



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



## ¿Son los incendios forestales una amenaza para los hongos en los bosques de *Pinus* en Europa? Un caso de estudio de los bosques boreales y mediterráneos

FRANCO-MANCHÓN, I.<sup>1</sup>, SALO, K.<sup>2</sup>, ORIA-DE-RUEDA, J.A.<sup>1</sup>, BONET, J.A.<sup>3,4</sup>, y MARTÍN-PINTO, P.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Instituto Universitario de Gestión Forestal Sostenible, Universidad de Valladolid (UVa)-INIA, Av. Madrid, s/n, 34071, Palencia, España.

<sup>2</sup> Instituto Finés de Recursos Naturales (Luke), Yliopistonkatu 6, FI-80100 Joensuu, Finlandia.

<sup>3</sup> Departament de Producció Vegetal i Ciència Forestal—Agrotecnio Center, Universitat de Lleida (UdL-Agrotecnio), Avda. Rovira Roure, 191, E-25198 Lleida, España.

<sup>4</sup> Centre de Ciència i Tecnologia Forestal de Catalunya (CTFC), Ctra. de St. Llorenç de Morunys km 2, E-25280 Solsona, España.

### Resumen

Las especies del género *Pinus* parecen mostrar una adaptación a los incendios forestales. Actualmente, se predice que en los próximos años pueda generarse una era de mega incendios por el calentamiento global. En consecuencia, las comunidades de hongos asociadas a los bosques de *Pinus*, podrían verse afectadas por estos incendios de alta intensidad. El objetivo de este estudio fue observar la dinámica de las comunidades de hongos después de un incendio de alta intensidad en 3 bosques: 1 de *Pinus pinaster*, 1 de *Pinus nigra* y 1 de *Pinus sylvestris*, que se desarrollan bajo condiciones climáticas Mediterráneas húmedas, Mediterráneas secas y boreales, respectivamente. Para ello, se recolectaron carpóforos 1 y 5 años después del incendio y también se recolectaron en zonas no quemadas. Se encontró un alto nivel de diversidad fúngica en estos pinares, con un total de 182 taxones, pertenecientes a 81 géneros. Las especies de hongos micorrílicos se vieron más afectadas por los incendios que las especies saprófitas. Se pudo observar que las comunidades de hongos de los bosques boreales de *P. sylvestris* no están tan adaptadas a los incendios de alta intensidad como las comunidades de hongos de los bosques mediterráneos de *P. nigra* y *P. Pinaster*.

### Palabras clave

Diversidad fúngica, efecto del fuego, productos forestales no maderables, cambio climático.

### 1. Introducción

Los bosques naturales y las forestaciones de ejemplares del género *Pinus* han jugado históricamente un papel económico y ecológico fundamental en toda Europa (ESPELTA ET AL., 2003; HANEWINTEL ET AL., 2012). Tradicionalmente, estos ecosistemas han proporcionado materias primas (MIURA ET AL., 2015) y han actuado como elemento regulador en el ciclo hidrológico (RAMOS-DIEZ ET AL., 2016). Desde no hace mucho tiempo, va cobrando gran relevancia el papel de estas masas como proveedoras de servicios ecosistémicos (ROCES-DIAZ ET AL., 2018). Un ejemplo de ello, es que los bosques de pinos se consideran importantes sumideros de carbono (PARDOS ET AL., 2017). También, se viene dando mucho valor a la riqueza y la abundancia de las comunidades de hongos presentes en ellos (CLEMMENSEN ET AL., 2013). Un ejemplo de ello es que cada vez se va ampliando más el conocimiento de sobre los hongos saprófitos de estas comunidades fúngicas, descifrando su papel en la formación y en la fertilidad del suelo al descomponer restos de plantas y animales, al reciclar nutrientes, y al translocar elementos del material inerte al horizonte orgánico del suelo (WATKINSON ET AL., 2013). Indudablemente, también sugiere un alto interés el estudio de la función de los hongos micorrílicos. Concretamente, determinando cómo estos hongos ayudan a absorber o sintetizar sustancias que los árboles no pueden hacer a través de sus raíces, o cómo éstos ayudan a los árboles a ser más resilientes después de perturbaciones, como es el caso de los

incendios forestales (GARCIA ET AL., 2000). También existen estudios que orientados a conocer el papel de los hongos micorrícos como reguladores de la biodiversidad (HÄTTENSCHWILER ET AL., 2005). Además del papel ecológico de los hongos en los ecosistemas, es importante resaltar la relevancia de las especies de hongos comestibles que podemos encontrar en los bosques, por ser motor del desarrollo rural en muchas zonas deprimidas demográficamente (BONET ET AL., 2014). De este modo, actualmente el recuso micológico asociado a los bosques no solamente tiene un valor económico como producto en sí mismo, sino que ya también se están generando ingresos a través de la actividad micoturística (BÜNTGEN ET AL., 2017).

Históricamente, los sistemas forestales dominados por especies de *Pinus* se han visto afectados por incendios forestales, independientemente de la especie de pino afectada o la latitud en que se encuentren (PAUSAS ET AL., 2008; WALLENIUS ET AL., 2010). En términos generales, en Europa, la resiliencia frente a los incendios de las masas del género *Pinus* está condicionada por la especie dominante que las compone (FERNANDES ET AL., 2008). Por ejemplo, aunque *Pinus sylvestris* parece estar en cierta medida adaptado a incendios de baja intensidad en el ámbito boreal (ANGELSTAM & KUULUVAINEN, 2004), en el centro de Europa, las masas de esta especie parecen tener menor adaptación al fuego que las masas de *Pinus nigra* (VERNET, 2006). Seguidamente, se puede comentar que las masas de *P. nigra* en las latitudes del sur de Europa son menos pirófitas que las de *P. pinaster*, lo cual evidencia la existencia de un gradiente latitudinal en la adaptación al fuego (PIMONT ET AL., 2011).

Cuando existe un incendio en una masa forestal las comunidades fúngicas asociadas se ven fuertemente afectadas. El impacto en éstas dependerá fundamentalmente de la intensidad del fuego. Este grado de intensidad determinará el nivel de alteración de las propiedades físicas, químicas y bioquímicas de los suelos (PEAY ET AL., 2009), y de la variación en la composición de la cubierta vegetal, a la que se asocian estas comunidades.

Después de un incendio la sucesión de comunidades fúngicas está enormemente determinada por la evolución de las comunidades vegetales (CAIRNEY & BASTIAS, 2007). Por ejemplo, en bosques de *P. pinaster* y *P. nigra* de áreas mediterráneas se ha podido observar cómo después de un incendio ha existido una fructificación de especies de hongos que se iba correlacionando ecológicamente en el tiempo con la restauración de la vegetación (GASSIBE ET AL., 2011; MEDIAVILLA ET AL., 2014). Por ejemplo, en estos estudios se vio que la restauración de los hongos micorrícos después de un incendio estaba vinculada al estado de recuperación de la especie huésped. Normalmente, el efecto inmediato del fuego es la modificación radical de la composición de las comunidades fúngicas que existían antes del incendio, lo cual implica cambios en los géneros y en la relación micorrícos/saprofitos de las especies que fructifican después de este evento (GASSIBE ET AL., 2014; MEDIAVILLA ET AL., 2014). A esta primera alteración, le sigue una sucesión secundaria, que comienza tras la primera lluvia significativa (CLARIDGE ET AL., 2009). Por lo general, justo después del incendio suelen fructificar los hongos saprófitos conocidos como pirófitos o pioneros, que generalmente se desarrollan a partir del banco de esporas presente en el suelo antes del incendio (CLARIDGE ET AL., 2009). Sin embargo, por ejemplo, en bosques boreales se da la circunstancia que tras un incendio también fructifican otras muchas especies saprófitas que viven en humus, hojarasca, restos de plantas, acículas y estiércol (LINDAHL ET AL., 2002). Esto se debe a que estas especies se ven favorecidas por las nuevas condiciones ecológicas que se dan después del incendio. En los bosques mediterráneos está claramente evidenciado que después de esta primera etapa los hongos pioneros que fructifican son reemplazados en su mayoría por especies de etapas tardías, como *Tricholoma equestre* o *Suillus bellini* (GASSIBE ET AL., 2011). No obstante, esta sucesión fúngica después de un incendio también se ha observado en las latitudes del norte de Europa. En concreto en un bosque de *P. sylvestris*, tres años después de un incendio, las especies que fructificaban justo tras ocurrir el incendio fueron reemplazadas por especies anteriores este evento (MOTIEJUNAITE ET AL., 2014).

## 2. Objetivos

El pronóstico actual de algunos estudios es que los incendios de gran magnitud sean recurrentes en un futuro cercano como consecuencia del calentamiento global (LIU ET AL., 2013). De este modo, empieza a ser necesaria la ampliación del conocimiento ecológico de las comunidades de hongos en las masas forestales, y más concretamente en las del género *Pinus*, debido a su relevancia. Para ello, es importante estudiar cómo es la respuesta de estas comunidades de hongos frente a los incendios de alta severidad en estos ecosistemas ya que existe un grave riesgo de que algunas especies, que no están adaptadas a esta amenaza, puedan desaparecer. Por lo tanto, planteamos la hipótesis de que las adaptaciones de la comunidad de hongos a la especie vegetal huésped, las condiciones climáticas y la recurrencia de los incendios se traducirán en diferencias en composición y recuperación de los hongos después de un incendio entre el norte y el sur de Europa. Por lo tanto, el objetivo del estudio fue comprender los diferentes patrones de fructificación de las especies de hongos, tras incendios de alta severidad en masas de *P. pinaster*, *P. nigra* y *P. sylvestris* que crecen bajo el clima Mediterráneo húmedo, Mediterráneo seco y boreal, respectivamente.

Nuestros objetivos específicos en los tres tipos de ecosistemas fueron: (1) comparar las comunidades fúngicas presentes en los bosques de *Pinus* no quemados; (2) observar el efecto inmediato del fuego en las comunidades fúngicas asociadas a estas masas del género *Pinus*; y (3) observar la dinámica de la comunidad fúngica a corto plazo (5 años) después de la perturbación producida por el fuego.

## 3. Metodología

Este estudio observacional se realizó en tres áreas geográficas dominadas por *Pinus pinaster* Ait., *Pinus nigra* J.F. Arnold y *Pinus sylvestris* L. ubicadas en clima Mediterráneo húmedo, Mediterráneo seco y boreal, respectivamente (GASSIBE ET AL., 2014; MEDIAVILLA ET AL., 2014; SALO & KOUKI, 2018). Todos los sitios de estudio fueron afectados por incendios forestales de alta severidad, donde su dosel y sotobosque fueron quemados, y la capa orgánica del suelo fue totalmente consumida por el fuego (RINCÓN & PUEYO, 2010).

El sitio de estudio constituido por un pinar dominado por *P. pinaster* y bajo un clima Mediterráneo húmedo, sufrió un gran incendio forestal de alta severidad en agosto de 2002, quemando un total de 1427 ha. Se trataba de una reforestación con más de 50 años que se había establecido por los Servicios Forestales Españoles en áreas previamente deforestadas. El segundo sitio de estudio, se trata de una masa ubicada en clima Mediterráneo seco que estaba dominada por una reforestación de *Pinus nigra* de 50 años en el momento del incendio, que había sido establecida con el objetivo de restaurar una zona también deforestada. El incendio forestal que la afectó, también se produjo en 2002, con un total de 118 ha quemadas. Finalmente, el tercer sitio de estudio se trata de un bosque natural de *P. sylvestris* bajo condiciones climáticas boreales de que fue afectado por un incendio forestal de 143 ha en junio de 1992. Los pinos dominantes en el bosque en este momento tenían entre 81 y 126 años. La ubicación de las áreas forestales, así como el clima y características del suelo, se muestran en la Tabla 1.

*Tabla 1. Ubicación, clima, suelo y vegetación acompañante de los sitios de estudio. UTM: Sistema de coordenadas Universal Transversal de Mercator. NB: No quemado; B1: Un año después del incendio; B5: Cinco años después del incendio.*

Características	<i>Pinus pinaster</i>	<i>Pinus nigra</i>	<i>Pinus sylvestris</i>
Localización	Trabazos (Zamora - España) (0706439 Longitud-UTM, 4632901 Latitud-UTM)	Villanuño de Valdavia (Palencia - España) (376090 Longitud-UTM, 4711724 Latitud-UTM)	Kitsi (Karelia del Norte - Finlandia) (304500 Longitud-UTM, 631600-Latitud-UTM)
Altitud	750-780 m.s.n.m.	950-960 m.s.n.m.	180 m.s.n.m.
Precipitación media anual	744,0 mm	528,1 mm	601,0 mm

(mm)			
Variación de la precipitación de los años de muestreo con respecto a la precipitación media (%)	NB: +19 B1: +19 B5: +37	NB: -18 B1: -18 B5: -18	NB: -12 B1: -12 B5: -15
T <sup>a</sup> media (°C)	14,5 °C	10,5 °C	2,1 °C
Variación de la temperatura de los años de muestreo con respecto a la temperatura media (%)	NB: +18 B1: +18 B5: +18	NB: +18 B1: +18 B5: +18	NB: -20 B1: -20 B5: 0
Características edáficas	Rocas metamórficas paleozoicas, dominadas por lutitas ordovícicas y silúricas	Arena silícea y lutitas	Suelo mineral pobre en nutrientes (suelo podzol, ácido y oligotrófico)
Matorral y especies secundarias acompañantes	<i>Quercus ilex</i> subsp. <i>ballota</i> (Desf.) Samp., <i>Q. pyrenaica</i> Willd and <i>Cistus ladanifer</i> L.	<i>Q. pyrenaica</i> Willd and <i>C. laurifolius</i> L.	<i>Picea abies</i> (L.) H. Karst, <i>Vaccinium myrtillus</i> L., <i>V. vitis-idaea</i> L., <i>Betula pendula</i> Roth and <i>B. pubescens</i> Ehrh.

Para cada sitio de estudio (Mediterráneo húmedo, Mediterráneo seco y boreal) seleccionamos tres rodales tipo basados en el tiempo que había transcurrido desde el incendio. Por cada sitio de estudio se seleccionó un rodal nunca incendiado (NB), uno en el que había transcurrido 1 año tras el incendio (1B) y otro en el que habían transcurrido cinco años después del incendio (5B). Los rodales quemados y no quemados estaban a aproximadamente 1 km de distancia entre sí en el mismo bosque. Los rodales no quemados no fueron afectados por el fuego, al menos en los últimos 40 años. La diversidad fúngica de cada rodal se obtuvo muestreando tres parcelas de 100 m<sup>2</sup> por rodal. Dentro de cada uno de los rodales seleccionados, las parcelas se colocaron sistemáticamente a unos 120 m de distancia entre sí. Todos los rodales (quemados y no quemados) de cada sitio de estudio eran similares en términos de sus condiciones ecológicas, como características de la masa, exposición, altitud y tipo de suelo.

Los cuerpos fructíferos se recolectaron una vez a la semana durante la principal campaña de fructificación de hongos. En los sitios de estudio ubicados en los climas Mediterráneo húmedo y Mediterráneo seco, los cuerpos fructíferos se muestrearon de octubre a diciembre. En el sitio de estudio de clima boreal desde principios de agosto hasta finales de octubre. De esta manera, el número de muestreos individuales fue el mismo en todos los sitios de estudio.

Los cuerpos fructíferos recolectados se identificaron hasta el nivel de especie siempre que fue posible. El los cuerpos fructíferos que solo pudieron identificarse a nivel de género se incluyeron como taxones de género (BONET ET AL., 2004; MARTÍN-PINTO ET AL., 2006). Se hicieron algunas comprobaciones con nombres latinos según un estudio previo (KNUDSEN & VESTERHOLT, 2008). Se utilizó la base de datos Índex Fungorum ([www.indexfungorum.org](http://www.indexfungorum.org)) para obtener el nombre actual y el autor de cada taxón. La clasificación de comestibilidad de cada taxón se determinó según un estudio previo (BONET ET AL., 2004) en España y en Finlandia (VON BONSDORFF ET AL., 2013).

Se utilizó la matriz de similitud de Jaccard calculada con Rstudio mediante el paquete "vegan" para comparar los géneros fúngicos en los tres sitios de estudio y así determinar las diferencias en la composición de las comunidades fúngicas. Para analizar las diferencias en composición de especies de hongos en los diferentes sitios de estudio y en las diferentes etapas sucesionales tras el incendio, realizamos un análisis de correspondencia sin tendencia (DCA) (TER BRAAK & PRENTICE, 1988) utilizando el software CANOCO para la versión de Windows 4.5 5 (TER BRAAK & ŠMILAUER, 2002), con datos de abundancia como la variable de respuesta.

#### 4. Resultados

Se recolectaron un total de 182 taxones pertenecientes a 83 géneros de las parcelas muestreadas durante los años de recolecta (Figura 1).

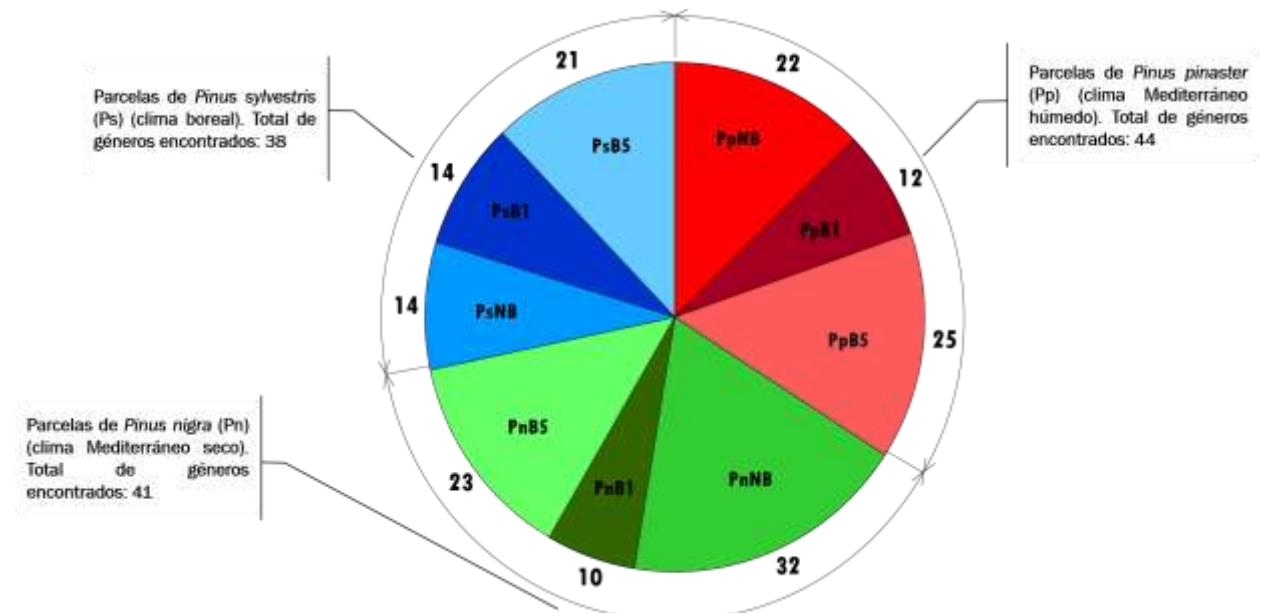


Figura 1. Número de géneros por área de estudio en los diferentes años del estudio. En rojo las parcelas de *P. pinaster*, en verde las de *P. nigra* y en azul las de *P. sylvestris*. NB: no quemado; B1: un año después del incendio; B5: cinco años después del incendio.

Del total de taxones identificados, 78 (43%) de los taxones fueron clasificados como micorrílicos y 104 (57%) se clasificaron como saprófitos. 54 (30%) del total de taxones fueron clasificados como hongos comestibles.

En las parcelas de *P. pinaster* de 50 años de edad de clima Mediterráneo húmedo, se recolectaron 62 taxones en total durante los dos años de muestreo y siendo el 48% de ellos micorrílicos y 32 (52%) se clasificaron como taxones saprófitos. En total, se clasificaron 23 (37%) taxones como hongos comestibles.

En el sitio de estudio de clima Mediterráneo seco dominado por *P. nigra*, se recolectaron 91 taxones durante el período de muestreo. Cuarenta y cuatro (48%) de los taxones fueron clasificados como micorrílicos y 47 (52%) como saprófitos. Cuarenta y dos (46%) del total de taxones recolectados fueron clasificados como hongos comestibles, incluido *Tricholoma terreum* (Tri) y *Macrolepiota procera* (Mac), que se comercializan en los mercados de la zona.

En las parcelas de *P. sylvestris* situadas en clima boreal se encontraron 60 taxones, de los cuales 18 (30%) eran micorrílicos y 42 (69%) eran saprófitos. Cinco (8%) del total de taxones recolectados fueron clasificados como hongos comestibles: *Lactarius mammosus* (Lac), *Russula paludosa* (Rus), *R. decolorans*, *Suillus variegatus* (Sui) y *Gyromitra esculenta* (Gyr), que se venden comercialmente, excepto *L. mammosus* (Lac). Cabe destacar que se encontró *Gyromitra esculenta* (Gyr), que es una especie mortal cuando se consume fresca (BONSDORFF VON, T. et al., 2013).

Se observaron algunas similitudes al comparar los géneros de hongos encontrados en los tres sitios de estudio. Las parcelas de *P. pinaster* y *P. nigra* fueron muy similares entre sí ya que albergaban 39 géneros en común (Tabla 2).

Tabla 2. Coeficientes de similitud de Jaccard (números sin negrita) y número de géneros en común (en negrita) entre los diferentes sitios de estudio.

Sitios de estudio	Mediterráneo húmedo - <i>Pinus pinaster</i>	Mediterráneo seco - <i>Pinus nigra</i>	Boreal - <i>Pinus sylvestris</i>
Mediterráneo húmedo - <i>Pinus pinaster</i>		0,886	0,231
Mediterráneo seco - <i>Pinus nigra</i>	39		0,215
Boreal - <i>Pinus sylvestris</i>	15	14	

Se encontraron 15 y 14 géneros en común al comparar las parcelas de *P. sylvestris* con las de *P. pinaster* y de *P. nigra*, respectivamente (Tabla 2). Algunos géneros de hongos fueron recolectados exclusivamente en el bosque boreal, como fue el caso de los géneros *Inocybe* sp. (Ino), *Tremella* sp. (Tre) y *Clitocybe* sp. (Cli). Del mismo modo, *Galerina* sp. (Gal) fue exclusivamente encontrada en bosques de *P. nigra* y *P. sylvestris*. Algunos otros taxones, como *Mycena* sp. (Myc), *Laccaria* sp. (Lacc) y *Cortinarius* sp. (Cor), se encontraron en los tres sitios de estudio.

En todos los sitios de estudio se pudo ver que un año después del incendio el número de taxones encontrados se redujo a más de la mitad. Sin embargo, el número de taxones recolectados cinco años después del incendio fue similar al de las parcelas no quemadas. El mayor número de taxones (59) se encontró en parcelas de *P. nigra* no quemadas ubicadas en clima Mediterráneo seco. En todos los ecosistemas el menor número de taxones siempre se encontró un año después del incendio. No se encontraron taxones micorrílicos un año después del incendio en el sitio de estudio de ámbito boreal. Un año después del incendio, en los tres sitios, el número de taxones saprofitos observados tendió a ser mayor que el número de taxones de micorríicos. La tasa de recuperación de los taxones micorrílicos fue lenta en los bosques boreales, ya que solo el 25% de los taxones micorrílicos que estaban presentes en las parcelas no quemadas se observaron en las parcelas evaluadas cinco años después del incendio.

Los coeficientes de similitud de Jaccard vinculados a la sucesión después del fuego indicaron que las parcelas de *P. pinaster* y *P. nigra*, que albergaban 13 y 12 géneros en común en condiciones NB y B5, respectivamente, mostraron la mayor similitud de todas las comparaciones posibles. Las parcelas de *P. sylvestris* fueron más similares a las de *P. nigra* que a las de *P. pinaster*, mostrando un mayor número de géneros comunes a ambos ecosistemas en cada comparación. En las parcelas de *P. nigra* y de *P. pinaster*, 16 y 11 géneros comunes aparecieron en las parcelas NB y B5, respectivamente, lo que indica que los géneros se recuperaron más rápidamente en estos dos sitios de estudio en comparación con el bosque boreal de *P. sylvestris* (Tabla 3).

Tabla 3. Coeficientes de similitud de Jaccard (números sin negrita) y número de géneros en común (en negrita) entre los diferentes sitios de estudio en cada periodo de tiempo después del incendio. Pp: Bosque de *Pinus pinaster* que crecen en condiciones Mediterráneas húmedas; Pn: Bosque de *Pinus nigra* que crece bajo condiciones Mediterráneas secas; Ps: Bosque de *Pinus sylvestris* que crece bajo condiciones boreales. NB: no quemado; B1: un año después del incendio; B5: cinco años después del incendio.

Rodal	PpNB	PpB1	PpB5	PnNB	PnB1	PnB5	PsNB	PsB1	PsB5
PpNB		0,172	0,306	0,317	0,067	0,250	0,161	0,029	0,103
PpB1	5		0,194	0,100	0,100	0,129	0,040	0,182	0,138
PpB5	11	6		0,239	0,207	0,333	0,147	0,114	0,150
PnNB	13	4	11		0,235	0,410	0,211	0,045	0,152
PnB1	2	2	6	8		0,179	0,143	0,091	0,148
PnB5	9	4	12	16	5		0,057	0,028	0,048
PsNB	5	1	5	8	3	2		0,120	0,167
PsB1	1	4	4	2	2	1	3		0,207
PsB5	4	4	6	7	4	2	5	6	

Se encontraron dos tendencias claras vinculadas al eje horizontal del análisis DCA (Figura 2). El eje 1 separa los taxones asociados a parcelas Mediterráneas de los taxones asociados a parcelas boreales. Además, el eje 2 separa las parcelas Mediterráneas entre sí. Los bosques de *P. sylvestris* y

*P. pinaster* tienen patrones similares, en cuanto a que las comunidades de los rodales no quemados difieren de los muestreados uno y cinco años después del incendio, aunque esto no es visible para *P. nigra*.

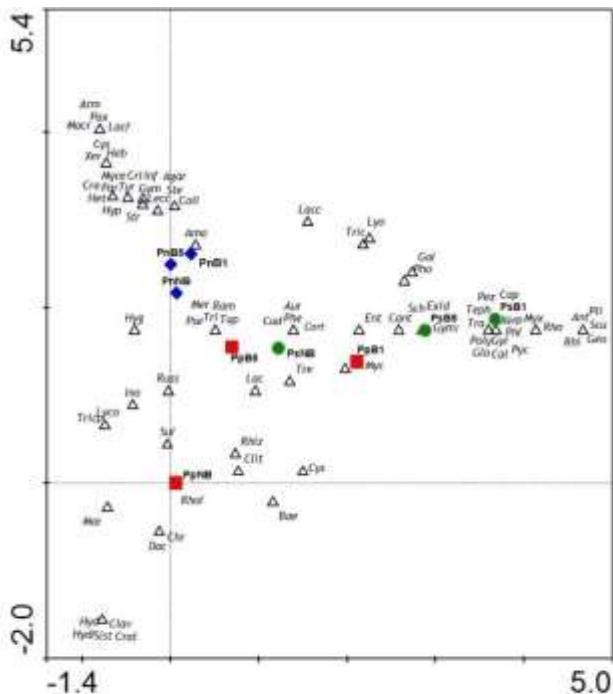


Figura 2. Análisis de correspondencia sin tendencia (DCA) para los tres sitios de estudio. Pp (cuadrado rojo): bosques de *Pinus pinaster* que crecen en condiciones Mediterráneas húmedas; Pn (diamante azul): bosques de *Pinus nigra* que crecen en condiciones Mediterráneas secas; Ps (círculo verde): bosques de *Pinus sylvestris* que crecen en condiciones boreales. NB: no quemado; B1: un año después del incendio; B5: cinco años después del incendio.

*Pholiota highlandensis* (Pho) y *Laccaria laccata*, consideradas especies pirófitas y pioneras tempranas aparecen en los rodales quemados de todos los sitios de estudio. *L. laccata*, que es un hongo micorrícico, fue de los primeros taxones en aparecer tras el incendio en el sitio de estudio con condiciones climáticas boreales. El agarical *Lyophyllum anthracophilum* (Lyo) y los ascomicetos *Plicaria endocarpoides* (Pli) y *Peziza echinospora* (Pez) se encontraron en las parcelas muestreadas un año después del incendio de clima boreal pero no se observaron en las de cinco años después del incendio o en los sitios de estudio de clima Mediterráneo húmedo y Mediterráneo seco. Además, algunas especies del género *Rhizopogon* (Rhiz), muy asociadas a zonas quemadas, fueron observadas sólo en las parcelas incendiadas de *P. nigra* y *P. pinaster*.

Se encontraron taxones de etapas múltiples de sucesión en los tres ecosistemas, como *Tremella mesenterica* (Tre) en las parcelas de *P. pinaster*, *Stereum hirsutum* (Ste) en las de *P. nigra* y *Gymnopilus penetrans* (Gym) en bosques de *P. sylvestris*. Algunos taxones micorrícicos como *Hypholoma chrysodon* (Hyg), *Lyophyllum decastes* (Lyo), *Leccinellum corsicum* (Lec), y *Lactarius tesquorum*, solamente aparecieron en clima Mediterráneo y 5 años después del incendio en las parcelas de *P. nigra* y *P. pinaster*. *Lactarius mammosus* fue la única especie micorrícica comestible encontrada 5 años después del incendio en parcelas de *P. sylvestris*. Una comparación de las especies comestibles observadas también reveló el efecto negativo del fuego sobre éstas en todos los ecosistemas estudiados. Las especies de hongos más apreciadas y demandadas, como *Lactarius deliciosus*, *Suillus luteus*, *Suillus granulatus* y *Tricholoma portentosum*, en los bosques Mediterráneos, y *Russula decolorans*, *Russula paludosa* y *Suillus variegatus* en bosques boreales, no se observaron 1 y 5 años después del incendio.

## 5. Discusión

En este estudio se observó un mayor nivel de diversidad de hongos asociados a bosques de *Pinus* bajo condiciones Mediterráneas húmedas, Mediterráneas secas y boreales, tanto en el norte y como sur Europa, de lo que reportan estudios previos que comparan la diversidad fúngica entre varias especies del género *Pinus* (ORIA-DE-RUEDA ET AL., 2010; DEJENE ET AL., 2017a).

Por ejemplo, en un estudio micológico similar, en que solamente se muestreó un año, en bosques de *P. pinaster*, *P. sylvestris*, *P. nigra* y *P. halepensis* (ORIA-DE-RUEDA ET AL., 2010), se recolectaron solamente 84 taxones diferentes en tres parcelas de 100 m<sup>2</sup> en cada área, mientras que en nuestro estudio observamos un total de 182 taxones. El alto nivel de riqueza fúngica observado en este estudio podría deberse a la presencia de masas forestales con diferentes etapas de edad (ORIA-DE-RUEDA ET AL., 2010), sumado a la aparición de taxones vinculados a las etapas juveniles del arbolado y a las especies pioneras que aparecen tras el incendio (BUSCARDO ET AL., 2009), lo que demuestra la rápida dinámica natural que poseen las comunidades de hongos. Nuestro estudio también destaca la relevancia de los ecosistemas forestales dominados por especies del género *Pinus* como fuente de hongos comestibles. Este producto forestal no maderable es especialmente significativo en el sitio de estudio con clima Mediterráneo seco, donde el 46% de los taxones se consideran aptos para el consumo humano.

Pese a la influencia que puedan tener las variaciones de temperatura media y precipitación entre años de muestreo, se ha evidenciado que las proporciones de hongos micorrílicos y saprófitos observados en los bosques estudiados fueron fuertemente afectadas por el fuego. Especialmente en el sitio de estudio boreal, donde no se observaron taxones micorrílicos un año después del incendio y solo unos pocos 5 años después del incendio. Este efecto negativo del fuego sobre la disminución del número de hongos micorrílicos que fructifican tras un incendio ya había sido reportado previamente (SUN ET AL., 2015). La menor presencia de hongos micorrílicos en los años posteriores a un incendio brinda una oportunidad a los hongos saprófitos para volverse más abundantes (SUN ET AL., 2015). Esto se debe a que después del incendio hay mucho material vegetal muerto, que puede estar disponible para las especies saprofitas. Por el contrario, la ausencia de plantas hospederas induce a las especies micorrílicas a reducir su presencia o incluso desaparecer.

Se observaron algunas similitudes al comparar el número de géneros asociados a los tres hospedadores. *P. pinaster* y *P. nigra* estaban más estrechamente asociados entre sí que con *P. sylvestris*, albergando 39 géneros de hongos en común, mientras que solo 15 y 14 de los géneros recolectados en las parcelas de *P. sylvestris* también se recolectaron en las de *P. pinaster* y *P. nigra*, respectivamente. Llegados a este punto, hay que destacar que el suelo, la temperatura y la evapotranspiración son factores que influyen en la composición de la comunidad fúngica cuando los comparamos con la influencia que tiene el tipo de bosque y la composición de la vegetación (ORIA-DE-RUEDA ET AL., 2010; CASTAÑO ET AL., 2018). Estudios previos de producción en masas monoespecíficas de *Quercus pyrenaica*, de *P. sylvestris* y de *P. pinaster* demostraron que los tres tipos de masas tenían muchas más especies de hongos en común entre ellas de las que pueden tener masas monoespecíficas de diferentes especies del género *Quercus* (ORIA-DE-RUEDA ET AL., 2010).

Todos los bosques de este estudio fueron fuertemente afectados por incendios de alta intensidad. Un año después del incendio, hubo una disminución en el número de taxones de hongos, principalmente taxones micorrílicos. El impacto negativo de estos incendios de alta severidad sobre la riqueza fúngica se ha demostrado en estudios previos llevados a cabo en clima Mediterráneo húmedo, Mediterráneos seco (GASSIBE ET AL., 2011; MEDIAVILA ET AL., 2014; MARTÍN-PINTO ET AL., 2006) y en pinares boreales (DAHLBERG, 2002; SUN ET AL., 2015; SALO & KOUKI, 2018).

La ausencia total de cuerpos fructíferos de especies micorrílicas en los bosques boreales de *P. sylvestris* justo después de un incendio refleja un bajo nivel de adaptación de este ecosistema a

incendios de alta severidad, ya que son más frecuentes los de baja severidad, como se ha podido ver en estudios previos (ANGELSTAM & KUULUVAINEN, 2004). Estos resultados son también consecuencia del clima frío y la naturaleza ácida de los suelos boreales, lo que implica que los procesos del suelo son más lentos (TRESEDER ET AL., 2004) que en los bosques Mediterráneos, lo que en la práctica puede representar una lenta recuperación tras la perturbación. En ecosistemas Mediterráneos húmedos y Mediterráneos secos, las consecuencias para las especies micorrícicas no fueron tan dramáticas. En ambos casos, cinco años después del incendio, el número de taxones había aumentado, mostrando una adaptación al fuego, como se muestra en estudios previos (DEJENE ET AL., 2017b; VISSER, 1995). Además, el número de especies micorrícicas recolectadas un año después del incendio en las parcelas de *P. pinaster* fue similar al número promedio de taxones reportados en otros bosques quemados de *P. pinaster* (BUSCARDO ET AL., 2011).

La rápida recuperación en los bosques mediterráneos se ve frecuentemente favorecida por la vegetación pionera de la sucesión secundaria. Esta vegetación adaptada al fuego, principalmente arbustiva, coloniza el área muy rápidamente después de un incendio y algunos taxones fúngicos capaces de alojarse en varios hospedadores, que utilizan esta vegetación mediterránea propensa al fuego como nicho de supervivencia, mientras que el regenerado de pino va prosperando de forma natural (MARTÍN-PINTO ET AL., 2006). *Pholiota highlandensis* y *Myxomphalia maura* fueron las primeras especies pioneras en colonizar los bosques boreales un año después del incendio. Estas especies no requieren de vegetación viva para colonizar una parcela quemada ya que son especies carbófilas que viven sobre madera carbonizada.

Los taxones fúngicos han desarrollado estructuras de resistencia, a través de la infección de ápices radicales, esclerocios o esporas de resistencia (CAIRNEY & BASTIAS, 2007), para sobrevivir después de perturbaciones, como las que causan los incendios forestales. La comunidad fúngica ectomicorrícica que aparece después de un incendio es un reflejo de la estructura del banco de resistencia de los hongos en el suelo que existía antes del incendio (BAAR ET AL., 1999). El rápido aumento en el número de especies micorrícicas que aparecen después de un incendio en la región mediterránea podría deberse a la alta actividad fotosintética observada en plantas jóvenes debido a las condiciones climáticas de esta región (HERNÁNDEZ-RODRÍGUEZ ET AL., 2013). Además, después de un incendio hay más nutrientes disponibles en el suelo, lo que podría favorecer la fructificación de especies micorrícicas, como *Boletus edulis* o *Lactarius deliciosus*, que son de las especies comestibles más relevantes en el ámbito Mediterráneo (ORTEGA-MARTÍNEZ ET AL., 2011). El nivel de presencia nutrientes disponibles dependerá del nivel de mineralización de la materia orgánica del suelo que produzca el fuego a su paso (JONSSON ET AL., 2001; BAXTER ET AL., 2005). Algunos estudios han demostrado que algunos taxones micorrícos de carácter pirófito, como *Lactarius quietus*, muestran una serie de reacciones enzimáticas al sufrir el paso del fuego, que les permite superar la perturbación sin problemas (BUÉE ET AL., 2007). Sin embargo, se puede requerir más de una década para restablecer la productividad primaria en los bosques boreales después de incendios de alta severidad (OLIVER ET AL., 2015). Así, después del incendio los efectos que influyen en la cantidad de carbono del suelo y en la materia orgánica en esos bosques también pueden persistir una década después de la perturbación (TRESEDER ET AL., 2012).

Para los hongos saprofítos, se vio algo diferente. Este grupo fúngico funcional recuperó su estado previo a la perturbación antes que los micorrícos. Los saprófitos son especies pioneras en comparación a los hongos micorrícos, que crecen más rápido cuando las condiciones posteriores al fuego les son favorables (GASSIBE ET AL., 2011; MEDIAVILLA ET AL., 2014). Una consecuencia es el aumento de la hojarasca después del incendio puesto que es altamente beneficioso para la proliferación de este grupo funcional.

El efecto del fuego sobre la composición fúngica cuando comparamos sitios quemados y no quemados indica que existe un gran número, nunca llegando a ser todos, de taxones en común entre los lugares no quemados y los que han sufrido un incendio hace 5 años. Esto sugiere que los sitios quemados pueden recuperar su composición fúngica pre-incendio unos pocos años después de la

perturbación. Esto se comprobó anteriormente en bosques de *P. nigra*, donde se observó una rápida recuperación de las comunidades de hongos en tan solo 5 años después del incendio (MEDIAVILLA ET AL., 2014). Esta rápida recuperación también se ha visto en parcelas con clima Mediterráneo húmedo (GASSIBE ET AL., 2011). Sin embargo, en ambos casos la composición taxonómica cinco años después del fuego seguía siendo diferente al de las parcelas no. Esto ya ha sido visto anteriormente en las comunidades de hongos micorrícos de pinares ubicados en clima Mediterráneo húmedo, en donde no sólo se vio un aumento del número de especies entre las etapas temprana y tardía de la sucesión, sino también un cambio en la composición a lo largo de la cronosecuencia (GASSIBE ET AL., 2011).

*Geopyxis carbonaria* (Geo), *Rhizina undulata* (Rhi), *Myxomphalia maura* (Myx), *Pholiota highlandensis*, y *Peziza echinospora*, que se encuentran en el lado derecho del eje 1 en el DCA, se asociaron con las parcelas quemadas en los bosques boreales. Algunos estudios demostraron previamente que *Pholiota highlandensis* y *Peziza* spp. se asociaban a condiciones post-incendio (FUJIMURA ET AL., 2005; CLARIDGE ET AL., 2009; MARTÍN-PINTO ET AL., 2006). También encontramos algunas especies del género *Rhizophogon*, que solo estaban presentes en parcelas quemadas de *P. nigra* y *P. pinaster*, lo cual concuerda con estudios previos en clima Mediterráneo húmedo, que ya demostraban que este género estaba asociado a bosques incendiados (BUSCARDO ET AL., 2009). La adaptación de este género al fuego se debe a sus rizomorfos, que pueden extenderse considerablemente distancias de la raíz del árbol, y por lo tanto tienen una mayor probabilidad de sobrevivir a un incendio (AGERER, 2001)

*Laccaria laccata*, *Mycena* sp. y *Gymnopilus* sp. fueron recogidos en las parcelas quemadas de los tres sitios de estudio. Aunque estos taxones pueden considerarse hongos pioneros tras el fuego (TORRES & HONRUBIA, 1997), también pueden fructificar algunos años después del incendio, a diferencia de *Pholiota highlandensis* y *Peziza* sp., que solo fructificaron justo después de un incendio. Los taxones que aparecieron en todas las etapas, como *Tremella mesenterica* y *Stereum hirsutum* se encontraron en todos los rodales de *P. pinaster* y *P. nigra*, respectivamente, mientras que *Gymnopilus penetrans* se recolectó en rodales quemados y no quemados de *P. sylvestris*. Estos taxones se consideran descomponedores y no sólo juegan un papel clave en los suelos de bosques Mediterráneos húmedos, donde se observan bajas proporciones de materia orgánica, también lo juegan en los suelos de bosques boreales, donde las bajas temperaturas reducen las oportunidades de descomposición de la madera muerta.

Este estudio representa, para nuestro conocimiento, un primer intento de comprender el efecto de los incendios de alta severidad en las comunidades de hongos en ecosistemas de bosques de *Pinus* en diferentes zonas geográficas de Europa. Como estudio observacional, estos hallazgos deben ser vistos como preliminares, debido a las limitaciones inherentes a este tipo de estudio. Debido a la importancia de los hongos en la dinámica de los ecosistemas, se necesitan más estudios para diseñar estrategias que dan cuenta del alto riesgo de pérdidas de diversidad de hongos.

## 6. Conclusiones

Nuestros resultados mostraron que existe un alto nivel de diversidad de hongos en nuestros diferentes sitios de estudio con masas del género *Pinus*, bajo condiciones Mediterráneas y boreales.

Las parcelas de *P. nigra* albergaron el nivel más alto de riqueza de taxones, posiblemente porque las parcelas mediterráneas secas son las que más se han adaptado a la ocurrencia de incendios de alta intensidad. Las comunidades fúngicas en el bosque boreal fueron las más afectadas por el fuego, no observándose cuerpos fructíferos de especies micorrícas un año después del incendio forestal.

Además, observamos que algunos taxones se vieron favorecidos a corto plazo por el fuego, y que el número de especies no solo aumentaron desde las etapas tempranas hasta las últimas de la colonización, sino que también cambiaron en su composición a lo largo de la cronosecuencia. En el

contexto actual de calentamiento global, en el que los incendios de alta severidad están desempeñando un papel más importante en el funcionamiento de los ecosistemas, la adaptación ecológica al fuego será crucial para la supervivencia de la diversidad fúngica.

## 7. Agradecimientos

Esta investigación fue financiada por la FPS COST Action FP1203 “Red europea de productos forestales no madereros (PFNM)”. Además, este trabajo ha sido parcialmente financiado por dos Proyectos de Investigación de la Junta de Castilla y León (Ref.: VA018B05 y VA050P17), y cofinanciado por el Ministerio de Educación y Cultura de España (PRX17/00315) y por el Ministerio de Economía y Competitividad de España (MINECO) (AGL2015-66001-C3). José Antonio Bonet fue beneficiado con una beca Serra-Húnter proporcionada por la Generalitat de Catalunya, para la realización de este trabajo. Este trabajo también fue posible gracias a la ayuda de Metsähallitus (Parks & Wildfire Finlandia), que proporcionó los permisos para el trabajo de campo durante los años de muestreo en Jäkäläkangas.

## 8. Bibliografía

- AGERER, R.; 2001. Exploration types of ectomycorrhizae: A proposal to classify ectomycorrhizal mycelial systems according to their patterns of differentiation and putative ecological importance. *Mycorrhiza* 11, 107–114.
- ANGELSAM, P.; KUULUVAINEN, T.; 2004. Boreal forest disturbance regimes, successional dynamics and landscape structures: a European perspective. *Ecol. Bull.* 51, 117–136.
- BAAR, J.; HORTON, T.; KRETZER, A.; BRUNS, T.; 1999. Mycorrhizal colonization of *Pinus muricata* from resistant propagules after a standreplacing wildfire. *Aquat. Ecol.* 409–418.
- BAXTER, J.W.; DIGHTON, J.; 2005. Phosphorus source alters host plant response to ectomycorrhizal diversity. *Mycorrhiza* 15, 513–523.
- BONET, J.A.; FISCHER, C.R.; COLINAS, C.; 2004. The relationship between forest age and aspect on the production of sporocarps of ectomycorrhizal fungi in *Pinus sylvestris* forests of the central Pyrenees. *For. Ecol. Manage.* 203, 157–175.
- BONET, J.A.; GONZÁLEZ-OLABARRIA, J.R.; MARTÍNEZ DE ARAGÓN, J.; 2014. Mushroom production as an alternative for rural development in a forested mountainous area. *J. Mt. Sci.* 11(2), 535-543. <https://doi.org/10.1007/s11629-013-2877-0>
- BONSDORFF VON, T.; HOPSU-NEUVONEN, A.; HUHTINEN, S.; KORHONEN, J.; KOSONEN, L.; MOISIO, S.; PALMEN, J.; 2013. Sienimetsästä markkinoille. *Opetushallitus*. 176 p.
- BUÉE, M.; COURTY, P.E.; MIGNOT, D.; GARBAYE, J.; 2007. Soil niche effect on species diversity and catabolic activities in an ectomycorrhizal fungal community. *Soil Biol. Biochem.* 39, 1947–1955.
- BÜNTGEN, U.; LATORRE, J.; EGLI, S.; MARTINEZ-PEÑA, F.; 2017. Socio-economic, scientific, and political benefits of mycotourism. *Ecosphere* 8 (7), e01870. 10.1002/ecs2.1870.

BUSCARDO, E.; FREITAS, H.; PEREIRA, J.S.; DE ANGELIS, P.; 2011. Common environmental factors explain both ectomycorrhizal species diversity and pine regeneration variability in a post-fire Mediterranean forest. *Mycorrhiza* 21, 549–558.

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, 55–63.

CAIRNEY, J.W.G.; BASTIAS, B.A.; 2007. Influences of fire on forest soil fungal communities. *Can. J. For. Res.* 37, 207–215.

CASTAÑO, C.; LINDAHL, B.; ALDAY, J.G.; HAGENBO, A.; MARTÍNEZ-DE-ARAGÓN, J.; PARLADÉ, J.; PERA, J.; BONET, J.A.; 2018. Soil microclimate changes affect soil fungal communities in a Mediterranean pine forest. *New Phytol.* 220, 1211–1221.

CLARIDGE, A.W.; TRAPPE, J.M.; HANSEN, K.; 2009. Do fungi have a role as soil stabilizers and remediaters after forest fire? *For. Ecol. Manage.* 257, 1063–1069.

CLEMMENSEN, E.K.; BAHR, A.; OVASKAINEN, O.; DAHLBERG, A.; EKBLAD, A.; WALLANDER, H.; STENLID, J.; FINLAY, D.R.; WARDLE, A.D.; LINDAHL, D.B.; 2013. Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in Boreal Forest. *Science* 339, 1615–1618.

DAHLBERG, A.; 2002. Effects of fire on ectomycorrhizal fungi in fennoscandian boreal forests. *Silva Fenn.* 36, 69–80.

DEJENE, T.; ORIA-DE-RUEDA, J.A.; MARTÍN-PINTO, P.; 2017a. Fungal diversity and succession following stand development in *Pinus patula* Schiede ex Schltdl. & Cham. plantations in Ethiopia. *For. Ecol. Manage.* 395, 9–18.

DEJENE, T.; ORIA-DE-RUEDA, J.A.; MARTÍN-PINTO, P.; 2017B. Fungal community succession and sporocarp production following fire occurrence in Dry Afromontane forests of Ethiopia. *For. Ecol. Manage.* 398, 37–47.

ESPELTA, J.M.; RETANA, J.; HABROUK, A.; 2003. An economic and ecological multi-criteria evaluation of reforestation methods to recover burned *Pinus nigra* forests in NE Spain. *For. Ecol. Manage.* 180, 185–198.

FERNANDES, P.M.; VEGA, J.A.; JIMÉNEZ, E.; RIGOLOT, E.; 2008. Fire resistance of European pines. *For. Ecol. Manage.* 256, 246–255.

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.

GARCIA, C.; HERNANDEZ, T.; ROLDAN, A.; ALBALADEJO, J.; CASTILLO, V.; 2000. Organic amendment and mycorrhizal inoculation as a practice in afforestation of soils with *Pinus halepensis* Miller: effect on their microbial activity. *Soil Biol. Biochem* 32, 1173–1181.

GAASSIBE, P.V.; FABERO, R.F.; HERNÁNDEZ-RODRÍGUEZ, M., ORIA-DE-RUEDA, J.A., MARTÍN-PINTO, P., 2011. Fungal community succession following wildfire in a Mediterranean vegetation type dominated by *Pinus pinaster* in Northwest Spain. *For. Ecol. Manage.* 262, 655–662.

GAASSIBE, P.V.; FABERO, R.F.; HERNÁNDEZ-RODRÍGUEZ, M.; ORIA-DE-RUEDA, J.A.; BRAVO, F.; MARTÍN-PINTO, P.; 2014. Post-fire production of mushrooms in *Pinus pinaster* forests using classificatory models. *J. For. Res.* 19, 348–356.

HANEWINKEL, M.; CULLMANN, D.A.; SCHELHAAS, M.; NABUURS, G.; ZIMMERMANN, N.E.; 2012. Climate change may cause severe loss in the economic value of European forest land. *Nat. Clim. Chang.* 3, 203–207.

HÄTTENSCHWILER, S.; TIUNOV, A.V.; SCHEU, S.; 2005. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 36: 191–218. 10.1146/annurev.ecolsys.36.112904.151932

HERNÁNDEZ-RODRÍGUEZ, M.; ORIA-DE-RUEDA, J.A.; MARTÍN-PINTO, P.; 2013. Post-fire fungal succession in a Mediterranean ecosystem dominated by *Cistus ladanifer* L. *For. Ecol. Manage.* 289, 48–57.

JIMÉNEZ ESQUILÍN, A.E.; STROMBERGER, M.E.; MASSMAN, W.J.; FRANK, J.M.; SHEPPERD, W.D.; 2007. Microbial community structure and activity in a Colorado Rocky Mountain forest soil scarred by slash pile burning. *Soil Biol. Biochem.* 39, 1111–1120.

JONSSON, L.M.; NILSSON, M.C.; WARDLE, D.A.; ZACKRISSON, O.; 2001. Context dependent effects of ectomycorrhizal species richness on tree seedling productivity. *Oikos* 93, 353–364.

KNUDSEN, H.; VESTERHOLT, J.; 2008. *Funga Nordica. Agaroid, Boletoid and Cyphelloid genera*. Narayana Press. 965 p. Denmark.

LINDAHL, B.O.; TAYLOR, F.S.; FINLAY, R.D.; 2002. Defining nutritunial constraints on carbon cycling in boreal forests-towards a less “phytocentric” perspective. *Plant Soil* 242, 123–135.

LIU, Y.; GOODRICK, S.L.; STANTURF, J.A.; 2013. Future U.S. wildfire potential trends projected using a dynamically downscaled climate change scenario. *For. Ecol. Manage.* 294, 120–135.

MARTÍN-PINTO, P.; VAQUERIZO, H.; PEÑALVER, F.; OLAIZOLA, J.; ORIA-DE-RUEDA, J.A.; 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. *For. Ecol. Manage.* 225, 296–305.

MEDIAVILLA, O.; ORIA-DE-RUEDA, J.A.; MARTÍN-PINTO, P.; 2014. Changes in sporocarp production and vegetation following wildfire in a Mediterranean Forest Ecosystem dominated by *Pinus nigra* in Northern Spain. *For. Ecol. Manage.* 331, 85–92.

MIURA, S.; AMACHER, M.; HOFER, T.; SAN-MIGUEL-AYANZ, J.; ERNAWATI; THACKWAY, R.; 2015. Protective functions and ecosystem services of global forests in the past quarter-century. *For. Ecol. Manage.* 352, 35–46.

MOTIEJUNAITÉ, J.; ADAMONYTE, G.; IRŠENAITE, R.; JUZENAS, S.; KASPARAVIČIUS, J.; KUTORGA, E.; MARKOVSKAJA, S.; 2014. Early fungal community succession following crown fire in *Pinus mugo* stands and surface fire in *Pinus sylvestris* stands. *Eur. J. For. Res.* 133, 745–756.

OLIVER, A.K.; CALLAHAM, M.A.; JUMPPONEN, A.; 2015. Soil fungal communities respond compositionally to recurring frequent prescribed burning in a managed southeastern US forest ecosystem. *For. Ecol. Manage.* 345, 1–9.

ORIA-DE-RUEDA, J.A.; HERNÁNDEZ-RODRÍGUEZ, M.; MARTÍN-PINTO, P.; PANDO, V.; OLAIZOLA, J.; 2010. Could artificial reforestation provide as much production and diversity of fungal species as natural forest stands in marginal Mediterranean areas? *For. Ecol. Manage.* 260, 171–180.

ORTEGA-MARTÍNEZ, P.; ÁGUEDA, B.; FERNÁNDEZ-TOIRÁN, L.M.; MARTÍNEZ-PEÑA, F.; 2011. Tree age influences on the development of edible ectomycorrhizal fungi sporocarps in *Pinus sylvestris* stands. *Mycorrhiza* 21, 65–70.

PARDOS, M.; PÉREZ, S.; CALAMA, R.; ALONSO, R.; LEXER, M.J.; 2017. Ecosystem service provision, management systems and climate change in Valsaín forest, central Spain. *Reg. Environ. Chang.* 17, 17–32.

PAUSAS, J.G.; LLOVET, J.; ANSELM, R.; VALLEJO, R.; 2008. Are wildfires a disaster in the Mediterranean basin? – A review. *Int. J. Wildl. Fire* 17, 713–723.

PEAY, K.G.; GARBELOTTO, M.; BRUNS, T.D.; 2009. Spore heat resistance plays an important role in disturbance-mediated assemblage shift of ectomycorrhizal fungi colonizing *Pinus muricata* seedlings. *J. Ecol.* 97, 537–547.

PIMONT, F.; PRODON, R.; RIGOLOT, E.; 2011. Comparison of postfire mortality in endemic Corsican black pine (*Pinus nigra* ssp. *laricio*) and its direct competitor (*Pinus pinaster*). *Ann. For. Sci.* 68 425–432.

RAMOS-DIEZ, I.; NAVARRO-HEVIA, J.; SAN MARTÍN FERNÁNDEZ, R.; DÍAZ-GUTIÉRREZ, V.; MONGIL-MANSO, J.; 2016. Analysis of methods to determine the sediment retained by check dams and to estimate erosion rates in badlands. *Environ. Monit. Assess.* 188: 405.

ROCES-DÍAZ, J.V.; VAYREDA, J.; BANQUÉ-CASANOVAS, M.; DÍAZ-VARELA, E.; BONET, J.A.; BROTONS, L.; DE-MIGUEL, S.; HERRANDO, S.; MARTÍNEZ-VILALTA, J.; 2018. The spatial level of analysis affects the patterns of forest ecosystem services supply and their relationships. *Sci Total Environ* 626: 1270–1283

RSTUDIO TEAM; 2020. RStudio: Integrated Development for R. RStudio, PBC, Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>.

SALO, K.; KOUKI, J.; 2018. Severity of forest wildfire had a major influence on early successional ectomycorrhizal macrofungi assemblages, including edible mushrooms. *For. Ecol. Manage.* 415–416, 70–84.

SUN, H.; SANTALAHTI, M.; PUMPANEN, J.; KÖSTER, K.; BERNINGER, F.; RAFFAELLO, T.; JUMPPONEN, A.; ASIEGBU, F.O.; HEINONSALO, J.; 2015. Fungal community shifts in structure and function across a boreal forest fire chronosequence. *Appl. Environ. Microbiol.* 81, 7869–7880.

TER BRAAK, C.J.F.; PRENTICE, I.C.; 1988. A Theory of Gradient Analysis. pp. 271–317.

TER BRAAK, C.J.F.; ŠMILAUER, P.; 2002. CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (Version 4.5).

TORRES, P.; HONRUBIA, M.; 1997. Changes and effects of a natural fire on ectomycorrhizal inoculum potential of soil in a *Pinus halepensis* forest. *For. Ecol. Manage.* 96, 189–196.

TRESEDER, K.K.; ALLEN, M.F.; RUSS, R.W.; PREGITZER, K.S.; HENDRICK, R.L.; 2004. Lifespans of fungal rhizomorphs under nitrogen fertilization in a pinyon-juniper woodland. *Plant Soil* 270, 249–255.

TRESEDER, K.K.; MACK, M.C.; CROSS, A.; 2012. Relationships among Fires, Fungi, and Soil Dynamics in Alaskan Boreal Forests. *Appl. Source Ecol.* 14, 1826–1838.

VERNET, J.L.; 2006. History of the *Pinus sylvestris* and *Pinus nigra* ssp. *salzmanni* forest in the Sub-Mediterranean mountains (Grands Causses, Saint-Guilhem-le-Désert, southern Massif Central, France) based on charcoal from limestone and dolomitic deposits. *Veg. Hist. Archaeobot.* 16, 23–42.

VISSEER, S.; 1995. Ectomycorrhizal fungal succession in jack pine stands following wildfire. *New Phytol.* 129, 389–401.

WALLENIUS, T.H.; KAUHANEN, H.; HERVA, H.; PENNANEN, J.; 2010. Long fire cycle in northern boreal *Pinus* forests in Finnish Lapland. *Can. J. For. Res.* 40, 2027–2035.

WATKINSON, S.; BEBBER, D.; DARRAH, P.; FRICKER, M.; BODDY, L.; 2006. The role of wood decay fungi in the carbon and nitrogen dynamics of the forest floor. Cambridge University Press.