y Patología Vegetal, Universidad Sueca de Ciencias Agrícolas, Uppsala SE-750 07, Suecia.

⁴ Instituto Noruego de Investigación en Bioeconomía (NIBIO), Postboks 115, 1431 Ås, Noruega.

Resumen

La realización de claras forestales conlleva cambios en la biomasa micelial y en la producción de setas, aunque apenas se conoce si el efecto de las claras es similar en ambas fases del ciclo fúngico. En este estudio, analizamos los cambios en la biomasa fúngica del micelio y de los esporocarpos de *Lactarius vinosus* tras las claras realizadas con distintas intensidades de corta en un pinar mediterráneo de *Pinus pinaster*. Durante 5 años y en 26 parcelas experimentales, estimamos la biomasa micelial del hongo mediante qPCR, mientras que la producción de setas la cuantificamos mediante muestreo semanal desde septiembre a diciembre. El muestreo de biomasa micelial se realizó también mensualmente durante un año. La intensidad de clara tuvo un efecto positivo intra-anualmente en la biomasa del micelio, alcanzando su máximo en marzo y octubre, mientras que no hubo efecto inter-anual. No se observó ninguna correlación entre la producción de setas y la biomasa micelial, así como tampoco hubo correlación entre la intensidad de clara y la ratio entre la producción de setas y la biomasa micelial. Este estudio sugiere que el micelio de este hongo micorrícico, de gran valor socio-económico, no se ve afectado negativamente por diferentes intensidades de clara.

Palabras clave

Hongo micorrícico, productos forestales no madereros, qPCR, *Pinus pinaster*, dinámica de hongos.

1. Introducción

Los hongos desempeñan múltiples roles esenciales para el funcionamiento de los ecosistemas forestales. En concreto, los hongos ectomicorrícicos (ECM) proporcionan a los árboles huéspedes nutrientes y una mayor accesibilidad a agua (ALLEN, 2007), mientras que las plantas proporcionan a los hongos carbono procedente de la fotosíntesis (HÖGBERG et al., 2001; SMITH & READ, 2008). De hecho, la mitad del suministro de carbono proveniente de la fotosíntesis en ecosistemas forestales se deriva a las raíces y hongos ECM (GILL & FINZI, 2016). Por lo tanto, es esperable que el flujo de carbono pueda verse alterado por cambios en la estructura vegetal como consecuencia, por ejemplo, de la gestión forestal, provocando cambios en la comunidad fúngica (JONES et al., 2003; KOHOUT et al., 2018). Las claras pueden, además de modificar el funcionamiento del ecosistema, alterar el importante valor socio-económico que algunos hongos ECM confieren a los ecosistemas forestales mediterráneos (MARTÍNEZ DE ARAGÓN et al., 2011; GORRIZ-MIFSUD et al., 2017). Algunos cuerpos fructíferos de los hongos, también conocidos como esporocarpos o setas, son importantes tanto por su comercialización como por su valor recreativo, hasta el punto que pueden llegar a ser más rentables que la madera que se extrae de los bosques mediterráneos (PALAHÍ et al., 2009). Por ejemplo, las especies pertenecientes a *Lactarius* grupo *deliciosus* (p.ej., *L. deliciosus* y *L. vinosus*) son comercializadas en Europa, Asia y norte de África (BoA, 2004), habiéndose estimado su impacto económico en España entre el

2002 y el 2008 en 5,3 M € año⁻¹ y con una venta anual media de *L. deliciosus* de 500 t (VOCES et al., 2012). Por lo tanto, y siendo tan importantes ciertos hongos ECM por su valor ecológico y socio-económico, es necesario comprender cómo la gestión forestal modifica dicha comunidad fúngica para optimizar el uso de las técnicas micoselvícolas.

Tanto la biomasa de micelio como la de esporocarpos han mostrado ser susceptibles no solo a las condiciones climáticas y de la propia estación forestal (MARTÍNEZ DE ARAGÓN et al., 2007; TAYE et al., 2016; CASTAÑO et al., 2018b; KARAVANI et al., 2018), sino también a cambios en la estructura de la masa forestal (JONES et al., 2003; TOMAO et al., 2017). La modificación de dicha estructura mediante prácticas selvícolas puede alterar la producción de esporocarpos, ya sea indirectamente por cambios en las condiciones microclimáticas (PILZ & MOLINA, 2002) o directamente por interferir en el flujo de carbono (HÖGBERG et al., 2001). Así por ejemplo, en experimentos de claras muy intensas o cortas a hecho, se han observado reducciones drásticas en la producción de esporocarpos como consecuencia de la eliminación de los árboles huésped (SALERNI & PERINI, 2004; DURALL et al., 2006) y del incremento de la evaporación del suelo (PILZ & MOLINA, 2002). Por el contrario, otros estudios observaron también que las intensidades bajas o moderadas de claras podían tener un efecto positivo en la producción de esporocarpos (p.ej., KROPP & ALBEE, 1996; AYER et al., 2006; BONET et al., 2012). Sin embargo, mientras que el efecto de la gestión forestal sobre la biomasa de los esporocarpos está suficientemente estudiado, su efecto sobre la biomasa micelial es aún bastante desconocido. A nivel micelial, se ha observado hasta ahora que prácticas selvícolas más intensas (p.ej., cortas a hecho) causan alteraciones severas en la comunidad fúngica (HARTMANN et al., 2012; VARENİUS et al., 2016; KOHOUT et al., 2018; PARLADÉ et al., 2019), mientras que claras más moderadas muestran un efecto leve o nulo sobre el hongo (HENDRICKS et al., 2016; CASTAÑO et al., 2018a; PARLADÉ et al., 2019). En este sentido, parece que la biomasa micelial no cambia mientras que existe un mínimo de árboles huésped en pie tras las operaciones selvícolas, permitiendo así la supervivencia de la comunidad fúngica (MEDIAVILLA et al., 2017; STERKENBURG et al., 2019). Por otro lado, el tipo de exploración micelial también condiciona la respuesta de los hongos a las perturbaciones forestales, habiendo especies como las pertenecientes al género *Lactarius* capaces de regenerar fácilmente su reducido sistema micelial tras la perturbación (TEDERSOO & SMITH, 2013; GUIGNABERT et al., 2018).

Si el efecto de la gestión forestal sobre la biomasa micelial ha sido poco estudiado, aún lo ha sido menos dicho efecto sobre la biomasa total del hongo, tanto de los esporocarpos como del micelio del suelo. Los escasos estudios que han indagado en las relaciones entre la biomasa micelial y la de esporocarpos para un hongo específico han encontrado resultados contradictorios: ausencia de correlación (DE LA VARGA et al., 2013; PARLADÉ et al., 2017), correlación positiva (Suz et al., 2008; MEDIAVILLA et al., 2017) y correlación negativa (COLLADO et al., 2020). De hecho, los resultados de este último estudio sugieren que, inmediatamente tras la clara, la corta puede inducir en hongos ECM cambios en la distribución del carbono, movilizando recursos desde el micelio a los esporocarpos. Sin embargo, se requiere más estudio en este ámbito para poder entender cómo la gestión forestal puede influir en la respuesta de los hongos y, por lo tanto, en la distribución de recursos, ya sea priorizando su reproducción (mayor cantidad de esporocarpos) o la colonización a través del suelo (mayor cantidad de micelio).

La escasez de conocimientos sobre la respuesta de la biomasa micelial y de la biomasa total del hongo (micelio y esporocarpos) frente a distintas intensidades de claras ha motivado la realización del presente estudio, centrándonos en el *Lactarius vinosus* por su: (i) amplia presencia en la zona de estudio (BONET et al., 2012; CASTAÑO et al., 2017), (ii) incremento particular de esporocarpos inmediatamente tras la clara (BONET et al., 2012), y (iii) gran valor socio-económico (VOCES et al., 2012).

2. Objetivos

El objetivo principal del presente estudio es investigar en una repoblación de *P. pinaster* el efecto de distintas intensidades de clara sobre la biomasa de *Lactarius vinosus*. Para ello, se han establecido los siguientes objetivos específicos:

- Analizar la respuesta de la biomasa micelial a la gestión forestal a lo largo de cinco años.
- Analizar inter-anualmente el efecto de la gestión forestal sobre la ratio entre la producción de esporocarpos y la biomasa micelial.
- Analizar la respuesta mensual de la biomasa micelial a la gestión forestal a lo largo de un ciclo anual.

3. Metodología

Las estimaciones de la biomasa micelial y de la producción de esporocarpos se han basado en el estudio de 26 parcelas pareadas permanentes ubicadas en una repoblación (ca. 60 años) de *Pinus pinaster* Aiton en el Paratge Natural d'Interès Nacional de Poblet (Tarragona). Las parcelas de inventario, con una superficie de 100 m², se establecieron en dos fases: 13 parcelas control (que no han tenido gestión desde su plantación) en el 2008, y 13 parcelas a las que se les realizaron distintas intensidades de clara (extrayendo entre 26 - 71% de área basimétrica) en el verano de 2009. Para evitar el efecto borde, cada parcela de inventario gestionada se ubicó en el centro de otra parcela cortada con superficie de 1600 m² y con la misma intensidad de corta que la parcela de inventario. Para reducir el impacto indirecto de la gestión sobre el suelo, los árboles se cortaron con motosierra y se extrajeron manualmente.

Para estudiar la variación inter- e intra-anual de la biomasa micelial de *Lactarius vinosus*, extrajimos 8 muestras de suelo tanto en parcelas control como en aquellas aclaradas, para después ser homogeneizadas hasta obtener una muestra por parcela. Para el estudio inter-anual, se extrajo las muestras en noviembre, empezando en 2009 y continuando desde 2012 hasta 2015 (1040 muestras en total), mientras que para el estudio intra-anual cogimos las muestras mensualmente entre mayo de 2013 y abril de 2014 (2288 muestras en total). Las ocho muestras de 12 cm de profundidad y 5 cm de diámetro se extrajeron alrededor de cada parcela (dos muestras a cada lado). Las muestras se almacenaron a 4 °C durante < 24 h para después ser cribadas, mezcladas y liofilizadas, obteniendo finalmente una única muestra compuesta representativa de cada parcela. Cada muestra compuesta fue homogeneizada mediante un mortero y almacenada a -20 °C. De esta muestra se extrajo el ADN de *L. vinosus* mediante el kit de extracción NucleoSpin® (Macherey-Nagel, Duren, Alemania). Para cuantificar el ADN se usó la sonda TaqMan® diseñada para esta especie fúngica (CASTAÑO et al., 2016) y las curvas estándar para la cuantificación de micelio descritas por CASTAÑO et al. (2017) y PARLADÉ et al. (2017). Los detalles específicos sobre la metodología seguida están disponibles en CASTAÑO et al. (2017). Los valores del ciclo de cuantificación (C_T) obtenidos para cada reacción de la preparación estándar fueron ploteados frente al logaritmo de la cantidad correspondiente del micelio añadido con el fin de generar la curva estándar. Finalmente, la cuantificación del micelio de *L. vinosus* de cada muestra compuesta, expresado en mg de micelio g suelo⁻¹, se determinó mediante la interpolación del valor C_T en la curva estándar.

Desde el 2008 al 2015, todos los esporocarpos epígeos (excepto hongos parásitos) fueron recolectados en cada parcela de inventario con frecuencia semanal desde finales de verano y durante el otoño. Dichos esporocarpos se llevaron al laboratorio para su identificación a nivel de especie y su posterior pesado en seco después de secarlos en un horno ventilado a 35 - 40 °C. Para el estudio inter-anual se usó únicamente la suma de todo el peso seco de *L. vinosus* obtenido en noviembre.

Para estudiar el efecto a lo largo del tiempo de las diferentes intensidades de clara sobre la biomasa fúngica, ajustamos modelos lineales mixtos teniendo en cuenta las variaciones aleatorias de las parcelas y del muestreo repetido. A nivel inter-anual, ajustamos un modelo para la biomasa micelial y otro modelo dirigido a predecir la ratio entre la producción de setas y la biomasa micelial. La intensidad de corta y el tiempo después de la clara fueron los efectos fijos en dichos modelos, mientras que el año y la parcela pareada se consideraron efectos aleatorios. A nivel intra-anual, solo se ajustó el modelo para la biomasa micelial, considerando la intensidad de corta como efecto fijo y la parcela pareada y los meses como efectos aleatorios. Para corregir las predicciones por el sesgo resultante de la “destransformación” a la escala original, se aplicó a todos los modelos el factor de corrección de sesgo de Snowdon (SNOWDON, 1991). Finalmente, se tuvo en cuenta los siguientes criterios a la hora de evaluar la idoneidad de los modelos: significancia estadística ($p \leq 0,05$ o $t \geq 2$), parsimonia, robustez, consistencia con el conocimiento ecológico actual, ausencia de sesgo, precisión, homocedasticidad, distribución normal de los residuos, pseudo- R^2 (NAKAGAWA & SCHIELZETH, 2013) y el error de la raíz del error cuadrático medio (RECM). Adicionalmente, el análisis de correlación de Spearman se utilizó para complementar el modelo sobre la ratio entre la producción de esporocarplos y la biomasa micelial. Dentro del programa R (R CORE TEAM, 2014), todos los modelos se ajustaron mediante el paquete lme4 (BATES *et al.*, 2014) y las correlaciones se hicieron con el paquete psych (REVELLE, 2015).

4. Resultados

A nivel intra-anual, entre mayo de 2013 y abril de 2014, la biomasa micelial de *L. vinosus* fue significativamente mayor en las parcelas aclaradas con mayor intensidad (Tabla 1, Figura 1D y Figura 2). De media a lo largo de los meses, la biomasa aumentó de $0,04 \pm 0,02$ a $0,21 \pm 0,08$ mg g suelo $^{-1}$ ($p = 0,002$). Este efecto positivo aumentó de forma no lineal en todos los meses, alcanzándose la mayor biomasa micelial en marzo y octubre (Figura 1D y Figura 2). No se observó ninguna producción de esporocarplos a lo largo de la época de fructificación otoñal del 2013 (Figura 1B).

A nivel inter-anual, la clara no produjo ningún efecto significativo en la biomasa micelial de *L. vinosus* (Figura 1C). La biomasa media anual de las parcelas control (sin cortar) fue de $0,449 \pm 0,861$ mg g suelo $^{-1}$ y la de las parcelas cortadas fue de $0,376 \pm 0,809$ mg g suelo $^{-1}$. La clara tampoco tuvo un efecto significativo a lo largo de los años en la ratio entre la producción de esporocarplos y la biomasa micelial de *L. vinosus*. Así mismo, tampoco hubo una correlación significativa entre la producción de esporocarplos y la biomasa micelial, tanto en parcelas control ($rs(64) = 0,21$, $p = 0,569$) como en aquellas cortadas ($rs(64) = 0,06$, $p = 0,854$). La producción media inter-anual de esporocarplos de *L. vinosus* de las parcelas control fue de $0,36 \pm 1,31$ kg ha $^{-1}$ y la de las parcelas cortadas fue de $1,47 \pm 5,06$ kg ha $^{-1}$ (Figura 1A). En el otoño después de la clara (verano de 2009) se halló la mayor diferencia en producción de esporocarplos entre las parcelas control y cortadas: $1,24 \pm 2,70$ y $7,06 \pm 10,18$ kg ha $^{-1}$, respectivamente (Figura 1A).

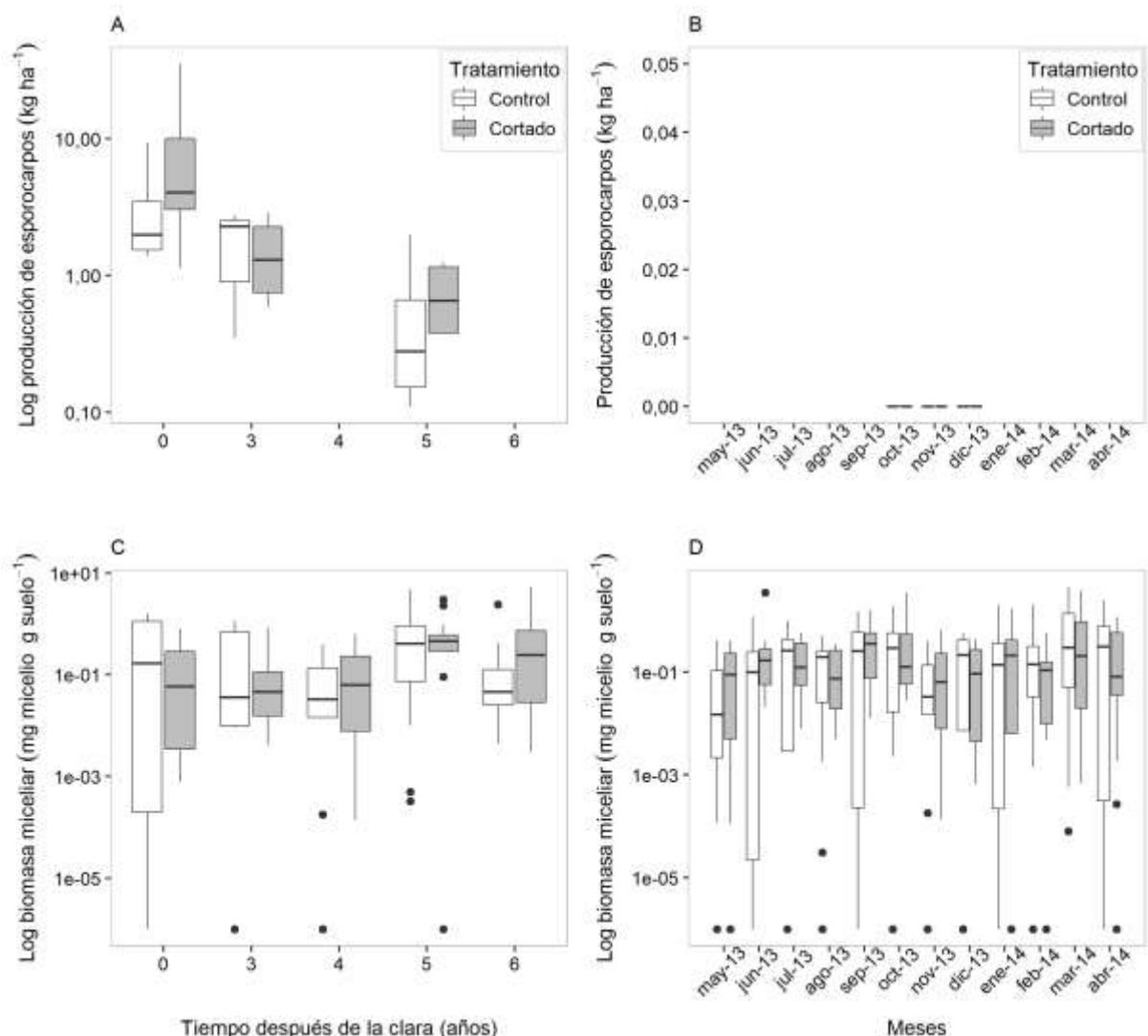


Figura 1. Efecto de la cara en la producción de esporocarpos y en la biomasa micelial de *L. vinosus* a lo largo de los años desde la clara en el verano de 2009 (A y C, respectivamente) y durante un ciclo anual (desde mayo de 2013 hasta abril de 2014; B y D, respectivamente). Los puntos indican valores atípicos (i.e., valores por debajo de $Q1 - 1,5 \text{ IQR}$ o por encima de $Q3 + 1,5 \text{ IQR}$). Los datos inter-anuales de producción de esporocarpos proceden de la producción total de noviembre, mientras que los datos inter-anuales de la biomasa micelial se obtuvieron en un único día de noviembre.

Tabla 1. Resultado del modelo lineal mixto, el cual analiza la relación entre diferentes intensidades de clara (%), expresado como un decimal) y la biomasa intra-anual micelial de *Lactarius vinosus* ($\text{mg micelio g suelo}^{-1}$). La intensidad de corta es la variable independiente y la biomasa micelial es la variable dependiente transformada logarítmicamente. El ciclo anual abarcó desde mayo de 2013 hasta abril de 2014. Los valores de R^2 marginal (proporción de varianza explicada por los efectos fijos, R^2m) y condicional (proporción de varianza explicada por los efectos fijos y aleatorios, R^2c) se obtuvieron siguiendo el método de Nakagawa & Schielzeth (2013). El sesgo marginal es el error sesgado medio de las predicciones marginales, mientras que el sesgo condicional es cero ($\text{mg micelio g suelo}^{-1}$). RECM es la raíz del error cuadrático medio ($\text{mg micelio g suelo}^{-1}$). El número de observaciones (n) es de 309. Niveles de significación: *** $p < 0,001$; * $p < 0,01$.

Efectos fijos		Efectos aleatorios			Pseudo R^2		Sesgo marginal	
Intercepto	Intensidad de corta	Parcela pareada		Mes	Residuos	R^2m	R^2c	RECM
		Intercepto	Intercepto	Intensidad de corta	Intercepto			

-3,822**	2,216*	6,445	0,248	0,020	5,985	0,02	0,54	-0,27	2,37
----------	--------	-------	-------	-------	-------	------	------	-------	------

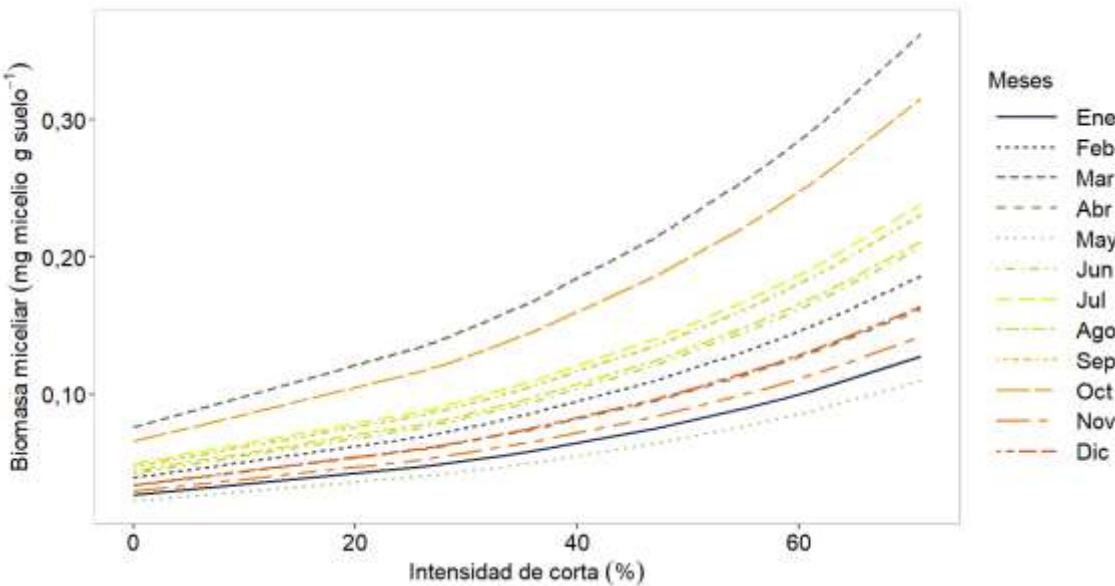


Figura 2. Efecto predicho de la intensidad de clara en la biomasa micelial de *L. vinosus* a lo largo del ciclo anual (desde mayo de 2013 a abril de 2014).

5. Discusión

En este estudio hemos analizado cómo distintas intensidades de clara realizadas en una repoblación de *P. pinaster* afectaron a la biomasa de *L. vinosus*. A nivel intra-anual, entre mayo de 2013 y abril de 2014 (4 años después de la corta), la intensidad de clara tuvo un inesperado efecto positivo sobre la biomasa micelial de este hongo. Una posible explicación podría ser el hecho de que en parcelas más cortadas hay una menor humedad en el suelo, favoreciendo solo a aquellas especies fúngicas adaptadas a condiciones de sequía como lo son algunos hongos ECM. Por ejemplo, CASTAÑO *et al.* (2018b) observaron en esta misma zona de estudio que, en condiciones de sequía, había una mayor abundancia de especies ECM con estructura micelial reducido, como es el caso de *L. vinosus*. Además, 2013 se caracterizó por ser un otoño poco lluvioso, reflejándose en la ausencia de esporocarpos de *L. vinosus*. Sin embargo, hubo variación intra-anual en la biomasa micelial, alcanzando su máximo en otoño (en concreto en octubre) y en marzo, tal como observaron CASTAÑO *et al.* (2017). Por un lado, DE LA VARGA *et al.* (2013) también observaron un pico en la biomasa micelial de *L. deliciosus* en marzo, pero, al contrario que en nuestro estudio, octubre registró la biomasa micelial más baja además de presencia de esporocarpos. Estas diferencias encontradas pueden deberse a una cuestión de redistribución de recursos (carbono), por el cual el hongo produce más esporocarpos tras la perturbación forestal en detrimento de su biomasa micelial (COLLADO *et al.*, 2020). Sin embargo, el hecho de encontrar un pico de la biomasa micelial en marzo tanto en nuestro estudio como en el DE LA VARGA *et al.* (2013) puede deberse a que los árboles movilicen menos recursos en los meses más fríos, por lo que los hongos en simbiosis, que reciben menos carbono, necesitan aumentar su superficie en busca de nuevos aportes.

Por otro lado, observamos que, a lo largo de los años de estudio, la biomasa micelial de *L. vinosus* no se vio afectada por ninguna intensidad de clara. Sin embargo, estudios previos en los que se analizaron el efecto de intensidades fuertes de clara en otros hongos (*Boletus edulis*) detectaron una disminución de su biomasa micelial, tanto en montes dominados por *Cistus*

Iadanifer como en pinares de *P. sylvestris* (MEDIAVILLA *et al.*, 2017; PARLADÉ *et al.*, 2017, respectivamente), aunque esta diferencia pueda deberse en parte a la alteración del suelo a la hora de extraer la vegetación (CASTAÑO *et al.*, 2018a; TOMAO *et al.*, 2020) y/o a la intensidad de gestión. Por ejemplo, en el caso de los estudios sobre el *B. edulis* (MEDIAVILLA *et al.*, 2017; PARLADÉ *et al.*, 2017), las gestiones más intensas eliminaron por completo la vegetación huésped del hongo, al contrario que en nuestro estudio. En ese sentido, MEDIAVILLA *et al.* (2017) tampoco encontraron efecto alguno de la gestión sobre la biomasa micelial de *B. edulis* cuando la intensidad de corta fue moderada (i.e., eliminando la mitad de la vegetación arbustiva). Investigaciones previas ya observaron que dejar ciertos árboles en pie tras la corta permite mantener la red micelial de los hongos ECM, actuando dichos árboles como “refugios” (AMARANTHUS & PERRY, 1987; VARENİUS *et al.*, 2017; STERKENBURG *et al.*, 2018). Por ejemplo, CASTAÑO *et al.* (2018a) detectaron en nuestra zona de estudio que la composición y diversidad fúngica a nivel micelial permanecieron invariables tras la clara a distintas intensidades de corta. Sin embargo, COLLADO *et al.* (2020) observaron en dicha zona de estudio que la clara tuvo un efecto negativo en la biomasa micelial fúngica total, así como en la de los hongos ECM. Estas diferencias en las respuestas de los hongos a la misma perturbación en la misma zona de estudio pueden deberse en parte a una cuestión metodológica y/o ecológica. Respecto al aspecto metodológico (i), COLLADO *et al.* (2020) usaron ergosterol para cuantificar la biomasa fúngica total, mientras que en nuestro trabajo usamos qPCR. Aunque la cuantificación mediante qPCR es una herramienta prometedora para la detección de la biomasa micelial de una especie, las estimaciones de biomasa basadas en ADN pueden fluctuar considerablemente debido a una eficiencia variable en la extracción del ADN (RUIJTER *et al.*, 2009; BALDRIAN *et al.*, 2013). Respecto a la cuestión ecológica (ii), determinados hongos pueden emplear diferentes estrategias al del resto de la comunidad fúngica frente a perturbaciones forestales con el fin de sobrevivir y perpetuarse mediante reproducción vegetativa y/o sexual, como el mecanismo ya mencionado sobre la redistribución de recursos entre el micelio y el esporocarpo (COLLADO *et al.*, 2020). Sin embargo, en nuestro estudio no hemos detectado esa redistribución de recursos, ya que la clara no tuvo ningún efecto sobre la ratio entre la producción de esporocarpos y la biomasa micelial. En este sentido, BONET *et al.* (2012) encontraron que, en las mismas parcelas que las de nuestro estudio y durante el primer año tras la clara (2009), hubo una producción de esporocarpos de *Lactarius* grupo *deliciosus* cinco veces más grande en las parcelas gestionadas que en aquellas sin cortar. Podríamos entonces asumir que, tras una perturbación forestal, el *L. vinosus* es un colonizador pionero comparado con otras especies ECM, respondiendo rápidamente a las claras moderadas con una fructificación por encima de lo habitual sin necesidad de variar su biomasa micelial. Por lo tanto, las gestiones forestales moderadas, con bajo impacto sobre el suelo (p.ej., cortando los pies con motosierra y extrayéndolos sin alterar excesivamente el suelo), parecen indicadas en bosques de *P. pinaster* para compatibilizar el aprovechamiento maderero con el de las valiosas setas de *L. vinosus* (VOCES *et al.*, 2012).

6. Conclusiones

En este trabajo realizado en una repoblación de pinar mediterráneo se ha mostrado como, pasado los años tras la gestión, la intensidad de clara causó intra-anualmente un efecto positivo en la biomasa micelial de *Lactarius vinosus*. Por otro lado, la biomasa micelial mostró desde el año de la corta e inter-anualmente ser resistente a las distintas intensidades de clara, mientras que la producción de esporocarpos exhibió variación inter-anual como resultado de las condiciones meteorológicas. Estos resultados proporcionan información relevante a la hora de gestionar los pinares mediterráneos buscando optimizar su multifuncionalidad a través de la compatibilización del aprovechamiento maderero y de productos forestales no madereros de elevado valor socioeconómico como es el caso de las setas de *L. vinosus*.

7. Agradecimientos

Este trabajo ha sido parcialmente financiado por el Ministerio de Ciencia, Innovación y Universidades (RTI 2018-099315-A-I00).

8. Bibliografía

- ALLEN, M.F.; 2007. Mycorrhizal fungi: highways for water and nutrients in arid soils. *Vadose Zo. J.* 6, 291–297.
- AMARANTHUS, M.P.; PERRY, D.A.; 1987. Effect of soil transfer on ectomycorrhiza formation and the survival and growth of conifer seedlings on old, nonforested clear-cuts. *Can. J. For. Res.* 17, 944–950.
- AYER, F.; ZINGG, A.; PETER, M.; EGLI, S.; 2006. Effets de la densité des tiges des pessières de substitution sur la diversité et la productivité des macromycètes d'une forêt du Plateau suisse. *Rev. For. Française* 58, 433–448.
- BALDRIAN, P.; VĚTROVSKÝ, T.; CAJTHAML, T.; DOBIÁŠOVÁ, P.; PETRÁNKOVÁ, M.; ŠNAJDR, J.; EICHLEROVÁ, I.; 2013. Estimation of fungal biomass in forest litter and soil. *Fungal Ecol.* 6, 1–11.
- BATES, D.; MÄCHLER, M.; BOLKER, B.; WALKER, S.; 2014. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *ArXiv Prepr. ArXiv1406.5823*.
- BoA, E.; 2004. Wild edible fungi: a global overview of their use and importance to people. Non-Wood Forest Products, No. 17, FAO. *For. Dep. Rome, Italy, 148p.*
- BONET, J.A.; DE-MIGUEL, S.; MARTÍNEZ DE ARAGÓN, J.; PUKKALA, T.; PALAHÍ, M.; 2012. Immediate effect of thinning on the yield of *Lactarius* group deliciosus in *Pinus pinaster* forests in Northeastern Spain. *For. Ecol. Manage.* 265, 211–217.
- CASTAÑO, C.; ALDAY, J.G.; LINDAHL, B.D.; MARTÍNEZ DE ARAGÓN, J.; DE-MIGUEL, S.; COLINAS, C.; PARLADÉ, J.; PERA, J.; BONET, J.A.; 2018a. Lack of thinning effects over inter-annual changes in soil fungal community and diversity in a Mediterranean pine forest. *For. Ecol. Manage.* 424, 420–427.
- CASTAÑO, C.; ALDAY, J.G.; PARLADÉ, J.; PERA, J.; MARTÍNEZ DE ARAGÓN, J.; BONET, J.A.; 2017. Seasonal dynamics of the ectomycorrhizal fungus *Lactarius vinosus* are altered by changes in soil moisture and temperature. *Soil Biol. Biochem.* 115, 253–260. doi:10.1016/j.soilbio.2017.08.021
- CASTAÑO, C.; LINDAHL, B.D.; ALDAY, J.G.; HAGENBO, A.; MARTÍNEZ DE ARAGÓN, J.; PARLADÉ, J.; PERA, J.; BONET, J.A.; 2018b. Soil microclimate changes affect soil fungal communities in a Mediterranean pine forest. *New Phytol.* 220, 1211–1221.
- CASTAÑO, C.; PARLADÉ, J.; PERA, J.; DE ARAGÓN, J.M.; ALDAY, J.G.; BONET, J.A.; 2016. Soil drying procedure affects the DNA quantification of *Lactarius vinosus* but does not change the fungal community composition. *Mycorrhiza* 1–10.

COLLADO, E.; CASTAÑO, C.; BONET, J.A.; HAGENBO, A.; MARTÍNEZ DE ARAGÓN, J.; DE-MIGUEL, S.; 2020. Divergent above- and below-ground responses of fungal functional groups to forest thinning. *Soil Biol. Biochem.* 150, 108010. doi:<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.108010>

DE LA VARGA, H.; ÁGUEDA, B.; ÁGREDA, T.; MARTÍNEZ-PEÑA, F.; PARLADÉ, J.; PERA, J.; 2013. Seasonal dynamics of *Boletus edulis* and *Lactarius deliciosus* extraradical mycelium in pine forests of central Spain. *Mycorrhiza* 23, 391–402.

DURALL, D.M.; GAMET, S.; SIMARD, S.W.; KUDRNA, L.; SAKAKIBARA, S.M.; 2006. Effects of clearcut logging and tree species composition on the diversity and community composition of epigaeous fruit bodies formed by ectomycorrhizal fungi. *Botany* 84, 966–980.

GILL, A.L.; FINZI, A.C.; 2016. Belowground carbon flux links biogeochemical cycles and resource-use efficiency at the global scale. *Ecol. Lett.* 19, 1419–1428.

GORRIZ-MIFSUD, E.; SECCO, L.; DA RE, R.; PISANI, E.; BONET, J.A.; 2017. Structural social capital and local-level forest governance: Do they inter-relate? A mushroom permit case in Catalonia. *J. Environ. Manage.* 188, 364–378. doi:[10.1016/j.jenvman.2016.11.072](https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2016.11.072)
GUIGNABERT, A.; DELERUE, F.; GONZALEZ, M.; AUGUSTO, L.; BAKKER, M.R.; 2018. Effects of Management Practices and Topography on Ectomycorrhizal Fungi of Maritime Pine during Seedling Recruitment. *Forests*. doi:[10.3390/f9050245](https://doi.org/10.3390/f9050245)

HARTMANN, M.; HOWES, C.G.; VANINSBERGHE, D.; YU, H.; BACHAR, D.; CHRISTEN, R.; NILSSON, R.H.; HALLAM, S.J.; MOHN, W.W.; 2012. Significant and persistent impact of timber harvesting on soil microbial communities in Northern coniferous forests. *ISME J.* 6, 2199.

HENDRICKS, J.J.; MITCHELL, R.J.; KUEHN, K.A.; PECOT, S.D.; 2016. Ectomycorrhizal fungal mycelia turnover in a longleaf pine forest. *New Phytol.* 209, 1693–1704.

HÖGBERG, P.; NORDGREN, A.; BUCHMANN, N.; TAYLOR, A.F.S.; EKBLAD, A.; HÖGBERG, M.N.; NYBERG, G.; OTTOSSON-LOÈFVENIUS, M.; READ, D.J.; 2001. Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature* 411, 789–792.

JONES, M.D.; DURALL, D.M.; CAIRNEY, J.W.G.; 2003. Ectomycorrhizal fungal communities in young forest stands regenerating after clearcut logging. *New Phytol.* 157, 399–422.

KARAVANI, A.; DE CÁCERES, M.; MARTÍNEZ DE ARAGÓN, J.; BONET, J.A.; DE-MIGUEL, S.; 2018. Effect of climatic and soil moisture conditions on mushroom productivity and related ecosystem services in Mediterranean pine stands facing climate change. *Agric. For. Meteorol.* 248, 432–440. doi:[10.1016/j.agrformet.2017.10.024](https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.10.024)

KOHOUT, P.; CHARVÁTOVÁ, M.; ŠTURSOVÁ, M.; MAŠÍNOVÁ, T.; TOMŠOVSKÝ, M.; BALDRIAN, P.; 2018. Clearcutting alters decomposition processes and initiates complex restructuring of fungal communities in soil and tree roots. *ISME J.* 12, 692.

KROPP, B.R.; ALBEE, S.; 1996. The effects of silvicultural treatments on occurrence of

mycorrhizal sporocarps in a *Pinus contorta* forest: a preliminary study. *Biol. Conserv.* 78, 313–318.

MARTÍNEZ DE ARAGÓN, J.; BONET, J.A.; FISCHER, C.R.; COLINAS, C.; 2007. Productivity of ectomycorrhizal and selected edible saprotrophic fungi in pine forests of the pre-Pyrenees mountains, Spain: predictive equations for forest management of mycological resources. *For. Ecol. Manage.* 252, 239–256.

MARTÍNEZ DE ARAGÓN, J.; RIERA, P.; GIERICZNY, M.; COLINAS, C.; 2011. Value of wild mushroom picking as an environmental service. *For. Policy Econ.* 13, 419–424.

MEDIAVILLA, O.; HERNÁNDEZ-RODRÍGUEZ, M.; OLAIZOLA, J.; SANTOS-DEL-BLANCO, L.; ORIA-DE-RUEDA, J.A.; MARTÍN-PINTO, P.; 2017. Insights into the dynamics of *Boletus edulis* mycelium and fruiting after fire prevention management. *For. Ecol. Manage.* 404, 108–114.

NAKAGAWA, S.; SCHIELZETH, H.; 2013. A general and simple method for obtaining R^2 from generalized linear mixed-effects models. *Methods Ecol. Evol.* 4, 133–142.

PALAHÍ, M.; PUKKALA, T.; BONET, J.A.; COLINAS, C.; FISCHER, C.R.; MARTÍNEZ DE ARAGÓN, J.R.; 2009. Effect of the inclusion of mushroom values on the optimal management of even-aged pine stands of Catalonia. *For. Sci.* 55, 503–511.

PARLADÉ, J.; MARTÍNEZ-PEÑA, F.; PERA, J.; 2017. Effects of forest management and climatic variables on the mycelium dynamics and sporocarp production of the ectomycorrhizal fungus *Boletus edulis*. *For. Ecol. Manage.* 390, 73–79.

PARLADÉ, J.; QUERALT, M.; PERA, J.; BONET, J.A.; CASTAÑO, C.; MARTÍNEZ-PEÑA, F.; PIÑOL, J.; SENAR, M.A.; DE MIGUEL, A.M.; 2019. Temporal dynamics of soil fungal communities after partial and total clear-cutting in a managed *Pinus sylvestris* stand. *For. Ecol. Manage.* 449, 117456.

PILZ, D.; MOLINA, R.; 2002. Commercial harvests of edible mushrooms from the forests of the Pacific Northwest United States: issues, management, and monitoring for sustainability. *For. Ecol. Manage.* 155, 3–16.

R CORE TEAM; 2014. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing; 2013.

REVELLE, W.; 2015. Psych: Procedures for Personality and Psychological Research. *Northwest. Univ.*

RUIJTER, J.M.; RAMAKERS, C.; HOOGAARS, W.M.H.; KARLEN, Y.; BAKKER, O.; VAN DEN HOFF, M.J.B.; MOORMAN, A.F.M.; 2009. Amplification efficiency: linking baseline and bias in the analysis of quantitative PCR data. *Nucleic Acids Res.* 37, e45–e45.

SALERNI, E.; PERINI, C.; 2004. Experimental study for increasing productivity of *Boletus edulis* sl in Italy. *For. Ecol. Manage.* 201, 161–170.

- SMITH, S.E.; READ, D.J.; 2008. Mycorrhizal symbiosis. Academic press.
- SNOWDON, P.; 1991. A ratio estimator for bias correction in logarithmic regressions. *Can. J. For. Res.* 21, 720–724. doi:10.1139/x91-101
- STERKENBURG, E.; CLEMMENSEN, K.E.; EKBLAD, A.; FINLAY, R.D.; LINDAHL, B.D.; 2018. Contrasting effects of ectomycorrhizal fungi on early and late stage decomposition in a boreal forest. *ISME J.* 12, 2187–2197. doi:doi:<https://doi.org/10.1038/s41396-018-0181-2>
- STERKENBURG, E.; CLEMMENSEN, K.E.; LINDAHL, B.D.; DAHLBERG, A.; 2019. The significance of retention trees for survival of ectomycorrhizal fungi in clear-cut Scots pine forests. *J. Appl. Ecol.* 56, 1367–1378.
- SUZ, L.M.; MARTÍN, M.P.; OLIACH, D.; FISCHER, C.R.; COLINAS, C.; 2008. Mycelial abundance and other factors related to truffle productivity in *Tuber melanosporum*–*Quercus ilex* orchards. *FEMS Microbiol. Lett.* 285, 72–78.
- TAYE, Z.M.; MARTÍNEZ-PEÑA, F.; BONET, J.A.; MARTÍNEZ DE ARAGÓN, J.; DE-MIGUEL, S.; 2016. Meteorological conditions and site characteristics driving edible mushroom production in *Pinus pinaster* forests of Central Spain. *Fungal Ecol.* 23, 30–41.
- TEDERSOO, L.; SMITH, M.E.; 2013. Lineages of ectomycorrhizal fungi revisited: foraging strategies and novel lineages revealed by sequences from belowground. *Fungal Biol. Rev.* 27, 83–99.
- 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. *For. Ecol. Manage.* 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. *For. Ecol. Manage.* 402, 102–114.
- VARENJUS, K.; KÅRÉN, O.; LINDAHL, B.; DAHLBERG, A.; 2016. Long-term effects of tree harvesting on ectomycorrhizal fungal communities in boreal Scots pine forests. *For. Ecol. Manage.* 380, 41–49.
- VARENJUS, K.; LINDAHL, B.D.; DAHLBERG, A.; 2017. Retention of seed trees fails to lifeboat ectomycorrhizal fungal diversity in harvested Scots pine forests. *FEMS Microbiol. Ecol.* 93.
- VOCES, R.; DIAZ-BALTEIRO, L.; ALFRANCA, Ó.; 2012. Demand for wild edible mushrooms. The case of *Lactarius deliciosus* in Barcelona (Spain). *J. For. Econ.* 18, 47–60.