



2022
Lleida

27 · 1
junio · juny
juliol · juliol

Cataluña
Catalunya

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

Prevención de incendios en un sistema compuesto Rodal-Jaral y sus consecuencias en la producción de setas

IGNACIO SANZ-BENITO¹, OLAYA MEDIAVILLA^{1,2}, ADRIANA CASAS¹, JUAN ANDRÉS ORIA-DE-RUEDA¹ Y PABLO MARTÍN-PINTO¹

¹ Instituto de Investigación en Manejo Forestal Sostenible, Universidad de Valladolid, Avda. Madrid 44, 34071. Palencia, España.

² IDForest-Biotecnología Forestal Aplicada, Calle Curtidores 17, 34004, Palencia, España.

Resumen

Los bosques compuestos por robledales acompañados de grandes masas de jaras son sistemas forestales que conviven con los incendios forestales. A su vez, son sistemas altamente productores de esporocarpos jugando un papel esencial a nivel ecológico y económico en el ámbito rural. Entre ellos destaca el *Boletus edulis*, siendo una gran fuente de ingresos de las poblaciones rurales asociadas. Este trabajo busca observar cómo afectan distintas intensidades de tratamientos a nivel de producción, riqueza y composición fúngica a través de un periodo de muestreo de cinco años. Para ello se tuvieron en cuenta los tratamientos realizados tanto al componente arbustivo, clareo, como al arbóreo, resalveo, y cómo se influyen respectivamente. La producción y la riqueza de esporocarpos se vieron drásticamente afectadas por todos los tratamientos de prevención de incendios, pero sólo cuando el tratamiento sobre la jara pringosa (*Cistus ladanifer*) es incluido en el análisis de los efectos. La composición fúngica se vio totalmente determinada por los tratamientos aplicados sobre los jarales. La falta de diferencias significativas entre intensidades nos lleva a concluir que la mayor intensidad de tratamientos nos significa un mayor agravio a la comunidad fúngica, mientras que permite una mayor reducción de combustible natural.

Palabras clave

Incendios forestales, manejo forestal, producción y riqueza de hongos, *Boletus*, productos forestales no madereros.

1. Introducción

La composición y estructura de la vegetación mediterránea depende del clima, la intensidad y la frecuencia de los incendios; sin embargo, las características de la vegetación también determinan la intensidad y frecuencia de los incendios (Trabaud, 1994). Por ejemplo, en las últimas décadas los veranos han sido más secos, lo que facilita la superación del umbral climático, lo que puede provocar incendios intensos en zonas donde la disponibilidad de combustible es alta, como las de la cuenca mediterránea, modificando la vegetación y el ecosistema drásticamente (Pausas y Paula, 2012).

Los bosques de robles alrededor de la cuenca mediterránea suelen ir acompañados de un sotobosque de jaras (*Cistus* sp.). Se sabe que estos matorrales son pirofíticos y con frecuencia se ven afectados por incendios forestales. Además, la alta densidad de plantas de *Cistus ladanifer* en rodales maduros aumenta la intensidad de un potencial incendio forestal (Hernández-Rodríguez et al., 2015). *Cistus ladanifer* contiene compuestos aromáticos que facilitan la posibilidad de ignición (Keeley et al., 2011). Estos matorrales, a pesar de ser considerados ecológicamente sin importancia y económicamente improductivos, albergan una enorme comunidad de hongos, que incluye especies comestibles de gran valor. (Oria-de-Rueda et al., 2008). Esto significa que generan ingresos complementarios para la economía rural local (Hernández-Rodríguez et al., 2015; Lázaro García, 2008). Se sabe que unas 200 especies de hongos pertenecientes a 40 géneros forman una asociación ectomicorrízica con las especies de *Cistus*. (Comandini et al., 2006), algunos de los cuales,

como *Boletus edulis*, tienen un alto valor económico y culinario. En la zona de estudio, *B. edulis* se conoce como “zamoranitos” por su pequeño tamaño, y es recolectada por las familias locales, lo que les permite ganar miles de euros anuales como ingreso complementario. (Comandini et al., 2006; Oria-de-Rueda et al., 2008). Principalmente, los incendios forestales son la principal perturbación que afecta a estos ecosistemas (Martín-Pinto et al., 2006). Los incendios no solo tienen un gran impacto en la vegetación, sino que también perturban las comunidades de hongos asociados (Carney & Bastias, 2007).

A la luz de todo esto, esperamos encontrar un efecto negativo de los tratamientos silvícolas sobre los niveles de biomasa de esporocarpo. (Egli et al., 2010; Hernández-Rodríguez et al., 2015; Pilz et al., 2006) en respuesta a cambios fisio-fotosintéticos. Sin embargo, creemos que no se verán efectos sobre la riqueza fúngica (Castaño et al., 2018) porque ya se ha visto que el micelio no debería verse afectado por tratamientos de manejo mecánico en plazos cortos, pudiendo todas las especies producir una cantidad mínima de esporocarpos. También esperamos ver una disminución drástica en la producción de *Boletus* debido a la eliminación o lesión de sus huéspedes (Mediavilla et al., 2017). Además, esperamos encontrar diferencias entre tratamientos en relación a gremios ecológicos, como hongos saprótrofos y ECM, y entre hongos comestibles o no comestibles. Esperamos menores niveles de producción de esporocarpos en las parcelas que reciben el tratamiento de clara de alta intensidad debido a la reducción de la fotosíntesis del hospedador (Bonet et al., 2012; Collado et al., 2018; Hernández-Rodríguez et al., 2015; Kucuker & Baskent, 2017; Salerni et al., 2020). Finalmente, esperamos que la composición de los hongos se vea afectada por los tratamientos (Jones et al., 2003; Salerni et al., 2020; Santos-Silva et al., 2011; Tomao et al., 2020). Esto podría deberse a la amplia gama de hongos ECM que forman una asociación con *Cistus* (Comandini et al., 2006; Martín-Pinto et al., 2006).

El manejo forestal es necesario para prevenir la deforestación y la pérdida de ecosistemas debido a incendios incontrolables y severos. La clara no solo induce una respuesta de crecimiento en los rodales de *Q. pyrenaica*, sino que también reduce las pérdidas por mortalidad, lo que reduce la cantidad de madera muerta y, por lo tanto, reduce la cantidad de combustible disponible (Moreno-Fernández et al., 2020). El desbroce, aquí utilizado como remoción del sotobosque, puede ser una forma segura de mejorar la biodiversidad al permitir la colonización de nuevas plántulas y al cambiar las condiciones microclimáticas que favorecen la variabilidad, además de reducir la cantidad de biomasa susceptible a la quema (Santana et al., 2018). Además, se ha demostrado que la limpieza mecánica mejora la fructificación de los hongos y disminuye la cantidad de biomasa que puede actuar como combustible. (Hernández-Rodríguez et al., 2015; Mediavilla et al., 2019). Dada la necesidad de estrategias de reducción de combustible en estos sistemas *Quercus/Cistus*, se debe diseñar un plan equilibrado de reducción de combustible para evitar un impacto negativo en la producción y diversidad de hongos.

2. Objetivos

Para verificar estas hipótesis, nuestro objetivo general fue analizar el efecto de los tratamientos de reducción de combustible en la producción de cuerpos fructíferos y su diversidad. Asociado con sistemas mixtos *Quercus* / *Cistus*. Específicamente, queremos investigar los efectos de los tratamientos de reducción de combustible sobre: (i) la producción de esporocarpo y su diversidad de especies y grupos funcionales (ectomicorrízicos, saprótrofos) del área de estudio; (ii) los niveles de producción de esporocarpo de *B. edulis*; y (iii) la composición de la comunidad de esporocarpos.

3. Metodología

3.1. Sitio de Estudio

El área de estudio estaba ubicada en el NO de España (X 728.081 y Y 4.623.845, ETRS89 / UTM zona 29N), entre 820-840 m snm con una orientación S0. Esta zona se caracteriza por un clima submediterráneo, con una estación seca que dura tres meses en verano y bajas temperaturas y heladas en invierno. La precipitación media anual es de 705 mm y la temperatura media es de 11,4 °C. Estos datos climáticos fueron proporcionados por la estación meteorológica más cercana (Villardecervos, 6°17'22 " longitud O, 41°56'32 " latitud N, 850 m snm, Agencia Española de Meteorología). El suelo se caracteriza por una mezcla de inceptisol y entisol, con predominio de inceptisol, y pH moderadamente ácido (5,0-5,5). El área de estudio se caracteriza por un bosque dominado por *Quercus pyrenaica* que ha sido afectado por incendios forestales durante las últimas décadas. Además, hay una densa maleza dominada por *Cistus ladanifer*.

3.2. Diseño de muestreo

El caso de estudio se ubicó en un área representativa de 186 ha. Se trata de una estructura forestal que domina miles de hectáreas en esta región, donde los rodales de *Quercus* fueron afectados por incendios forestales en las últimas décadas. Los tratamientos afectaron específicamente una superficie de una ha (cinco ha en total). Se establecieron para muestreo tres parcelas de 2 mx 50 m por tratamiento. Se prestó especial atención a una distribución irregular de los rodales analizados para evitar el efecto de sitio y las parcelas se localizaron al azar para crear muestras representativas de cada tratamiento. Los tratamientos de reducción de combustible fueron aplicados en 2010 por el Servicio Forestal de la Comunidad Autónoma. Se establecieron un total de quince parcelas para comparar los efectos de diferentes tratamientos de reducción de combustible en la comunidad de hongos asociados a monte alto de robles maduros (M) o rodales de monte bajo de robles rebrotados (R). Los rodales de roble fueron sometidos a una clara de alta intensidad (50% de los árboles con una distancia entre árboles de la mitad de la altura original del roble aclarado, Q) o moderada (25% de los árboles, con una distancia entre árboles de un cuarto de la altura original del roble aclarado, q) y las jaras se eliminaron parcialmente, las plantas entre 1-1,5 m de separación (50%), (c) o totalmente despejado (C). Los desbroces se realizaron de forma manual, sin alterar las capas de suelo. En total, se establecieron cuatro tratamientos diferentes de reducción de combustible (MCQ, Mcq, RCQ y RCq) en las 15 parcelas estudiadas, más los controles. Los controles están representados por una cobertura de dosel para árboles maduros que variaba entre los 40-60%. La cobertura vegetal total variaba del 85 al 95%, que se complementa con robles y arbustos jóvenes. La distribución de árboles y arbustos fue irregular pero homogénea. Los árboles maduros sobrevivieron a un incendio forestal hace 18 años con una edad entre 60 y 80 años. La vegetación de monte bajo con *Cistus* regenerado provino del año del incendio (18 años) con una masa de *Quercus* sp. de altura promedio de 4-6 y una de *Cistus* sp. con promedio de altura de 1.8-2.5 m.

3.3. Muestreo, identificación y clasificación de esporocarpos

Recolectamos esporocarpos semanalmente durante la temporada de hongos de otoño desde finales de octubre hasta finales de diciembre de 2012 a 2016. El muestreo comenzó la primera temporada de producción de otoño después de que se implementaron los tratamientos. Dado que la duración media de los cuerpos fructíferos varía entre las especies de 4 a 20 días (Vogt, 1992), es difícil elegir una frecuencia de muestreo que se adapte a todas las especies y no distorsione la producción. La frecuencia de muestreo semanal ha sido utilizada por varios autores en trabajos anteriores (Ohenoja y Koistinen, 1984). Se recolectaron esporocarpos, se transportaron al laboratorio y se almacenaron a 4°C. Después fueron procesados e identificados, antes de las 24 horas. Se registró la biomasa de peso fresco (kg ha⁻¹). Los esporocarpos se identificaron a nivel de especie siempre que fue posible. Como en

trabajos anteriores (Bonet et al., 2004; Martín-Pinto et al., 2006) las muestras que solo pudieron ser identificadas a nivel de género fueron agrupadas en taxones de género. Los nombres y autores de los taxones de hongos se obtuvieron de la base de datos Index Fungorum (www.indexfungorum.org). Los taxones se clasificaron según su grupo trófico (saprotrófico / micorrízico) para su posterior análisis estadístico según (Pölme et al., 2020). Las especies consumidas tradicionalmente en la región de estudio y aquellas clasificadas como comestibles en la mayor parte de la literatura consultada fueron catalogadas como comestibles (Gassibe et al., 2015; Martínez de Aragón et al., 2007).

3.4. Análisis de los datos

Los esporocarpos se identificaron a nivel de especie siempre que fue posible y luego se categorizaron sobre la base de su estrategia ecológica como micorrízico (ECM) o saprofito (S), y como comestible (E) o no comestible (IE). Se calcularon los valores medios de producción y riqueza anual de esporocarpos en peso fresco para hongos micorrízicos y saprofitos (ECM / S), hongos comestibles y no comestibles (E / IE), así como para la producción total de esporocarpos en cada tratamiento. Además, también se calculó la producción en peso fresco de *B. edulis* debido a su alto valor comercial a nivel mundial y porque los cuerpos fructíferos de *B. edulis* son procesados y comercializados por varias empresas de la zona.

Comparamos el peso fresco total de hongos y la riqueza, así como para micorrízicos, saprofitos y *Boletus edulis* entre los tratamientos mediante el uso de modelos de efectos mixtos lineales (LME, $P \leq 0.05$), desarrollados con el paquete nlme. (Pinheiro et al., 2016) y la prueba HSD de Tukey. Implementamos para todos estos análisis estadísticos el entorno de software R (versión 3.5.3; R Development Core Team 2019). Para analizar las diferencias en la composición de los taxones, se realizó un Non-metric Multidimensional Scaling (NMDS) utilizando CANOCO versión 5.0 (Smilauer y Lepš, 2014). El análisis se realizó en el conjunto de datos completo (111 taxones y 15 parcelas) basado en datos de abundancia. Se incluyó un modelo aditivo generalizado ajustado (GAM) para la intensidad de los tratamientos con *Cistus*.

4. Resultados

4.1. Efecto de los tratamientos de reducción de combustible sobre la producción y riqueza de hongos

La producción de hongos en todas las parcelas que recibieron un tratamiento de reducción de combustible fue significativamente menor que en las parcelas de control (Prueba LME; $p < 0.001$) (Fig. 1A). Sin embargo, al contrario de lo que esperábamos, los niveles de producción no difirieron significativamente entre tratamientos (prueba de Tukey; $p > 1$). El mismo patrón se observó solo en términos de la intensidad aplicado a los robles ($p < 0.005$) y a las jaras ($p < 0.005$). En términos de riqueza fúngica general, las parcelas de tratamiento y las parcelas de control no fueron significativamente diferentes (Fig. 1B). Además, ni la riqueza fúngica ectomicorrízica ($p = 0.07$) ni la riqueza fúngica saprófita ($p = 0.184$) difirieron de los controles-

En términos de la intensidad del tratamiento de clarea de *Quercus*, los taxones saprófitos no se vieron significativamente influenciados por los tratamientos de clara ($p = 0.09$) y la prueba de Tukey reveló que ninguno de los grupos se vio afectado por el tratamiento de clara de intensidad moderada en comparación con el control y los de baja intensidad. clara de intensidad ($p > 0.1$). Sin embargo, las pruebas de Tukey revelaron niveles significativamente más bajos de riqueza micorrízica ($p = 0.02$) y riqueza total de hongos en la clara de alta intensidad en comparación con la moderada ($p = 0.02$) (Fig. 1E). Además, los hongos comestibles ($p = 0.02$) y las especies de hongos totales ($p = 0.01$) también mostraron diferencias significativas cuando *Quercus* había sido sometido a una clara de alta intensidad contra las parcelas de control. Si los tratamientos se llevaron a cabo en rodales de árboles de *Quercus* rebrotados o maduros, no influyó a la riqueza o a la producción ($p > 0.1$) (Figs. 1C, D).

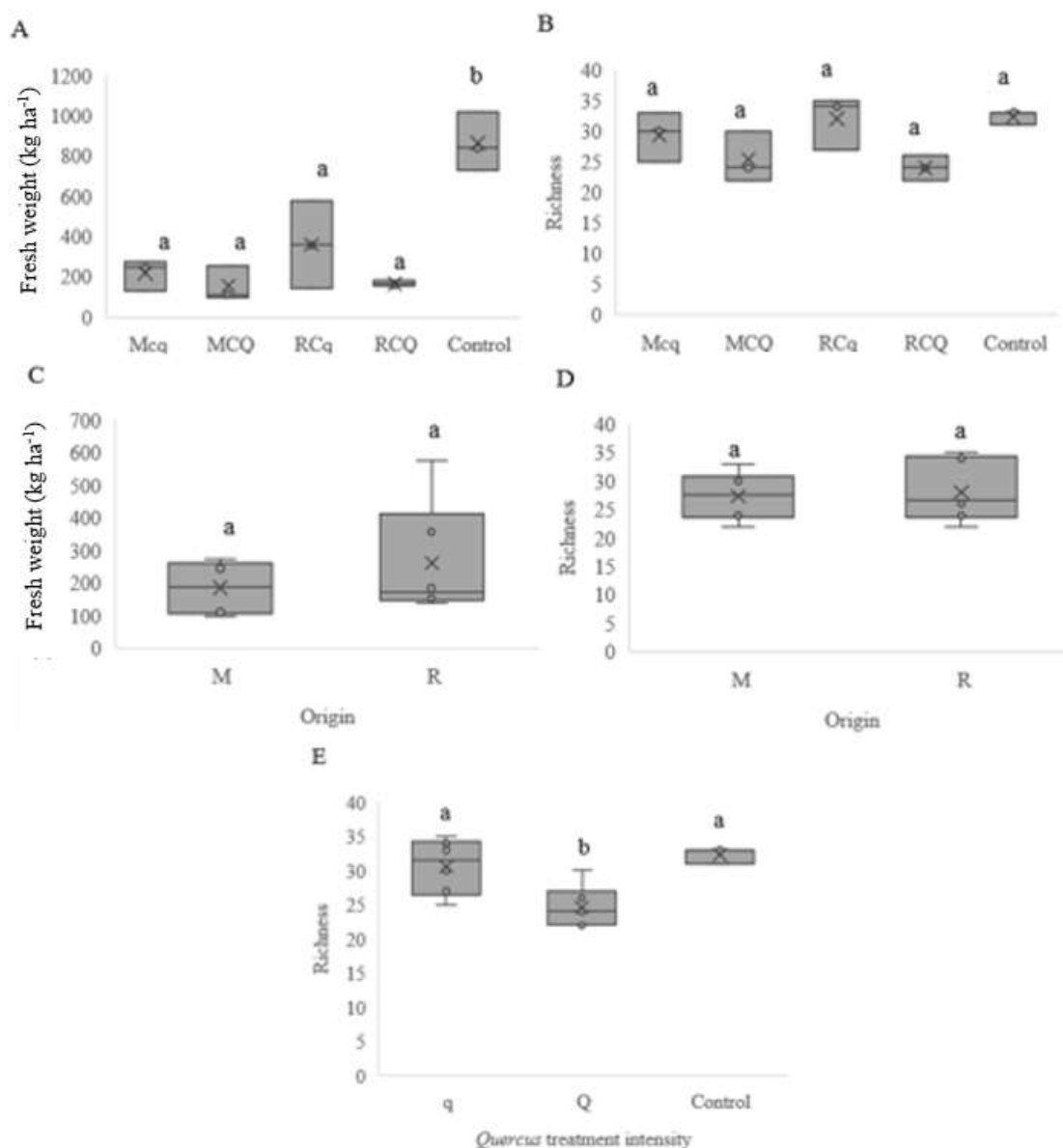


Figura 1. (A) Efecto de los tratamientos de reducción de combustible sobre la producción de peso fresco total de esporocarpio y (B) la riqueza. (C) Efecto del tipo de rodal, es decir, rodales de *Quercus* maduros (M) o rodales de *Quercus* resalvados (R), sobre la producción de peso fresco total de esporocarpio y (D) riqueza. (E) Efecto de la intensidad de clara de *Quercus*, es decir, de alta intensidad (Q) o clara moderado (q), sobre la riqueza fúngica. Los valores con la misma letra no son significativamente diferentes (prueba de Tukey; $p \leq 0.05$). Peso fresco: en el peso fresco total recolectado durante el período de estudio.

4.2. Efecto de los tratamientos de reducción de combustible en la producción de *Boletus edulis*

La producción de esporocarpio de *Boletus edulis* fue dramáticamente menor en las parcelas sometidas a tratamientos de reducción de combustible que en las parcelas control ($p < 0.001$) (Fig. 2). Sin embargo, el tipo de tratamiento de reducción de combustible no afectó significativamente el nivel de producción de esporocarpio de *B. edulis* ($p > 0.05$).

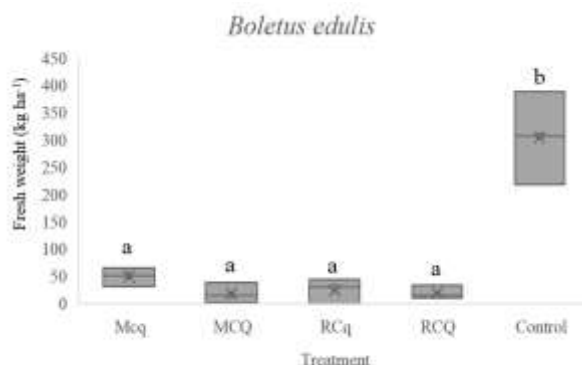


Figura 2. Efecto de los tratamientos de reducción de combustible sobre la producción total de peso fresco de *Boletus edulis*. Los valores con la misma letra no son significativamente diferentes (prueba de Tukey; $p < 0.05$). Peso fresco: en el peso fresco total recolectado durante el período de estudio.

4.3. Efecto de los tratamientos de reducción de combustible sobre la composición de taxones de hongos

Los análisis de ordenación para el total de taxones encontrados mostraron que las muestras se agruparon según el tipo de rodal y el tratamiento de reducción de combustible recibido. Nuestro NMDS (Fig.3) reveló un gran valor para el primer eigenvalor (0.5132) por lo que una mayor variabilidad entre los tipos de rodales en términos de composición de especies de hongos podría explicarse por el gradiente asociado con el eje 1. Según el tratamiento, la ordenación de la composición, de acuerdo con el modelo aditivo generalizado ajustado (GAM), es impulsada significativamente por la intensidad del tratamiento en *Cistus*, mostrando un fuerte efecto sobre la composición de especies entre las parcelas de control y tratadas moderadamente y las parcelas tratadas de alta intensidad. El conjunto de hongos recolectado de parcelas de clara *Quercus* de monte bajo (R), estuvieron en una gran contraposición frente al *Quercus* maduro (M), mientras que, en términos de efecto de origen, tienen más similitudes con las parcelas Control. Esto significa que el tipo de rodal de *Quercus* (R o M) tuvo un fuerte efecto sobre la composición de los hongos. Se observó que las parcelas de control tenían una composición fúngica diferenciada. La prueba modelo del efecto del clareo parcial o completo de *Cistus* sobre la composición fúngica reveló un valor p ajustado < 0.005 con una contribución del 33,15% en el eje 1. Observamos una fuerte influencia del tratamiento con *Cistus* en la asociación de la comunidad de hongos, con la comunidad en las parcelas de control claramente diferenciada de las de las parcelas tratadas. Se observó una comunidad relativamente separada en parcelas de *Quercus* maduros entre aquellas que fueron sometidas a clara moderada y clareo parcial de *Cistus* (Mcq) en comparación con aquellas con un tratamiento de alta intensidad. Una vez más, *B. edulis* mostró la tendencia opuesta a los hongos asociados con un tratamiento de reducción de combustible y se localizó en las parcelas de control.

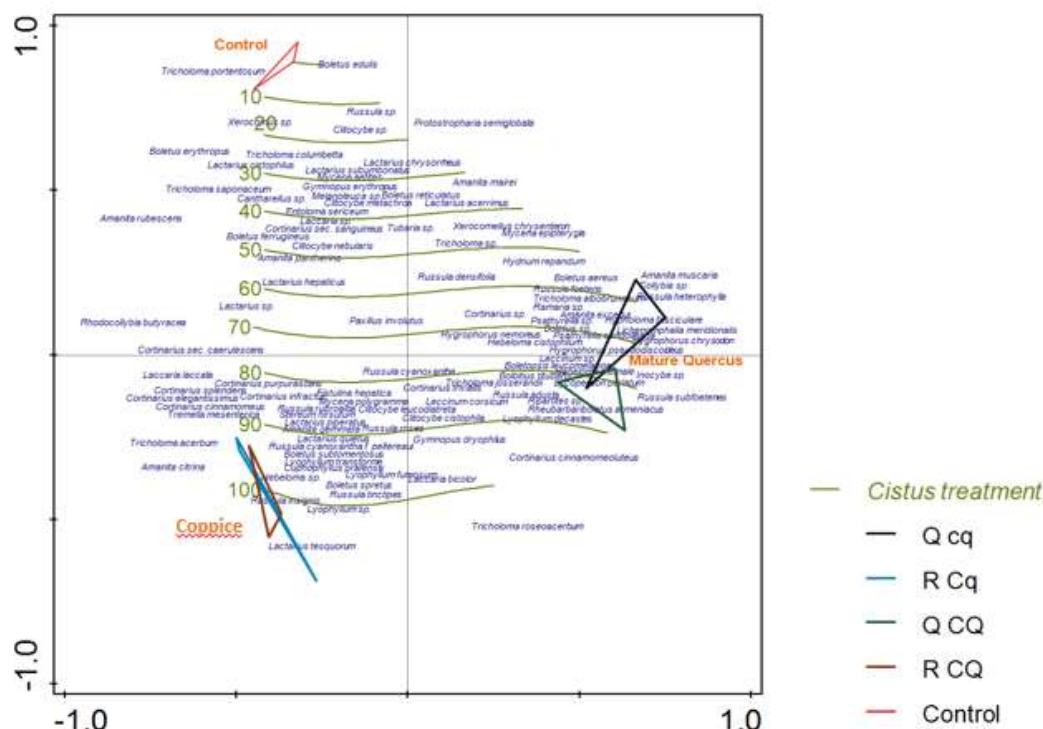


Figura 3. NMDS de taxones de hongos producidos después de diferentes tratamientos de reducción de combustible. Se incluyó un modelo aditivo generalizado ajustado para la intensidad de los tratamientos con *Cistus*.

5. Discusión

Como esperábamos, pudimos observar un efecto negativo de los tratamientos de prevención de incendios en la producción de esporocarpos. Pero, sorprendentemente, no pudimos encontrar diferencias significativas entre estos tratamientos, relacionados con los hongos saprótrofos y ECM y específicamente para la especie *Boletus edulis*. Finalmente, como planteamos, la composición de los hongos se vio significativamente afectada por los tratamientos, particularmente en las parcelas donde *Cistus* ha sido totalmente despejado.

5.1. Riqueza y producción de peso fresco

La producción de esporocarpos después de un tratamiento de clara de intensidad moderada o alta fue considerablemente menor que en las parcelas de control, lo que respalda los hallazgos observados por Luoma y col. (2004). Esta disminución en la producción de esporocarpos después de la clara se puede explicar fácilmente porque la pérdida de las partes verdes de una planta reducirá la productividad fotosintética habiendo menos carbono disponible para los simbiontes, lo que reduce su capacidad para formar esporocarpos (Höberg et al., 2001; Kuikka et al., 2003; Lamhamedi et al., 1994; Last et al., 1979). Además, la composición química de los suelos se puede alterar por la clara, pudiendo influir en la producción de esporocarpos (Colgan et al., 1999). La mayoría de los esporocarpos recolectados en nuestro estudio fueron producidos por hongos micorrízicos, lo que sugiere que estas especies juegan un papel clave como sumidero de carbono (Li et al., 2002). Se sabe que la pérdida de algunas partes de una planta o clones de plantas estimula en especies rebrotadoras, como *Q. pyrenaica*, el movimiento de carbono fijo reservado, como los azúcares, hacia áreas que han sufrido pérdidas (Calvo et al., 2003). Esto significa que se asigna menos carbono a las raíces (Shaw et al., 2003) y, por lo tanto, hay menos carbono disponible para las micorrizas asociadas con las raíces. (Egli et al., 2010; Godbold et al., 2015; Hacskeylo, 1983). Otra explicación podría ser

que el dosel de los árboles y la capa de arbustos brindan más cobertura que en las parcelas de tratamiento, disminuyendo la incidencia solar, aumentando la retención de la humedad del suelo, evitando el retraso de la fructificación y la posterior superposición de la fructificación con temporadas heladas que inhiben o reducen la producción de esporocarpos (Kropp y Albee, 1996; Maghnia et al., 2017; Pilz et al., 2006; Savoie y Largeau, 2011; Tomao et al., 2020). Además, nuestro estudio investigó el impacto de aplicar tratamientos silvícolas tanto a árboles como a arbustos, lo que podría influir de manera más drástica en la capacidad general del rodal de conducir carbono fotosintético a sus simbioses. Nuestros resultados coincidieron con los observados por Pilz y col. (2006); sin embargo, mostraron un patrón diferente a los presentados por Hernández-Rodríguez et al. (2015). En nuestro estudio el grado de intensidad no fue un factor diferenciador en términos de producción de esporocarpos. Siguiendo este supuesto, solo la cantidad de combustible removida debe prevalecer como factor diferencial para aplicar cualquier tratamiento (Moreno-Fernández et al., 2017).

Con respecto a la riqueza de hongos, en total, se recolectaron 111 taxones de hongos del área de estudio durante un período de muestreo de cinco años. Este estudio representa la amplia investigación sistemática que aporta una notable contribución al conocimiento de las comunidades de hongos en los bosques de robles mediterráneos del oeste de España y su relación con la prevención de incendios. El trabajo ayuda a ampliar los objetivos de gestión de los PFNM en los bosques de robles mediterráneos. Sin embargo, los resultados deben considerarse como una indicación preliminar debido a las limitaciones de muestreo.

La riqueza de hongos no pareció haber sido influenciada críticamente por estos tratamientos silvícolas en comparación con la riqueza de las parcelas de control. Rara vez se han informado hallazgos similares en estudios similares (Castaño et al., 2018; Egli et al., 2010; Kranabetter y Kroeger, 2001). Se considera que la clara, el clareo o cualquier tratamiento que resulte en la pérdida de los órganos de los árboles fotosintéticos conduce a una reducción de la riqueza fúngica. (Hernández-Rodríguez et al., 2015; Kuikka et al., 2003; Luoma et al., 2004) pero esto no fue lo que mostraron nuestros resultados en una visión global (Fig. 1B), lo cual está en contradicción con otros estudios (Buée et al., 2011; Colgan et al., 1999; Hernández-Rodríguez et al., 2015; Kropp y Albee, 1996). Solo concentrándonos en el tratamiento de los árboles, los valores de riqueza de las parcelas en las que los robles habían sido tratados menos intensamente no fueron significativamente diferentes a los de las parcelas de control, sin embargo, que las que tenían una clara de alta intensidad eran significativamente menos ricas (Fig.1E). Los resultados de riqueza vistos en la literatura muestran conclusiones inconsistentes (Egli, 2011); sin embargo, es posible que la reducción de la actividad fotosintética de los hospedantes después de una clara de alta intensidad simplemente provoque una compensación entre los micelios y los esporocarpos, reduciendo la asignación de carbono para la fructificación y, por lo tanto, la aparición de diferencias en la riqueza en comparación con las parcelas de control (Kuikka et al., 2003). Un reajuste de las asociaciones huésped-simbionte después de una clara de alta intensidad debido a la disminución de la actividad fotosintética y la redirección del flujo de carbono (Saikkonen et al., 1999) podría crear un escenario competitivo entre las especies de ECM. Además, es importante considerar que las perturbaciones, en particular las físicas (Hernández-Rodríguez et al., 2017), puede aumentar el crecimiento de diferentes taxones específicos (Kranabetter y Kroeger, 2001; Salerni et al., 2020; Savoie y Largeau, 2011) y que las renovaciones bacterianas del suelo proporcionan mejores condiciones para algunos taxones comestibles rentables (Barbato et al., 2019; Mediavilla et al., 2019). Siguiendo nuestros resultados, la intensidad aplicada sobre los rodales de árboles influye en la riqueza de hongos observados. Entonces, a diferencia de lo que se mantuvo con respecto a la producción de esporocarpos, se puede evaluar el grado de intensidad y si el propósito es mantener una población fúngica más rica, se debe aplicar un tratamiento de intensidad moderada sobre los árboles. Apoyando esta idea, la riqueza fúngica es un tema importante debido a su influencia en la conservación de los animales micófilos y sus depredadores (Luoma et al., 2004). La integración de un análisis de prioridad sobre áreas de prevención de incendios debería ser útil para generar una ordenación geográfica de áreas forestales.

Se pueden aplicar tratamientos de alta intensidad en áreas altamente inflamables, mientras que las áreas vecinas con menor riesgo de incendio se pueden tratar de manera moderada para mantener una mayor diversidad (Alcasena et al, 2019). Un paisaje de mosaico es una gestión bien considerada por parte de los habitantes locales, ya que proporciona un equilibrio de servicios ecosistémicos como la multifuncionalidad, la diversidad del hábitat y la resiliencia ecológica y la conectividad ecológica entre las diferentes etapas de sucesión (Martínez-Sastre et al, 2017).

La producción de esporocarpos saprofitos fue, al igual que la producción de esporocarpos micorrízicos, mucho menor en las parcelas sometidas a tratamientos de reducción de combustible que en las parcelas de control. Sin embargo, los tratamientos silvícolas no afectaron la riqueza de hongos saprofitos, probablemente por su falta de dependencia de los hospedadores. Estas diferencias pueden deberse a cambios en el entorno forestal, la humedad del suelo (Lin et al., 2015; Maghnia et al., 2017) y cambios en la cantidad de biomasa disponible para la descomposición. Esto podría abordarse de manera interesante mediante el uso de ganado para la prevención de incendios, que parece tener más aprobación social (Martínez-Sastre et al, 2017). Se ha visto que grandes paisajes con un manejo humano intermedio como el pastoreo creando nuevos nichos y diversidad de microhábitats (Blondel, 2006; García-Llorente et al, 2012) pueden introducir un aporte de nutrientes a través del estiércol beneficiando a gremios específicos de hongos descomponedores.

El tipo de rodal suele ser una variable determinante en cuanto a producción y riqueza. (Bonet et al., 2004; Hernández-Rodríguez et al., 2015; Mediavilla et al., 2014, 2019; Savoie y Largeteau, 2011). Sin embargo, nuestro estudio mostró que, en términos del tipo de rodal, es decir, robles maduros o rebrotados, no se encontraron diferencias entre los tratamientos. Algunos estudios han argumentado que la productividad y diversidad de los esporocarpos no depende de las características originales del rodal antes del tratamiento, como la edad del rodal (Danell y Camacho, 1997), pero sí del flujo de carbono de los fotosintatos (Högborg et al., 2001; Lamhamedi et al., 1994; Yamada et al., 2001). Por lo tanto, el factor determinante para la producción de esporocarpos fue probablemente una tasa fotosintética inalterada, lo que permite que se asigne carbono fijo a las raíces, lo que significa que la preexistencia de un bosque rebrotado o un bosque maduro no es tan crucial como el tratamiento en sí.

5.2. Efecto de los tratamientos de reducción de combustible en *Boletus edulis*

Se ha demostrado que la producción de esporocarpo de *Boletus* disminuye con los tratamientos de clara más intensos que causan disminuciones proporcionalmente mayores en la producción de esporocarpo. Los niveles más altos de producción de esporocarpos se han registrado en rodales viejos de control (Hernández-Rodríguez et al., 2015; Kropp y Albee, 1996; Ortega-Martínez et al., 2011; Salerni y Perini, 2004). Esto es comprensible porque las especies de *Boletus* son ECM estrictamente dependientes del hospedador y hongos en etapa tardía, por lo que la eliminación del hospedador significa una reducción en la producción de esporocarpo de *Boletus* (Mediavilla et al., 2017). Además, los arbustos de *Cistus* también pueden desarrollar una relación simbiótica con *Boletus* (Águeda et al., 2008; Albuquerque-Martins et al., 2019; Comandini et al., 2006; Hernández-Rodríguez et al., 2015, 2017; Martín-Pinto et al., 2006; Mediavilla et al., 2017, 2019; Oria-de-Rueda et al., 2008) y el desmonte del sotobosque puede afectar negativamente debido a su dependencia del anfitrión. La ausencia de fenoloxidasas convierte a los Boletales en un grupo de simbiontes micorrízicos estrictamente dependientes del huésped (Agerer, 2001). Además, la humedad del suelo y un choque puntual de baja temperatura son factores indispensables para la producción de esporocarpos (Savoie y Largeteau, 2011). En este sentido, la cobertura proporcionada por la copa de los árboles y la vegetación del sotobosque permite mantener la humedad del suelo, lo que favorece la fructificación, evita la incidencia solar y permite zonas más frías (Mediavilla et al., 2019). Nuestros resultados están de acuerdo con todos los mencionados anteriormente; sin embargo, la fructificación no se vio afectada significativamente por la intensidad del tratamiento de clara. Lo que está claro es

que los niveles de producción de esporocarpo en función de la intensidad de clara y clareo no difirieron significativamente en nuestro estudio a corto plazo, teniendo en cuenta el hecho de que solo se ha aplicado un clareo parcial. Con base en este supuesto, los tratamientos de clara más intensivos parecen ser una buena opción de manejo en, para reducir la cantidad máxima de biomasa combustible, sin mostrar diferencias en términos de producción de *Boletus* cuando se comparan con tratamientos de menor intensidad.

5.3. Composición de comunidad

Cuando el suministro de carbono fijo a las raíces se reduce por tratamientos silvícolas, se favorecen los hongos ECM con menor demanda de carbono fijo (Colgan et al., 1999; Jones et al., 2003; Kuikka et al., 2003; Saikkonen et al., 1999). Además, los hongos en 'etapa temprana' que forman asociaciones con los árboles dura dependen en gran medida de los fotosintatos de los árboles, especialmente durante la fructificación, mientras que la fotosíntesis de los árboles en sí, no depende de los nutrientes proporcionados por los hongos ECM (Nara et al., 2003). Sin embargo, algunos hongos ECM también pueden obtener carbono de su entorno al producir enzimas extracelulares que descomponen la materia orgánica (Agerer, 2001). Esto sugiere que las diferentes etapas de la sucesión de hongos están impulsadas principalmente por su demanda de nutrientes (Savoie y Largeteau, 2011). Nuestros resultados apoyan la idea de que los tratamientos silvícolas impulsan el desarrollo de la comunidad de hongos, particularmente en lo que respecta a las especies de ECM que, de hecho, constituyen la mayoría de la comunidad. En nuestro análisis de ordenación, la población de hongos asociada con los rodales de control, que incluía *B. edulis*, era claramente distinguible. Se esperaba la presencia de *B. edulis* en rodales de control porque esta especie solo se encuentra asociada con su hospedador debido a la incapacidad para procesar la lignina (Agerer, 2001) y porque es una 'especie en etapa tardía' que requiere más tiempo para establecer una población antes de producir esporocarpos que un hongo en etapa temprana (Albuquerque-Martins et al., 2019). *Cistus* alberga muchos hongos ECM (Comandini et al., 2006) que actúan como hongos en etapa temprana al asociarse con ella (Savoie y Largeteau, 2011). Esto explica la fuerte influencia de la eliminación de arbustos en la composición de los hongos, lo que significa que muchas de las especies de hongos perdieron su huésped específico y conduce a una mayor competencia entre los taxones restantes asociados también a *Quercus*. En el caso de *B. edulis*, debido a que actúa como un hongo en etapa tardía, pero es un simbiote estricto, una reducción en la densidad de su hospedador debería disminuir drásticamente su capacidad de fructificación. El efecto observado del tipo de rodal (es decir, roble maduro o rebrote) y la similitud en la composición fúngica de los rodales de rebrotes y los rodales de control puede deberse a la composición de sus comunidades bacterianas, que algunos estudios consideran más definitorias de la comunidad de hongos que la vegetación (Barbato et al., 2019). Además, es posible que debido a la presencia de algunas áreas rebrotadas en nuestras parcelas control, combinado con el efecto del desmonte de *Cistus*, pueda haber tenido un efecto en la población microbiana de los rodales y en la determinación de su comunidad fúngica (Mediavilla et al., 2019). El NMDS reveló que especies consideradas hongos de etapa tardía, como *Boletus*, *Xerocomus*, *Russula* y *Lactarius* (Hernández-Rodríguez et al., 2015), se agruparon en rodales control, incluso estando más asociados con rodales de monte bajo. El NMDS sugiere que la congruencia entre taxones en las composiciones se debe a interacciones complejas entre factores bióticos y ambientales, como las diferentes interacciones que los hongos pueden tener con *Quercus* o *Cistus*, o las influencias que las perturbaciones en una de estas unidades forestales podrían tener sobre la otra.

6. Conclusiones

Después de aplicar los diferentes tratamientos de reducción de combustible, no hubo diferencia significativa en los valores de peso fresco de esporocarpo entre tratamientos, reduciendo todos ellos drásticamente la producción de esporocarpo. Esto significa que intensidades más altas de clara y

desmonte podrían resultar en un mejor escenario en términos de reducción de combustible y manejo de prevención de incendios forestales. Además, la riqueza fúngica parece verse significativamente afectada por la clara de alta intensidad de *Quercus* y la alteración de la densidad de *Cistus* pareció tener un efecto drástico en la composición de la comunidad fúngica. También es importante considerar estos factores desde un punto de vista socioeconómico. Mantener tantas especies comerciales y comestibles en los bosques como sea posible tendría un efecto positivo en la economía rural y esto también tendría un impacto ecológico positivo al proporcionar más recursos alimenticios para toda la fauna micófaga asociada a estos bosques. Teniendo en cuenta los resultados discutidos de este trabajo, los tratamientos de alta intensidad son una opción adecuada si el objetivo del manejo es principalmente reducir el riesgo de incendios forestales mediante la eliminación de biomasa. Como pudimos observar, de manera productiva, ninguno de los tratamientos globales marcó la diferencia, reduciendo ampliamente la producción de esporocarpo. Sin embargo, si el propósito es mantener una mayor riqueza, la clara moderada debería ser una opción adecuada para mantener una diversidad más amplia para cuando se reduzca el riesgo de incendios forestales.

Finalmente, la gestión en mosaico podría ser un método eficaz para gestionar áreas como la de este estudio. Sería útil restringir la propagación de incendios forestales eliminando la biomasa combustible en algunas áreas prioritarias, con niveles más altos de riqueza fúngica y variaciones en la composición de la comunidad fúngica en otras áreas asociadas con vegetación más densa y madura. Los arbustos senescentes también podrían actuar como fuente de propágulos para áreas adyacentes. En el futuro, se debe considerar el análisis de prioridad de riesgo con participación local y diferentes formas de métodos de prevención de incendios, como el pastoreo de ganado, con el fin de mejorar el equilibrio de los servicios ecosistémicos. Esta estructura forestal debería significar que los beneficios económicos para las comunidades rurales y la conservación de la biodiversidad pueden combinarse con un manejo eficiente para la prevención de incendios forestales, siempre considerando las limitaciones socioeconómicas y ambientales previas. La explotación de nuevas formas de ingresos económicos como la comercialización de permisos o el desarrollo de un marco y servicios turísticos micológicos, además de la comercialización de los hongos en sí, puede convertirse en una mejora económica interesante para las zonas rurales.

7. Agradecimientos

Este trabajo de investigación fue parcialmente financiado por el proyecto MYCOINFOR (PID2019-105188RB-I00) financiado por el Ministerio de Ciencia e Innovación de España. Agradecemos a todos los que participaron en el trabajo de campo, especialmente a los miembros del Servicio Forestal Autónomo que implementaron los tratamientos de reducción de combustible y a los investigadores involucrados en la recolección semanal de cuerpos fructíferos cada año.

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. <https://doi.org/10.1007/s005720100108>

Águeda, B., Parladé, J., Fernández-Toirán, L.M., Cisneros, Ó., De Miguel, A.M., Modrego, M.P., Martínez-Peña, F., Pera, J., 2008. Mycorrhizal synthesis between *Boletus edulis* species complex and rockroses (*Cistus* sp.). *Mycorrhiza* 18, 443–449. <https://doi.org/10.1007/s00572-008-0192-3>

Albuquerque-Martins, R., Carvalho, P., Miranda, D., Gonçalves, M.T., Portugal, A., 2019. Edible ectomycorrhizal fungi and Cistaceae. A study on compatibility and fungal ecological strategies. *PLoS One* 14, 1–16. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0226849>

Barbato, D., Perini, C., Mocali, S., Bacaro, G., Tordoni, E., Maccherini, S., Marchi, M., Cantiani, P., De Meo, I., Bianchetto, E., Landi, S., Bruschini, S., Bettini, G., Gardin, L., Salerni, E., 2019. Teamwork makes the dream work: Disentangling cross-taxon congruence across soil biota in black pine plantations. *Sci. Total Environ.* 656, 659–669. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.11.320>

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. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.10.039>

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. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.07.063>

Buée, M., Maurice, J.P., Zeller, B., Andrianarisoa, S., Ranger, J., Courtecuisse, R., Marçais, B., Le Tacon, F., 2011. Influence of tree species on richness and diversity of epigeous fungal communities in a French temperate forest stand. *Fungal Ecol.* 4, 22–31. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2010.07.003>

Calvo, L., Santalla, S., Marcos, E., Valbuena, L., Tárrega, R., Luis, E., 2003. Regeneration after wildfire in communities dominated by *Pinus pinaster*, an obligate seeder, and in others dominated by *Quercus pyrenaica*, a typical resprouter. *For. Ecol. Manage.* 184, 209–223. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(03\)00207-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00207-X)

Castaño, C., Alday, J.G., Lindahl, B.D., Martínez de Aragón, J., de-Miguel, S., Colinas, C., Parladé, J., Pera, J., Bonet, J.A., 2018. 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. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.05.004>

Colgan, W., Carey, A.B., Trappe, J.M., Molina, R., Thysell, D., 1999. Diversity and productivity of hypogeous fungal sporocarps in a variably thinned Douglas-fir forest. *Can. J. For. Res.* 29, 1259–1268. <https://doi.org/10.1139/cjfr-29-8-1259>

Comandini, O., Contu, M., Rinaldi, A.C., 2006. An overview of *Cistus* ectomycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* 16, 381–395. <https://doi.org/10.1007/s00572-006-0047-8>

Danell, E., Camacho, F.J., 1997. Successful cultivation of the golden chanterelle [1]. *Nature* 385, 303. <https://doi.org/10.1038/385303a0>

Egli, S., 2011. Mycorrhizal mushroom diversity and productivity - An indicator of forest health? *Ann. For. Sci.* 68, 81–88. <https://doi.org/10.1007/s13595-010-0009-3>

Egli, S., Ayer, F., Peter, M., Eilmann, B., Rigling, A., 2010. Is forest mushroom productivity driven by tree growth? Results from a thinning experiment La productivité des champignons est-elle favorisée par la croissance des arbres? Résultats d'une expérience d'éclaircie. *Ann.*

For. Sci. 67, 509–509. <https://doi.org/10.1051/forest/2010011>

Gassibe, P.V., Oria-de-Rueda, J.A., Martín-Pinto, P., 2015. *P. pinaster* under extreme ecological conditions provides high fungal production and diversity. *For. Ecol. Manage.* 337, 161–173. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.11.013>

Godbold, D.L., Vašutová, M., Wilkinson, A., Edwards-Jonášová, M., Bambrick, M., Smith, A.R., Pavelka, M., Cudlin, P., 2015. Elevated atmospheric CO₂ affects ectomycorrhizal species abundance and increases sporocarp production under field conditions. *Forests* 6, 1256–1273. <https://doi.org/10.3390/f6041256>

HacsKaylo, E., 1983. Researching the potential of forest tree mycorrhizae. *Plant Soil* 71, 1–8. <https://doi.org/10.1007/BF02182636>

Hernández-Rodríguez, M., Martín-Pinto, P., Oria-de-Rueda, J.A., Diaz-Balteiro, L., 2017. Optimal management of *Cistus ladanifer* shrublands for biomass and *Boletus edulis* mushroom production. *Agrofor. Syst.* 91, 663–676. <https://doi.org/10.1007/s10457-016-9994-z>

Hernández-Rodríguez, M., Oria-de-Rueda, J.A., Pando, V., Martín-Pinto, P., 2015. Impact of fuel reduction treatments on fungal sporocarp production and diversity associated with *Cistus ladanifer* L. ecosystems. *For. Ecol. Manage.* 353, 10–20. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.05.007>

Högberg, P., Nordgren, A., Buchmann, N., Taylor, A.F.S., Ekblad, A., Högberg, M.N., Nyberg, G., Ottosson-Löfvenius, M., Read, D.J., 2001. Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature* 411, 789–792. <https://doi.org/10.1038/35081058>

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. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00698.x>

Keeley, J.E., Bond, W.J., Bradstock, R.A., Pausas, J.G., Rundel, P.W., 2011. Fire in Mediterranean Ecosystems, Fire in Mediterranean Ecosystems. <https://doi.org/10.1017/cbo9781139033091>

Kranabetter, J.M., Kroeger, P., 2001. Ectomycorrhizal mushroom response to partial cutting in a western hemlock - western redcedar forest. *Can. J. For. Res.* 31, 978–987. <https://doi.org/10.1139/cjfr-31-6-978>

Kropp, B.R., Albee, S., 1996. THE EFFECTS OF SILVICULTURAL TREATMENTS ON OCCURRENCE OF MYCORRHIZAL SPOROCARPS IN A *Pinus contorta* FOREST: A PRELIMINARY STUDY 70, 313–318.

Kuikka, K., Härmä, E., Markkola, A., Rautio, P., Roitto, M., Saikkonen, K., Ahonen-Jonnarth, U., Finlay, R., Tuomi, J., 2003. Severe defoliation of Scots pine reduces reproductive investment by ectomycorrhizal symbionts. *Ecology* 84, 2051–2061. <https://doi.org/10.1890/02-0359>

Lamhamedi, M.S., Godbout, C., Fortin, J.A., 1994. Dependence of *Laccaria bicolor* basidiome development on current photosynthesis of *Pinus strobus* seedlings. *Can. J. For. Res.* 24, 1797–1804. <https://doi.org/10.1139/x94-232>

Last, F.T., Pelham, J., Mason, P.A., Ingleby, K., 1979. Influence of leaves on sporophore production by fungi forming sheathing mycorrhizas with *Betula* spp. [26]. *Nature* 280, 168–169. <https://doi.org/10.1038/280168a0>

Lázaro García, A., 2008. El aprovechamiento micológico como vía de desarrollo rural en España : las facetas comercial y. *An. Geogr.* 28, 111–136.

Li, M., Hoch, G., Körner, C., 2002. Source/sink removal affects mobile carbohydrates in *Pinus cembra* at the Swiss treeline. *Trees - Struct. Funct.* 16, 331–337. <https://doi.org/10.1007/s00468-002-0172-8>

Lin, W.R., Wang, P.H., Chen, M.C., Kuo, Y.L., Chiang, P.N., Wang, M.K., 2015. The impacts of thinning on the fruiting of saprophytic fungi in *Cryptomeria japonica* plantations in central Taiwan. *For. Ecol. Manage.* 336, 183–193. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.10.022>

Luoma, D.L., Eberhart, J.L., Molina, R., Amaranthus, M.P., 2004. Response of ectomycorrhizal fungus sporocarp production to varying levels and patterns of green-tree retention. *For. Ecol. Manage.* 202, 337–354. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.07.041>

Maghnia, F.Z., Sanguin, H., Abbas, Y., Verdinelli, M., Kerdouh, B., Ghachtouli, N. El, Lancellotti, E., Salah Eddine, Y.B., Duponnois, R., 2017. Impact of cork oak management on the ectomycorrhizal fungal diversity associated with *Quercus suber* in the Mâamora forest (Morocco). *Académie des Sci.* 340, 298–305.

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. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.01.006>

Martínez-Peña, F., de-Miguel, S., Pukkala, T., Bonet, J.A., Ortega-Martínez, P., Aldea, J., Martínez de Aragón, J., 2012. Yield models for ectomycorrhizal mushrooms in *Pinus sylvestris* forests with special focus on *Boletus edulis* and *Lactarius group deliciosus*. *For. Ecol. Manage.* 282, 63–69. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.06.034>

Mediavilla, O., Geml, J., Olaizola, J., Oria-de-Rueda, J.A., Baldrian, P., Martín-Pinto, P., 2019. Effect of forest fire prevention treatments on bacterial communities associated with productive *Boletus edulis* sites. *Microb. Biotechnol.* 12, 1188–1198. <https://doi.org/10.1111/1751-7915.13395>

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. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.08.031>

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. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.07.033>

Moreno-Fernández, D., Aldea, J., Gea-Izquierdo, G., Cañellas, I., Martín-Benito, D., 2020. Influence of climate and thinning on *Quercus pyrenaica* Willd. coppices growth dynamics. *Eur. J. For. Res.* <https://doi.org/10.1007/s10342-020-01322-3>

Nara, K., Nakaya, H., Hogetsu, T., 2003. Ectomycorrhizal sporocarp succession and production during early primary succession on Mount Fuji. *New Phytol.* 158, 193–206. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00724.x>

Ohenoja, E., Koistinen, R., 1984. Fruit body production of larger fungi in Finland. 2: Edible fungi in northern Finland 1976–1978. *Ann. Bot. Fenn.* 21, 357–366.

Oria-de-Rueda, J.A., Hernández-Rodríguez, M., Martín-Pinto, P., Pando, V., Olaizola, J., 2010. Could artificial reforestations provide as much production and diversity of fungal species as natural forest stands in marginal Mediterranean areas? *For. Ecol. Manage.* 260, 171–180. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.04.009>

Oria-De-Rueda, J.A., Martín-Pinto, P., Olaizola, J., 2008. Bolete productivity of cistaceous scrublands in northwestern Spain. *Econ. Bot.* 62, 323–330. <https://doi.org/10.1007/s12231-008-9031-x>

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. <https://doi.org/10.1007/s00572-010-0320-8>

Pausas, J.G., Paula, S., 2012. Fuel shapes the fire-climate relationship: Evidence from Mediterranean ecosystems. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 21, 1074–1082. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2012.00769.x>

Pilz, D., Molina, R., Mayo, J., Claremont, R., Skills, L., 2006. Effects of thinning young forests on chanterelle mushroom production. *J. For.* 104, 9–14. <https://doi.org/10.1093/jof/104.1.9>

Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., Team, R.C., 2016. *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. R Packag. Version 3.1 128.

R Core Team (2019) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.

Saikkonen, K., Ahonen-Jonnarth, U., Markkola, A.M., Helander, M., Tuomi, J., Roitto, M., Ranta, H., 1999. Defoliation and mycorrhizal symbiosis: A functional balance between carbon sources and below-ground sinks. *Ecol. Lett.* 2, 19–26. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.1999.21042.x>

Salerni, E., Barbato, D., Cazau, C., Gardin, L., Henson, G., Leonardi, P., Tomao, A., Perini, C., 2020. Selective thinning to enhance soil biodiversity in artificial black pine stands - what happens to mushroom fruiting? *Ann. For. Res.* 63, 75–90.

Salerni, E., Perini, C., 2004. Experimental study for increasing productivity of *Boletus edulis* s.l. in Italy. *For. Ecol. Manage.* 201, 161–170. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.06.027>

Santana, V.M., Baeza, M.J., Valdecantos, A., Vallejo, V.R., 2018. Redirecting fire-prone Mediterranean ecosystems toward more resilient and less flammable communities. *J. Environ. Manage.* 215, 108–115. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.03.063>

Santos-Silva, C., Gonçalves, A., Louro, R., 2011. Canopy cover influence on macrofungal richness and sporocarp production in montado ecosystems. *Agrofor. Syst.* 82, 149–159. <https://doi.org/10.1007/s10457-011-9374-7>

Savoie, J.M., Largeteau, M.L., 2011. Production of edible mushrooms in forests: Trends in development of a mycosilviculture. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 89, 971–979. <https://doi.org/10.1007/s00253-010-3022-4>

Shaw, P.J.A., Kibby, G., Mayes, J., 2003. Effects of thinning treatment on an ectomycorrhizal succession under Scots pine. *Mycol. Res.* 107, 317–328. <https://doi.org/10.1017/S0953756203007238>

Smilauer, P., Lepš, J., 2014. Multivariate Analysis of Ecological Data using CANOCO 5. Cambridge Univ. Press. <https://doi.org/CB09781139627061>

Tomao, A., Antonio Bonet, J., 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. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117678>

Vogt, Ka. Sporocarp production by basidiomycetes, with emphasis on forest ecosystems. The fungal community: its organization and role in the ecosystem (1992), pp: 563-581

Yamada, A., Ogura, T., Ohmasa, M., 2001. Cultivation of mushrooms of edible ectomycorrhizal fungi associated with *Pinus densiflora* by in vitro mycorrhizal synthesis. II. Morphology of mycorrhizas in open-pot soil. *Mycorrhiza* 11, 67–81. <https://doi.org/10.1007/s005720000093>