



2022
Lleida

27·1
junio · juny
julio · 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



La aplicación de quemas prescritas en distintas estaciones sobre masas de *Pinus nigra* suponen ligeros efectos sobre las comunidades de hongos del suelo

VÁZQUEZ-VELOSO, A.¹, DEJENE, T.^{1,4}, ORIA-DE-RUEDA, J.A.¹, GUIJARRO, M.^{1,2}, HERNANDO, C.^{1,2}, ESPINOSA, J.², MADRIGAL, J.^{1,2,3}, y MARTÍN-PINTO, P.¹

¹ Instituto Universitario de Gestión Forestal Sostenible UVA-INIA, Avenida Madrid, s/n, 34004 Palencia, España.

² INIA-CSIC, Centro de Investigación Forestal, Laboratorio de Fuegos Forestales, Crta. Coruña Km 7.5, 28040 Madrid, España.

³ ETSI Montes, Forestal y del Medio Natural, Universidad Politécnica de Madrid (UPM), Ramiro de Maeztu s/n, 28040 Madrid, España.

⁴ Ethiopian Environment and Forest Research Institute, P.O.Box 30708 Code 1000, Addis Ababa, Ethiopia.

Resumen

En un contexto de cambio climático, los incendios forestales suponen una grave amenaza para los ecosistemas arbolados de todo el mundo, modificando sus dinámicas naturales. Los ecosistemas mediterráneos están comúnmente afectados por incendios forestales, y las quemas prescritas se presentan en ellos como una herramienta eficaz para reducir su riesgo de ocurrencia y severidad. Aunque los efectos de la quema prescrita son un tema de estudio recurrente, la estación en la que deben aplicarse es un campo menos explorado. En este estudio se analiza el efecto de las quemas prescritas en dos estaciones diferentes (primavera y otoño) sobre las comunidades de hongos asociadas con bosques naturales de *Pinus nigra*. Cuatro años después del tratamiento, los resultados no muestran diferencias en la riqueza total y composición de las comunidades de hongos entre las dos estaciones de aplicación. No obstante, se perciben distintas tendencias poblacionales asociadas al comportamiento de filos y grupos funcionales. Además, se ha detectado la presencia de hongos comestibles, los cuales no se han visto afectados por los tratamientos de quema prescrita. Nuestros resultados sugieren que la aplicación de quemas prescritas en primavera y otoño son compatibles con la conservación de las comunidades de hongos del suelo.

Palabras clave

Bosques naturales, riqueza de hongos, composición de hongos, hongos ectomicorrícicos, hongos comestibles.

1. Introducción

El cambio climático es un problema a nivel global, cuya repercusión afecta directamente a todos aquellos sectores relacionados con la naturaleza y la sociedad. Las perturbaciones naturales también ven incrementados sus efectos y número bajo estas nuevas condiciones (SEIDL et al., 2017), y sus consecuencias también afectan al sector forestal. Sobre los incendios forestales, estos efectos se traducen en un incremento en el número de años con riesgo de incendio, mayor duración de la época de riesgo, e incendios forestales de carácter más extremo (MORIONDO et al., 2006). Aunque los incendios forestales son un problema de preocupación global, es en zonas como la mediterránea donde los ecosistemas están frecuentemente sufriendo el paso del fuego (MARTÍN-PINTO et al., 2006; MEDIAVILLA et al., 2014). Unas condiciones climáticas más extremas y una mayor acumulación de combustible forestales durante las últimas décadas son los principales motivos que suponen que los impactos ecológicos y económicos de los incendios forestales sean cada vez de mayor envergadura (VEGA et al., 2009). En esta situación, se hace necesaria la implementación de nuevas metodologías de prevención de incendios forestales, así como de reducción de su impacto sobre las comunidades forestales. En este contexto, las comunidades de hongos del suelo son una parte de estudio importante, debido a su gran implicación en el funcionamiento del ecosistema, y sobre las que debe

de tenerse en consideración el impacto de los incendios forestales (FRANCO-MANCHÓN et al., 2019; MARTÍN-PINTO et al., 2006). La gestión forestal y la silvicultura son herramientas clave para reducir el impacto del fuego sobre el medio natural, siendo los tratamientos de reducción de combustible forestal una herramienta muy importante de cara a la prevención de incendios forestales en ecosistemas mediterráneos, bien sean de matorral (HERNÁNDEZ-RODRÍGUEZ et al., 2015; MARTÍN-PINTO et al., 2006) o de masas arboladas (MARINO et al., 2014; MARTÍN-PINTO et al., 2006; VALOR et al., 2015). Entre los diversos tratamientos de prevención, el uso de la quema prescrita ha traído cierta controversia, debido tanto a la cultura social como a las dificultades legales que supone aplicarla sobre determinadas figuras de propiedad, además de la obtención de permisos (MOREIRA et al., 2020; SENRA et al., 2007). Aunque existe ciertamente un riesgo de escape del fuego y las condiciones de la ventana de prescripción son muy exigentes (FERNÁNDEZ et al., 2015), se sabe que las quemas prescritas son herramienta eficaz para la reducción del combustible forestal y para la mitigación de la alta intensidad y severidad de los incendios forestales (BOER et al., 2009). El impacto ecológico que tienen es bajo, reduciendo la producción de humo y el daño sobre el suelo y raíces de los árboles en comparación con los incendios (FERNANDES & BOTELHO, 2004), además de aportar a la masa una mayor capacidad de resistencia al fuego (ESPINOSA et al., 2018; VALOR et al., 2015). Desde el punto de vista económico, la quema prescrita es una herramienta de bajo coste en comparación con el desbroce, en especial en áreas de difícil aplicación (FERNÁNDEZ et al., 2015), y puede tener beneficios ecológicos adicionales, como el impulso de la producción de hongos en los ecosistemas mediterráneos (ORIA-DE-RUEDA et al., 2008).

Las comunidades de hongos tienen una gran importancia en los ecosistemas mediterráneos, contribuyendo a la restauración de los ecosistemas tras perturbaciones y también mejorando su resiliencia (MEDIIVILLA et al., 2014). Las condiciones de estrés de la vegetación después de aplicar una quema prescrita pueden ser mitigadas por hongos ectomicorrícicos (ECM) gracias a la facilitación de recursos a la planta. Los procesos de restauración del suelo, como los ciclos de nutrientes y la descomposición de la materia orgánica, son impulsados también por la acción de algunos grupos de hongos, como los saprófitos (HERNÁNDEZ-RODRÍGUEZ et al., 2015), cuya actividad se ve estimulada por el paso del fuego (HERNÁNDEZ-RODRÍGUEZ et al., 2013). Sin embargo, la aplicación de una quema prescrita puede afectar a las comunidades de hongos a corto plazo, promoviendo la colonización de nuevas especies y alterando las poblaciones existentes debido al cambio en los nichos ecológicos disponibles (CASTAÑO et al., 2020; HERNÁNDEZ-RODRÍGUEZ et al., 2015; MEDIIVILLA et al., 2014), aunque estos efectos suelen estabilizarse a largo plazo (HERNÁNDEZ-RODRÍGUEZ et al., 2015; MEDIIVILLA et al., 2014). Pese a que son muchos los factores que influyen en la respuesta de la comunidad fúngica a un incendio, las condiciones del sitio parecen ser un factor clave (CAIRNEY & BASTIAS, 2007; DOVE & HART, 2017). Además, se sabe que las masas arboladas naturales son más resistentes y resilientes que las plantaciones a ese tipo de perturbación (PROENÇA et al., 2010; SILVÉRIO et al., 2020), y que estas condiciones pueden favorecer la viabilidad de las comunidades de hongos.

Si bien se sabe que la quema prescrita supone diferentes efectos sobre las comunidades de hongos (CERTINI et al., 2021), se desconoce cuál es la mejor estación del año para su aplicación en ecosistemas mediterráneos, teniendo como objetivo minimizar los efectos sobre las comunidades de hongos. Para ello, se ha planificado la aplicación de quema prescrita en dos estaciones diferentes (primavera y otoño). El objetivo de nuestro experimento es encontrar cuál es el mejor momento para aplicar este tratamiento con el menor daño sobre los hongos, analizando el efecto de su aplicación cuatro años después. Además, es la primera vez que se analizan las comunidades de hongos tras la aplicación de una quema prescrita en masa naturales mediterráneas de *Pinus nigra*.

2. Objetivos

Los objetivos de nuestro trabajo es conocer la respuesta de la comunidad de hongos a la quema prescrita, partiendo de las siguientes hipótesis:

- Hipótesis 1: se esperan diferencias en la riqueza general de hongos entre las parcelas control y las quemadas
- Hipótesis 2: se esperan diferencias en la riqueza de hongos en la quema de primavera en comparación con la quema de otoño
- Hipótesis 3: se espera que la riqueza de ECM se restaure parcialmente debido al corto período de tiempo transcurrido tras la quema prescrita
- Hipótesis 4: se esperan cambios en la abundancia de hongos comestibles cuando se aplica una quema prescrita

3. Metodología

Área de estudio

La zona de estudio se localiza en Beteta (40° 33' 06" N / 02° 06' 32" W), ubicada en el noroeste del Sistema Ibérico, dentro de los límites de Castilla-La Mancha (España). La altitud promedio de la zona es de 1.294 m s.n.m., con una pendiente media del 10%, donde muchas masas forestales son regeneración natural de *Pinus nigra*. El clima de la zona está clasificado como mediterráneo húmedo (ESPINOSA et al., 2018). En ESPINOSA (2018, 2020a, 2020b, 2020c) se puede encontrar una descripción más detallada de la zona de estudio.

Diseño experimental, quema prescrita, muestreo del suelo y trabajo molecular

El diseño experimental está formado por nueve bloques de 50 x 50 m en dirección perpendicular a la pendiente, y distanciados entre sí más de 500 m (LUOMA et al., 1991; SMITH et al., 2002). Los bloques fueron establecidos en masas quemadas y control en 2016, y situados de manera aleatoria para evitar efectos derivados del diseño experimental (HIIESALU et al., 2017; RUDOLPH et al., 2018). Cada bloque contiene 3 parcelas (27 parcelas en total) de 2 x 50 m, separadas entre sí al menos 10 m.

La quema prescrita fue llevada a cabo por el Servicio Forestal Regional de Castilla-La Mancha en 2017 como tratamiento de prevención contra incendios forestales. La eficacia de la quema prescrita en primavera y otoño osciló entre moderada y alta (59-77% de reducción en biomasa del sotobosque y la hojarasca). Otros datos adicionales acerca de la severidad del suelo pueden consultarse en la Tabla 1, así como en ESPINOSA et al. (2020a, 2020b, 2020c).

Las muestras de suelo se recogieron cuatro años después de la aplicación de la quema prescrita, analizando cada parcela como muestra independiente (RUIZ-ALMENARA et al., 2019). En cada parcela se extrajeron cinco muestras de suelo, empleando para ello un cilindro metálico de toma de muestras (2 cm radio, 20 cm profundidad) (DE LA VARGA et al., 2012) en zonas distanciadas 5 m del centro de la parcela. Tanto ramas como otros restos fueron extraídos de la superficie antes de tomar las muestras de suelo (VOŘÍŠKOVÁ & BALDRIAN, 2013). Las 5 muestras de cada parcela se mezclaron formando una sola, transportada a laboratorio y almacenadas a 4°C. Posteriormente, las muestras fueron secadas al aire, tamizadas con una luz de 1 mm², y molidas con un mortero hasta conseguir un polvo fino. Cada muestra fue utilizada para realizar un análisis fisicoquímico y genómico de ADN.

Los análisis químicos se realizaron para determinar el pH del suelo utilizando un potenciómetro; el contenido de materia seca (%) utilizando un calentador a 105°C; el contenido total de fósforo (P) utilizando el método Olsen; los contenidos totales de nitrógeno (N) y carbono (C) utilizando la metodología Kejl Dahl modificada; y la materia orgánica (%) utilizando la relación 1:0.5 entre materia orgánica y contenido de C (BIANCHI et al., 2008) (Tabla 1). Además, mediante PCR se amplificó la región ITS2 (ca. 250 bp) del ADN ribosómico usando los primers fITS7 (GTGARTCATCGAATCTTTG) (IHRMARK et al., 2012) y ITS4 (TCCTCCGCTTATTGATATGC) (WHITE et al., 1990). La amplificación de la región ITS fue llevada a cabo con el siguiente programa: un primer ciclo de 95 °C durante 5 min, seguido de 37 ciclos de 95 °C durante 20 s, 56 °C durante 30 s y 72 °C durante 1.5 min, y un ciclo final de 72 °C durante 7 min. A continuación, se llevó a cabo una segunda PCR para la secuenciación mediante la plataforma Illumina MiSeq en el laboratorio BaseClear B.V. (Países Bajos).

Tabla 1. Propiedades fisicoquímicas promedio de las muestras de suelo y de las variables medidas durante y tras las quemas prescritas en las distintas estaciones.

Propiedades del suelo	Control	Quema de otoño	Quema de primavera
pH	7,83a	7,98a	7,96a
N (g/100 g)	0,22b	0,24ab	0,31a
C (g/100 g)	3,74b	5,00b	8,41a
C/N	19,25b	21,67b	27,55a
Materia orgánica (%)	7,48b	10,00b	16,82a
P (mg/kg)	4,06a	5,16a	5,13a
K (mg/kg)	260,22a	296,44a	271,56a
Materia seca (%)	78,07a	77,36a	77,36a
T	-	12,0 (0,9)	20,4 (1,5)
RH	-	43,5 (0,8)	32,7 (2,3)
WS	-	0,1 (0,1)	0,8 (0,1)
RS	-	0,7 (0,0)	0,8 (0,1)
HSmMx	-	59 (26)	160 (16)
HSmMn	-	4 (3)	40 (18)
TmMxB	-	94 (108)	279 (208)
TmMxC	-	40 (13)	41 (45)
TMxB	-	702 (-)	755 (-)

Nota: las diferentes letras indican una diferencia significativa en las propiedades del suelo entre tratamientos ($p < 0,05$). T es la temperatura media del aire; RH es la humedad relativa promedio; WS es la velocidad media del viento; HSmMx es la media de la máxima altura de llama; HSmMn es la media de la mínima altura de llama; TmMxB es la media de la máxima temperatura de la corteza; TmMxC es la media de la máxima temperatura del cambium; y TMxB es la temperatura máxima absoluta de la corteza.

Análisis bioinformático

Habiendo identificado ambos sentidos de la cadena de ADN, se usó cutadapt (MARTIN, 2011) para eliminar los extremos de baja calidad en ambas direcciones (3' y 5') bajo un criterio de calidad $q = 15$. Ambas secuencias se unieron por medio de USEARCH v.10.0.240 (EDGAR, 2010) y cutadapt, con 200 bp como longitud de secuencia mínima. Los primers (ITS4 para retroceso y fITS7 para avance) se recortaron y las secuencias con errores esperados de > 1 se eliminaron. Posteriormente se combinaron las secuencias en una muestra única, conservando el contador de sus registros para generar un mapeo de OTUs (unidad taxonómica operacional) conservando el n° de detecciones de cada OTU. Se asignaron grupos taxonómicos a las secuencias basándonos en su similitud con la base de datos UNITE (versión v.8.2 publicada el 2 de febrero de 2020; ABARENKOV et al., 2020), la cual contiene secuencias asignadas a grupos de hipótesis de especie definidos en base a umbrales de similitud de secuencia dinámica (KÖLJALG et al., 2013). Tras excluir las OTUs con $< 70\%$ de similitud o con < 200 bp de longitud de alineación por pares a una secuencia fúngica, se obtuvieron un total de 2.331 OTUs, las cuales representan 212.256 secuencias de alta calidad. Dado el punto de vista ecológico de este estudio, todas las OTUs fueron consideradas de interés, independientemente de su calidad.

Cada OTU fue asignada a un grupo funcional trófico basado en PÖLME et al. (2020). Las OTUs de hongos ectomicorrícicos (ECM) se clasificaron por tipo de exploración basado en el criterio de estudios previos (GEML, 2019; TEDERSOO & SMITH, 2013). OTUs con un 99,5% de similitud a hongos comestibles fueron considerados como comestibles, evaluando la importancia de las especies seleccionadas mediante GERHARDT et al (2000) y MORENO & MANJÓN (2010).

Análisis estadístico

Los datos han sido transformados cuando fue necesario para cumplir los criterios de normalidad y homocedasticidad. La riqueza de hongos a nivel de filo y grupos funcionales, la

abundancia de hongos comestibles, y las diferencias en las variables del suelo en los distintos tratamientos fueron estudiadas utilizando un modelo lineal mixto (LME, $p \leq 0,05$), desarrollado mediante el paquete nlme (PINHEIRO et al., 2016) de R (R CORE TEAM, 2019). El test de Tukey se utilizó para confirmar las diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre tratamientos cuando fue necesario, empleando para ello el mismo software.

Los hongos ECM se diferenciaron por el tipo de exploración (GEML, 2019; TEDERSOO & SMITH, 2013), diferenciando hongos de contacto, corta distancia de exploración y media distancia de exploración lisos (C_SD_MDS); y hongos de media distancia de exploración estera, de borde y larga distancia de exploración (MDM_MDF_LD).

4. Resultados

Composición taxonómica de las comunidades de hongos

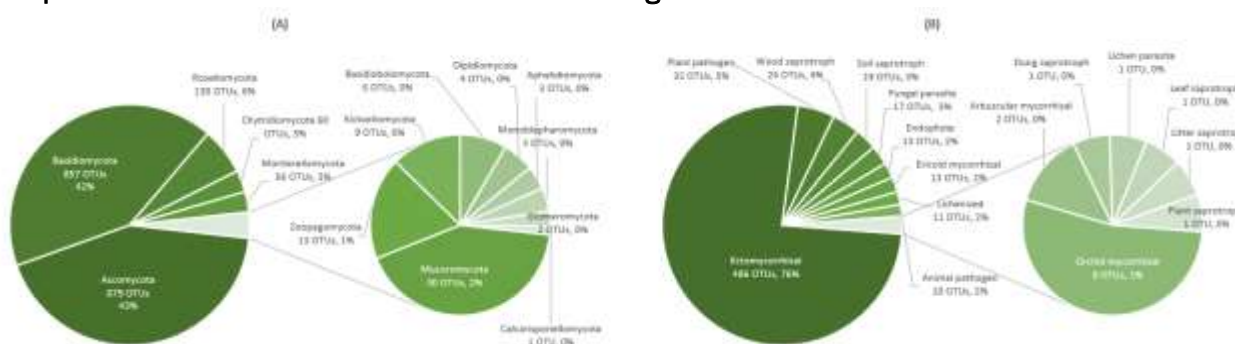


Figura 1. Proporciones de OTUs (unidad taxonómica operacional) de hongos: (A) clasificación taxonómica a nivel de filo (nombre del filo, número de OTUs, porcentaje); (B) clasificación de los grupos funcionales (grupo funcional, número de OTUs, porcentaje) basado en la base de datos Fungal Traits (PÖLME et al., 2020) y manuales para verificar los grupos no reconocidos.

Un total de 2.004.154 secuencias de alta calidad fueron agrupadas en 2.331 OTUs, obteniendo entre 32.032 y 97.058 lecturas de alta calidad por muestra. En total, 2.053 OTUs de hongos fueron distribuidas en 14 filos (Figura 1A). Su clasificación taxonómica indica que las OTUs identificadas pertenecen mayormente a Ascomycota (43%) o Basidiomycota (42%). Aproximadamente un 64% (1.313 OTUs) se pudieron identificar dentro de 328 géneros diferentes, asignando 640 OTUs de estas a 16 grupos funcionales diferentes, de los cuales el 76% son hongos ECM. Los hongos sin identificar más allá de nivel reino representaron 278 OTUs (12% del total). La proporción de OTUs de hongos con función ecológica similar se presenta en la Figura 1B.

Efectos de la quema prescrita sobre la riqueza y abundancia de hongos

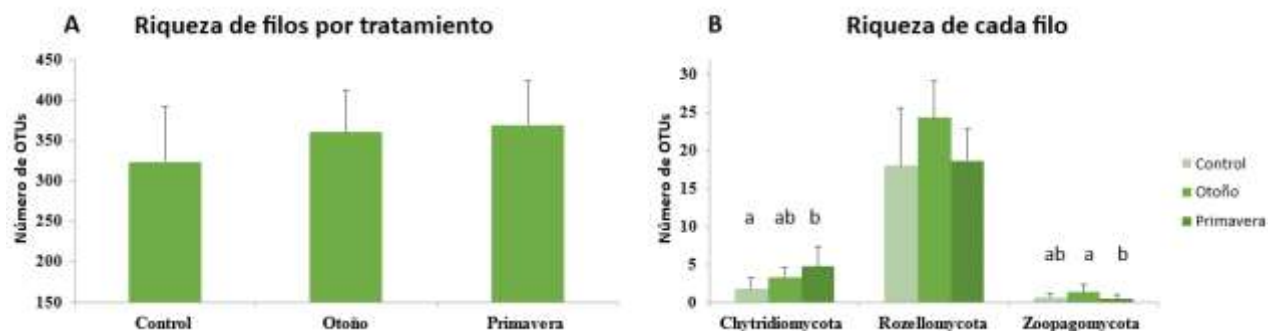


Figura 2. Riqueza de filos para cada tipo de tratamiento (A) y riqueza de los filos más comunes (B), representados por el número de OTUs para los diferentes tratamientos. Las diferentes letras indican una diferencia significativa en las propiedades del suelo entre tratamientos ($p < 0,05$), y la barra gris vertical el error estándar.

Aunque existe una tendencia apreciable a una mayor riqueza de hongos cuando se aplica una quema prescrita respecto al tratamiento control, no se han encontrado diferencias significativas ($p = 0,234$) en la riqueza total de filos entre ellos, así como entre las quemas en distintas estaciones (Figura 2A).

Teniendo en cuenta la riqueza de cada filo, se han encontrado diferencias significativas entre tratamientos (Figura 2B). La riqueza de Chytridiomycota fue mayor en la quema de primavera comparado con el tratamiento control ($p = 0,011$). Por otro lado, la riqueza de Zoopagomycota se ha mostrado mayor en el tratamiento de otoño comparado al de primavera ($p = 0,030$), encontrando la misma tendencia en el filo Rozellomycota, aunque sin diferencias significativas ($p = 0,054$). Tanto Ascomycota como Basidiomycota, los filos que engloban una mayor cantidad de OTUs, no mostraron diferencias significativas entre tratamientos ($p = 0,479$ y $p = 0,196$, respectivamente).

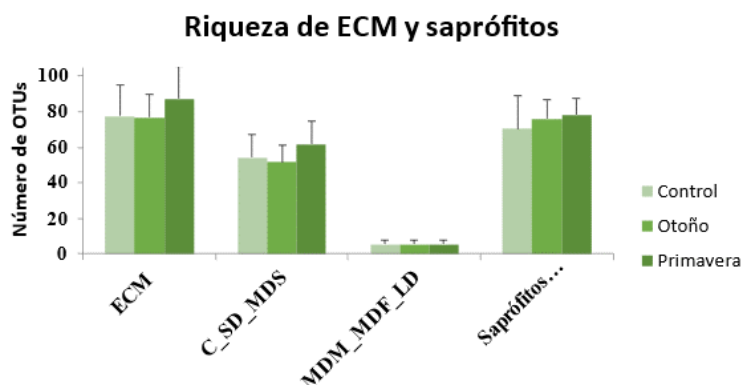


Figura 3. Riqueza de los grupos funcionales más comunes en la zona de estudio, representados por el número de OTUs para los distintos tratamientos. El género ECM se presenta en su totalidad y dividido en los grupos de exploración de las raíces (siendo C_SD_MDS el grupo de hongos de contacto, corta distancia y media distancia lisos, y MDM_MDF_LD el grupo de hongos de media distancia estera, de borde y larga distancia. Las diferentes letras indican una diferencia significativa en las propiedades del suelo entre tratamientos ($p < 0,05$), y la barra gris vertical el error estándar.

Respecto a los grupos funcionales, los hongos ECM y los saprófitos fueron los más representativos (Figura 3), sin mostrar diferencias entre tratamientos en términos de riqueza ($p = 0,346$ y $p = 0,461$, respectivamente), aun siendo apreciable una tendencia a mayor riqueza en el tratamiento de quema prescrita en primavera. Respecto a los tipos de exploración de ECM, el grupo de menor alcance (C_SD_MDS) fue el más abundante para todos los casos, siguiendo la misma tendencia que el grupo ECM en general ($p = 0,184$), mientras que el grupo de mayor alcance (MDM_MDF_LD) muestra una riqueza menor, sin diferencias entre tratamientos ($p = 0,994$) y con una variación apreciablemente menor.

Respecto a la abundancia de los hongos comestibles, no se encontraron diferencias significativas comparando el tratamiento control con las quemas ($p = 0,806$). Se analizaron las

especies más comunes identificadas al nivel de género, donde *Rhizopogon* ($p = 0,347$), *Russula* ($p = 0,066$) y *Tuber* ($p = 0,335$) no muestran diferencias entre tratamientos, mientras que el género *Suillus* muestra una abundancia considerablemente menor en la quema de primavera respecto a la de otoño ($p = 0,006$).

5. Discusión

Aunque se esperaba que las quemas prescritas alterasen la riqueza de hongos respecto al tratamiento control, los resultados del conjunto de la comunidad de hongos muestran lo contrario. Este resultado inesperado pone de manifiesto su alto poder de recuperación, resaltado con anterioridad en cuanto a producción de esporocarpos en bosques mediterráneos de *Pinus nigra* (MEDIIVILLA et al., 2014), y en otros sistemas forestales incluso un año después de su alteración (DEJENE et al., 2017). Respecto al suelo, la capa mineral ha sido totalmente recuperada, al igual que encontró FONTURBEL et al. (2016) para matorrales mediterráneos y VEGA et al. (2000) en masas de *Pinus pinaster*, ambos cuatro años después del tratamiento. Por otro lado, la capa orgánica (C y N) presenta algunas diferencias entre tratamientos, ya que se encontraron contenidos de C, N, C/N y materia orgánica mayores en las quemas de primavera en comparación con las quemas de otoño y el tratamiento control, lo cual concuerda con FONTURBEL et al. (2016). Estos resultados pueden estar ligados a la respuesta de la comunidad vegetal y fúngica al efecto del fuego. La quema de otoño supone un estrés extra debido a las altas temperaturas y bajas precipitaciones del verano mediterráneo, mientras quemas de primavera pueden actuar como estimulante, activando plantas y hongos, y teniendo unas condiciones iniciales de temperatura y precipitación mejores de cara a su recuperación. Además, ESPINOSA et al. (2018, 2020a) ha reportado para la misma zona de estudio que la hojarasca del suelo alcanza sus máximos niveles en los meses de verano, lo cual también contribuye a la restauración del ecosistema. Nuestros resultados generales apoyan el uso de la quema prescrita como tratamiento de prevención de incendios forestales desde la compatibilidad con la riqueza de las comunidades de hongos. Es necesario tener en cuenta que la zona de estudio se corresponde con una masa natural, lo que puede de algún modo influenciar positivamente la recuperación del suelo y las comunidades de hongos tras su alteración. Tal y como reportan PROENÇA et al. (2010), SÁNCHEZ-SALGUERO et al. (2013) y SILVERIO et al. (2020) para masas de pino mediterráneo, las masas naturales como las de nuestra zona de estudio son más resilientes a la sequía y cambio climático que las plantaciones, e incluso PROENÇA et al. (2010) remarca que son más estables de cara al mantenimiento de los procesos del bosque y sus servicios ecosistémicos, lo que repercute positivamente en la estabilidad de la comunidad de hongos.

Analizando por separado la riqueza de los filos, se han descubierto diferentes respuestas de acuerdo con el comportamiento de los hongos. Chytridiomycota fue el único filo que experimentó diferencias en riqueza comparando los tratamientos de quema respecto al control, aumentando su riqueza en las zonas quemadas, y siendo esta superior en la quema de primavera respecto a la de otoño. Este resultado, opuesto a la tendencia general, se debe a su relación con los ecosistemas herbáceos (LOZUPONE & KLEIN, 2002). 12 de los 31 hongos que componen este filo en nuestro estudio se corresponde con el género *Spizellomyces*, hongos con mayor abundancia en ecosistemas herbáceos (LOZUPONE & KLEIN, 2002), y otros 6 hongos pertenecen al género *Rhizophlyctis*, también común en ecosistemas herbáceos debido a su nutrición (WILLOUGHBY, 2001). En las parcelas control, la superficie herbácea es menor debido a la cobertura adicional de matorral, mientras que las quemas prescritas reducen o eliminan su presencia, creando la oportunidad de recuperar esa superficie herbácea e incorporar nuevas especies vegetales (LOYDI et al., 2020); por otro lado, la presencia de este filo en las parcelas quemadas en primavera puede ser mayor debido a la menor presencia de hongos competidores, lo cual está ligado a una menor tasa de recuperación de matorral y hongos. Aunque este comportamiento resulta interesante, hemos encontrado que es totalmente contrario a la respuesta de la mayor parte de la comunidad de hongos a la quema prescrita. Tanto el filo Zoopagomycota como Rozellomycota muestran una riqueza mayor en los tratamientos con quema de otoño respecto a la quema de verano, siendo únicamente significativo en

el primero de los filos. Ambos filos son hongos parásitos que obtienen nutrientes por medio de las plantas (CAI et al., 2011), y su mayor riqueza tras las quemas de otoño puede estar relacionada con una menor fortaleza de sus huéspedes. Mientras que tras las quemas de primavera las buenas condiciones climáticas propician la recuperación de la comunidad vegetal y fúngica, las condiciones climáticas tras las quemas de otoño son peores, lo que supone una oportunidad para el desarrollo de estos filos. Además, la posición intermedia de las parcelas control en Zoopagomycota puede estar ligada con la mortalidad de matorral senescente y de mayor densidad.

Respecto a los filos más ricos, la riqueza de Ascomycota y Basidiomycota parece no haber sufrido alteraciones en los distintos tratamientos, mostrando en ambos casos una buena recuperación. HOLDEN et al. (2016) reportaba en masa de *Picea mariana* una mayor tolerancia de Ascomycota que de Basidiomycota a los efectos del fuego en ecosistemas boreales, cuya tendencia fue encontrada también en nuestro estudio, aunque sin llegar a ser significativa. También HOLDEN et al. (2016) encontró una relación negativa entre la severidad del fuego y la presencia de ambos filos, hecho que refuerza la buena recuperación encontrada en nuestro estudio debido a la baja intensidad de la quema prescrita aplicada (ESPINOSA et al., 2018; 2020a; 2020b).

Respecto a los grupos funcionales, la riqueza de saprófitos generalistas no ha sido afectada por los tratamientos comparando al control, ni tampoco entre las dos estaciones de aplicación de la quema prescrita. Sobre este grupo es esperable una rápida recuperación tras el fuego (SANTOS-SILVA & LOURO, 2016) debido a la materia muerta y a la reducción de micorrizas (FRANCO-MACHÓN et al., 2019), aunque el efecto del fuego sobre los árboles puede causar que el suelo se cubra totalmente de acículas (FERNÁNDEZ et al., 2019), beneficiando así a los hongos saprófitos (SANTOS-SILVA & LOURO, 2016). Nuestros resultados concuerdan con lo encontrado por FRANCO-MACHÓN et al. (2019), cuyas poblaciones estudiadas en masas europeas de *Pinus* mostraron una temprana recuperación de hongos saprófitos tras el paso del fuego. Por otro lado, para los ECM no se encontraron diferencias entre parcelas quemadas y control. En nuestro estudio, la severidad de las quemas prescritas ha sido baja (ESPINOSA et al., 2018; 2020a; 2020b), factor de importancia para reducir la mortalidad del arbolado y el mermado de los hongos ECM a nivel local (DAHLBERG, 2002). En matorrales mediterráneos, HERNÁNDEZ-RODRÍGUEZ et al. (2015) ha reportado que la mayor producción de hongos micorrícicos tiene lugar siete años tras el paso del fuego, poniendo de manifiesto la capacidad de recuperación de este grupo funcional y haciendo pensar, para nuestro caso de estudio, que sus poblaciones seguirán incrementándose en los años venideros. Si nos centramos ahora en quemas prescritas a través de las estaciones, se puede apreciar una tendencia a una mayor riqueza de ECM en primavera en comparación con otoño, cuyo resultado es consistente en los ECM de corto alcance de exploración, dominante en nuestro caso de estudio, típico de los bosques mediterráneos (CASTAÑO et al., 2018). Aunque esta diferencia no es significativa, puede estar ligada a las condiciones climáticas tras el tratamiento, cuya influencia mejorando la resiliencia de ECM ya ha sido reportada (DOVE & HART, 2017). Por otro lado, no se han encontrado diferencias en los ECM de largo alcance entre tratamientos, pudiendo estar este hallazgo ligado a su baja presencia en la zona de estudio. La mayor riqueza de los ECM de corto alcance respecto a los de largo alcance era esperable debido a la mayor densidad de raíces en masas maduras (GEML, 2019) y a las condiciones de sequía de los ecosistemas mediterráneos (CASTAÑO et al., 2018). Es sabido que justo después del tratamiento es esperable una reducción en la riqueza de ECM (HERNÁNDEZ-RODRÍGUEZ, 2017) debido a la reducción o ausencia de plantas hospedantes (FRANCO-MACHÓN et al., 2019), seguida por un proceso de recuperación (HERNÁNDEZ-RODRÍGUEZ, 2017). HOLDEN et al. (2016) remarca la sensibilidad al fuego de los grupos micorrícicos, así como la mayor reducción del C acumulado en fuegos de mayor severidad. En nuestro estudio no se han encontrado diferencias en las capas minerales para los distintos tratamientos, cuyas condiciones originales se esperan recuperar entre 3 y 4 años tras el fuego (FONTURBEL et al., 2016; VEGA et al., 2000), aunque sí hemos encontrado un mayor contenido de N en las quemas de primavera respecto al control, y mayor proporción de C/N, C y contenido de materia orgánica en primavera comparándolo tanto con la quema de otoño como con el tratamiento control. Esta dualidad en la tendencia a una mayor riqueza

de hongos ECM en suelos con mayor contenido orgánico es contraria a estudios previos (ALEM et al., 2020; CASTAÑO et al., 2020).

6. Conclusiones

El contexto de calentamiento global y la acumulación de combustible forestal hace necesaria la implementación de nuevas herramientas de prevención de incendio forestales en los bosques mediterráneos. Las comunidades de hongos son una parte importante de esos ecosistemas, y en muchas ocasiones sus roles ecológicos y comerciales no forman parte de los planes de gestión. El conocimiento de los efectos que provocan las quemadas prescritas sobre las comunidades de hongos supone una información muy relevante para ayudar a los gestores a tomar la solución óptima. En este estudio se describe, por primera vez, la comunidad de hongos de bosques naturales de *Pinus nigra* mediterráneos, analizando cómo dichos hongos se ven afectados por las quemadas prescritas llevadas a cabo en diferentes estaciones del año. Nuestros resultados no muestran diferencias ni en riqueza general de hongos ni en la abundancia de hongos comestibles entre las parcelas quemadas y control pasados cuatro años tras la aplicación de los tratamientos, ni tampoco entre las quemadas en distintas estaciones del año. Sin embargo, sí se encontraron alteraciones específicas a nivel de filo y grupo funcional, relacionadas con el comportamiento de cada grupo de hongos. Nuestros resultados sugieren que las quemadas prescritas son compatibles con la presencia de las comunidades de hongos del suelo, incluso con los comestibles, los cuales pueden generar ingresos adicionales a las poblaciones de áreas rurales. Dado estos resultados han sido obtenidos de bosques naturales, donde las comunidades de hongos pueden ser más resilientes, es necesario un mayor conocimiento para entender el potencial de gestión de las quemadas prescritas en otras masas naturales y plantaciones forestales, estudiando las diferencias de ambos tipos de masa.

7. Agradecimientos

Este estudio fue parcialmente financiado por los proyectos VIS4FIRE (RTA2017-00042-C05-01) y MYCOINFOR (PID2019-105188RB-I00), fundados por el Ministerio Español para la Ciencia y la Innovación. Nos gustaría mostrar nuestro agradecimiento a todas aquellas personas que colaboraron con el trabajo de campo.

8. Bibliografía

ABARENKOV, K.; ZIRK, A.; PIIRMANN, T.; PÖHÖNEN, R.; IVANOV, F.; NILSSON, R. H.; KÕLJALG, U.; 2020. UNITE USEARCH/UTAX release for Fungi. UNITE Community. <https://doi.org/https://doi.org/10.15156/BIO/786375>

ALEM, D.; DEJENE, T.; ORIA-DE-RUEDA, J. A.; GEML, J.; CASTAÑO, C.; SMITH, J. E.; MARTÍN-PINTO, P.; 2020a. Soil fungal communities and succession following wildfire in Ethiopian dry Afromontane forests, a highly diverse underexplored ecosystem. *Forest Ecology and Management*, 474, 118-328. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118328>

BIANCHI, S. R.; MIYAZAWA, M.; DE OLIVEIRA, E. L.; PAVAN, M. A.; 2008. Relationship between the mass of organic matter and carbon in soil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 51(2), 263-269. <https://doi.org/10.1590/S1516-89132008000200005>

BOER, M. M.; SADLER, R. J.; WITTKUHN, R. S.; MCCAWE, L.; GRIERSON, P. F.; 2009. Long-term impacts of prescribed burning on regional extent and incidence of wildfires-Evidence from 50 years of active fire management in SW Australian forests. *Forest Ecology and Management*, 259(1), 132-142. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.10.005>

- CAI, L.; GIRAUD, T.; ZHANG, N.; BEGEROW, D.; CAI, G.; SHIVAS, R. G.; 2011. The evolution of species concepts and species recognition criteria in plant pathogenic fungi. *Fungal Diversity*, 50(1), 121–133. <https://doi.org/10.1007/s13225-011-0127-8>
- CAIRNEY, J. W. G.; BASTIAS, B. A.; 2007. Influences of fire on forest soil fungal communities. *Canadian Journal of Forest Research*, 37(2), 207–215. <https://doi.org/10.1139/X06-190>
- CASTAÑO, C.; LINDAHL, B. D.; 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 Phytologist*, 220(4), 1211–1221. <https://doi.org/10.1111/nph.15205>
- CASTAÑO, C.; HERNÁNDEZ-RODRÍGUEZ, M.; GEML, J.; EBERHART, J.; OLAIZOLA, J.; ORIA-DE-RUEDA, J. A.; MARTÍN-PINTO, P.; 2020. Resistance of the soil fungal communities to medium-intensity fire prevention treatments in a Mediterranean scrubland. *Forest Ecology and Management*, 472, 118–217. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118217>
- CERTINI, G.; MOYA, D.; LUCAS-BORJA, M. E.; MASTROLONARDO, G.; 2021. The impact of fire on soil-dwelling biota: A review. *Forest Ecology and Management*, 488, 118989.
- DAHLBERG, A.; 2002. Effects of Fire on Ectomycorrhizal Fungi in Fennoscandian Boreal Forests. *Silva Fennica* 36(1), 69-80.
- DEJENE, T.; ORIA-DE-RUEDA, J. A.; MARTÍN-PINTO, P.; 2017. Fungal community succession and sporocarp production following fire occurrence in Dry Afromontane forests of Ethiopia. *Forest Ecology and Management*, 398, 37–47. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.05.011>
- DE LA VARGA, H.; ÁGUEDA, B.; MARTÍNEZ-PEÑA, F.; PARLADÉ, J.; PERA, J.; 2012. Quantification of extraradical soil mycelium and ectomycorrhizas of *Boletus edulis* in a Scots pine forest with variable sporocarp productivity. *Mycorrhiza* 22, 59–68. <https://doi.org/10.1007/s00572-011-0382-2>
- DOVE, N. C.; HART, S. C.; 2017. Fire reduces fungal species richness and in situ mycorrhizal colonization: A meta-analysis. *Fire Ecology*, 13(2), 37–65. <https://doi.org/10.4996/fireecology.130237746>
- EDGAR, R. C.; 2010. Search and clustering orders of magnitude faster than BLAST. *Bioinformatics*, 26(19), 2460–2461. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq461>
- ESPINOSA, J.; MADRIGAL, J.; DE LA CRUZ, A. C.; GUIJARRO, M.; JIMENEZ, E.; HERNANDO, C.; 2018. Short-term effects of prescribed burning on litterfall biomass in mixed stands of *Pinus nigra* and *Pinus pinaster* and pure stands of *Pinus nigra* in the Cuenca Mountains (Central-Eastern Spain). *Science of the Total Environment*, 618, 941–951. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.08.291>
- ESPINOSA, J., MADRIGAL A, B, J.; PANDO B, V.; DE LA CRUZ, A. C.; GUIJARRO, M.; HERNANDO, C.; 2020a. The effect of low-intensity prescribed burns in two seasons on litterfall biomass and nutrient content. *International Journal of Wildland Fire*, 29(11), 1029-1041. <https://doi.org/10.1071/WF19132>
- ESPINOSA, J., PALHEIRO, P.; LOUREIRO, C.; ASCOLI, D.; ESPOSITO, A.; FERNANDES, P. M.; DIPARTIMENTO, D. A.; 2020b. Fire severity mitigation by prescribed burning assessed from fire-treatment 2 encounters in maritime pine stands 801 Vila Real. In *Biological Sciences* (Vol. 1013). <https://mc06.manuscriptcentral.com/cjfr-pubs>

- ESPINOSA, J., RODRÍGUEZ DE RIVERA, Ó.; MADRIGAL, J.; GUIJARRO, M.; HERNANDO, C.; 2020c. Use of bayesian modeling to determine the effects of meteorological conditions, prescribed burn season, and tree characteristics on litterfall of *Pinus nigra* and *Pinus pinaster* stands. *Forests*, 11(9), 1006. <https://doi.org/10.3390/f11091006>
- FERNANDES, P.; BOTELHO, H.; 2004. Analysis of the prescribed burning practice in the pine forest of northwestern Portugal. *Journal of Environmental Management*, 70(1), 15–26. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2003.10.001>
- FERNÁNDEZ, C.; VEGA, J. A.; FONTURBEL, T.; 2015. Does shrub recovery differ after prescribed burning, clearing and mastication in a Spanish heathland? *Plant Ecology*, 216(3), 429–437. <https://doi.org/10.1007/s11258-015-0447-y>
- FERNÁNDEZ, C.; VEGA, J. A.; FONTÚRBEL, T.; 2019. Comparison of the effectiveness of needle cast and straw helimulching for reducing soil erosion after wildfire in NW Spain. *Journal of Soils and Sediments* 2019 20:1, 20(1), 535–541. <https://doi.org/10.1007/s11368-019-02419-y>
- FONTURBEL, T.; FERNÁNDEZ, C.; VEGA, J. A.; 2016. Prescribed burning versus mechanical treatments as shrubland management options in NW Spain: Mid-term soil microbial response. *Applied Soil Ecology*, 107, 334–346. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2016.07.008>
- FRANCO-MANCHÓN, I.; SALO, K.; ORIA-DE-RUEDA, J. A.; BONET, J. A.; MARTÍN-PINTO, P.; 2019. Are wildfires a threat to fungi in European *Pinus* forests? A case study of boreal and Mediterranean forests. *Forests*, 10(4), 309. <https://doi.org/10.3390/f10040309>
- GEML, J.; 2019. Soil fungal communities reflect aspect-driven environmental structuring and vegetation types in a Pannonian forest landscape. *Fungal Ecology*, 39, 63–79. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2018.12.005>
- GERHARDT, E.; VILA GARCÍA, J.; LLIMONA PÀGES, X.; 2000. Hongos de España y de Europa: manual de identificación. 957 pp. Edit. Omega. Barcelona.
- HERNÁNDEZ-RODRÍGUEZ, M.; 2017. Estimación de la producción y diversidad de setas en jarales de *Cistus ladanifer* en función de variables climáticas y del tratamiento de la vegetación. *VII Congreso Forestal Español*, 302.
- HERNÁNDEZ-RODRÍGUEZ, M.; DE-MIGUEL, S.; PUKKALA, T.; ORIA-DE-RUEDA, J. A.; MARTÍN-PINTO, P.; 2015. Climate-sensitive models for mushroom yields and diversity in *Cistus ladanifer* scrublands. *Agricultural and Forest Meteorology*, 213, 173–182. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2015.07.001>
- 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. *Forest Ecology and Management*, 289, 48–57. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.10.009>
- HIIESALU, I.; BAHRAM, M.; TEDERSOO, L.; 2017. Plant species richness and productivity determine the diversity of soil fungal guilds in temperate coniferous forest and bog habitats. *Molecular ecology* 26, 4846–4858. <https://doi.org/10.1111/mec.14246>
- HOLDEN, S. R.; ROGERS, B. M.; TRESEDER, K. K.; RANDERSON, J. T.; 2016. Fire severity influences the response of soil microbes to a boreal forest fire. *Environmental Research Letters*, 11(3), 035004.

<https://doi.org/10.1088/1748-9326/11/3/035004>

IHRMARK, K.; BÖDEKER, I. T. M.; CRUZ-MARTINEZ, K.; FRIBERG, H., KUBARTOVA, A.; SCHENCK, J.; STRID, Y.; STENLID, J.; BRANDSTRÖM-DURLING, M., CLEMMENSEN, K. E.; LINDAHL, B. D.; 2012. New primers to amplify the fungal ITS2 region - evaluation by 454-sequencing of artificial and natural communities. *FEMS Microbiology Ecology*, 82(3), 666–677. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2012.01437.x>

KÕLJALG, U.; NILSSON, R. H.; ABARENKOV, K.; TEDERSOO, L.; TAYLOR, A. F. S.; BAHRAM, M.; BATES, S. T.; BRUNS, T. D.; BENGTSSON-PALME, J.; CALLAGHAN, T. M.; DOUGLAS, B.; DRENKHAN, T.; EBERHARDT, U.; DUEÑAS, M.; GREBENC, T.; GRIFFITH, G. W.; HARTMANN, M.; KIRK, P. M.; KOHOUT, P.; ... LARSSON, K. H.; 2013. Towards a unified paradigm for sequence-based identification of fungi. *Molecular Ecology*, 22(21), 5271–5277. <https://doi.org/10.1111/mec.12481>

LOYDI, A.; FUNK, F. A.; GARCÍA, A.; 2020. Vegetation recovery after fire in mountain grasslands of Argentina. *Journal of Mountain Science*, 17(2), 373–383. <https://doi.org/10.1007/s11629-019-5669-3>

LOZUPONE, C. A.; KLEIN, D. A.; 2002. Molecular and cultural assessment of chytrid and *Spizellomyces* populations in grassland soils. *Mycologia*, 94(3), 411–420. <https://doi.org/10.1080/15572536.2003.11833206>

MARTIN, M.; 2011. Cutadapt removes adapters sequences from high-throughput sequencing reads. *EMBnet. journal*, 17(1), 10-12.

MARINO, E.; HERNANDO, C.; PLANELLES, R.; MADRIGAL, J.; GUIJARRO, M.; SEBASTIÁN, A.; 2014. Forest fuel management for wildfire prevention in Spain: a quantitative SWOT analysis. *International Journal of Wildland Fire*, 23(3), 373–384.

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. *Forest Ecology and Management*, 225(1–3), 296–305. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.01.006>

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. *Forest Ecology and Management*, 331, 85–92. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.07.033>

MOREIRA, F.; ASCOLI, D.; SAFFORD, H.; ADAMS, M. A.; MORENO, J. M.; PEREIRA, J. M.; ... FERNANDES, P. M.; 2020. Wildfire management in Mediterranean-type regions: paradigm change needed. *Environmental Research Letters*, 15(1), 011001.

MORIONDO, M.; GOOD, P.; DURAO, R.; BINDI, M.; GIANNAKOPOULOS, C.; CORTE-REAL, J.; 2006. Potential impact of climate change on fire risk in the Mediterranean area. *Climate Research*, 31(1), 85–95. <https://doi.org/10.3354/cr031085>

ORIA-DE-RUEDA, J. A.; MARTÍN-PINTO, P.; OLAIZOLA, J.; 2008. Bolete productivity of Cistaceous scrublands in Northwestern Spain. *Economic Botany*, 62(3), 323-330.

PINHEIRO, J.; BATES, D.; DEBROY, S.; SARKAR, D.; TEAM, R. C.; 2016. Nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R Package Version 3.1, 128.

PÖLME, S.; ABARENKOV, K.; NILSSON, R. H.; LINDAHL, B. D.; CLEMMENSEN, K. E.; KAUSERUD, H.; ... TEDERSOO, L.; 2020. FungalTraits: a user-friendly traits database of fungi and fungus-like stramenopiles. *Fungal Divers*, 105(1), 1–16. <https://doi.org/10.1007/s13225-020-00466-2>

PROENÇA, V.; PEREIRA, H. M.; VICENTE, L.; 2010. Resistance to wildfire and early regeneration in natural broadleaved forest and pine plantation. *Acta Oecologica*, 36(6), 626–633. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2010.09.008>

R CORE TEAM; 2019. R: A language and environment for statistical computing (3.5.3. R Foundation for Statistical Computing.

RUDOLPH, S.; MACIÁ-VICENTE, J.G.; LOTZ-WINTER, H.; SCHLEUNING, M.; PIEPENBRING, M.; 2018. Temporal variation of fungal diversity in a mosaic landscape in Germany. *Stud. Mycol.* 89, 95–104. <https://doi.org/10.1016/j.simyco.2018.01.001>

RUIZ-ALMENARA, C.; GÁNDARA, E.; GÓMEZ-HERNÁNDEZ, M.; 2019. Comparison of diversity and composition of macrofungal species between intensive mushroom harvesting and non-harvesting areas in Oaxaca, Mexico. *PeerJ* 7, e8325. <https://doi.org/10.7717/peerj.8325>

SÁNCHEZ-SALGUERO, R.; CAMARERO, J. J.; DOBBERTIN, M.; FERNÁNDEZ-CANCIO, Á.; VILÀ-CABRERA, A.; MANZANEDO, R. D.; ZAVALA, M. A.; NAVARRO-CERRILLO, R. M.; 2013. Contrasting vulnerability and resilience to drought-induced decline of densely planted vs. natural rear-edge *Pinus nigra* forests. *Forest Ecology and Management*, 310, 956–967. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.09.050>

SANTOS-SILVA, C.; & LOURO, R.; 2016. Assessment of the diversity of epigeous Basidiomycota under different soil-management systems in a montado ecosystem: a case study conducted in Alentejo. *Agroforestry Systems*. <https://doi.org/10.1007/s10457-015-9800-3>

SEIDL, R.; THOM, D.; KAUTZ, M.; MARTIN-BENITO, D.; PELTONIEMI, M.; VACCHIANO, G.; WILD, J.; ASCOLI, D.; PETR, M.; HONKANIEMI, J.; LEXER, M. J.; TROTSIUK, V.; MAIROTA, P.; SVOBODA, M.; FABRIKA, M.; NAGEL, T. A.; REYER, C. P. O.; 2017. Forest disturbances under climate change. In *Nature Climate Change* (Vol. 7, Issue 6, pp. 395–402. Nature Publishing Group. <https://doi.org/10.1038/nclimate3303>

SENRA, F.; RODRÍGUEZ, F.; OMI, P. N.; 2007. Aplicación de quemas prescritas en el mantenimiento de áreas cortafuegos arboladas del sur de España.

SILVÉRIO, E.; DUQUE-LAZO, J.; NAVARRO-CERRILLO, R. M.; PEREÑA, F.; PALACIOS-RODRÍGUEZ, G.; 2020. Resilience or vulnerability of the rear-edge distributions of *Pinus halepensis* and *Pinus pinaster* plantations versus that of natural populations, under climate-change scenarios. *Forest Science*, 66(2), 178–190. <https://doi.org/10.1093/forsci/fxz066>

SMITH, J.E.; MOLINA, R.; HUSO, M.M.; LUOMA, D.L.; MCKAY, D.; CASTELLANO, M.A.; LEBEL, T.; VALACHOVIC, Y.; 2002. Species richness, abundance, and composition of hypogeous and epigeous ectomycorrhizal fungal sporocarps in young, rotation-age, and old-growth stands of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) in the Cascade Range of Oregon, U.S.A. *Can. J. Bot.* 80, 186–204. <https://doi.org/10.1139/b02-003>

TEDERSOO, L.; SMITH, M. E.; 2013. Lineages of ectomycorrhizal fungi revisited: Foraging strategies and novel lineages revealed by sequences from belowground. *Fungal Biology Reviews*, 27(3–4), 83–99. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2013.09.001>

VALOR, T.; GONZÁLEZ-OLABARRIA, J. R.; PIQUÉ, M.; 2015. Assessing the impact of prescribed burning on the growth of European pines. *Forest Ecology and Management*, 343, 101–109. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.02.002>

VEGA, J. A.; LANDSBERG, J.; BARÁ, S.; PAYSEN, T.; FONTÚRBEL, M. T.; ALONSO, M.; 2000. Efectos del fuego prescrito bajo arbolado de *Pinus pinaster*.

VOŘÍŠKOVÁ, J.; BALDRIAN, P.; 2013. Fungal community on decomposing leaf litter undergoes rapid successional changes. *ISME J.* 7, 477–486. <https://doi.org/10.1038/ismej.2012.116>

WHITE, T.M.; BRUNS, T.; LEE, S.; TAYLOR, J.; 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA for phylogenetics. En: INNIS, M.A.; GELFAND, D.H.; SNINSKY, J.J.; WHITE, T.J. (Eds.), *PCR protocols: a guide to methods and applications*. Pp. 315-321. Academic Press, San Diego, CA

WILLOUGHBY, L. G.; 2001. The activity of *Rhizoglyphus rosea* in soil: Some deductions from laboratory observations. *Mycologist*, 15(3), 113–117. [https://doi.org/10.1016/S0269-915X\(01\)80032-X](https://doi.org/10.1016/S0269-915X(01)80032-X)