



**2025** | **16-20**  
**GIJÓN** | **JUNIO**

**9º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL**

**9CFE-1736**

Actas del Noveno Congreso Forestal Español  
Edita: **Sociedad Española de Ciencias Forestales. 2025.**  
ISBN: **978-84-941695-7-1**

Organiza





## Evaluación de la productividad actual y futura de setas comercializables en Cataluña ante el cambio climático

MORERA, A. (1,2), MARTÍNEZ DE ARAGÓN, J. (2)· BONET, J.A. (1,3), DE-MIGUEL, S. (1,2)

(1) Departamento de Ciencia e Ingeniería Forestal y Agrícola, Universitat de Lleida, Av. Alcalde Rovira Roure 191, 25198 Lleida, España.

(2) Centro de Ciencia y Tecnología Forestal de Cataluña, Ctra. Sant Llorenç de Morunys km 2, 25280 Solsona, España.

(3) Joint Research Unit CTFC – AGROTECNIO – CERCA, Ctra. Sant Llorenç de Morunys km 2, 25280 Solsona, España

### Resumen

Las setas son un producto forestal no maderero de gran valor en muchos países. Son una fuente primaria de alimentos y productos farmacéuticos, contribuyendo la salud y el bienestar humano. Además, tienen un valor cultural y recreativo, movilizándolo a numerosos recolectores durante la temporada de fructificación. En este estudio, presentamos una cartografía de la productividad anual de setas comercializables en los pinares catalanes y cómo se verá afectada por el cambio climático. Utilizamos bases de datos de producción de setas en Cataluña junto con modelos de aprendizaje automático para estimar la productividad actual y futura bajo distintos escenarios climáticos. La mayor productividad se da en los bosques de alta montaña del Pirineo, con promedios máximos anuales de hasta  $80 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ , mientras que la mayoría del territorio no supera los  $30 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ . Bajo escenarios de cambio climático severo la productividad podría disminuir, con una reducción de hasta el 50% en las cotas más elevadas, mientras que en escenarios más moderados la productividad podría aumentar en la mayor parte del territorio. Este estudio subraya la vulnerabilidad de este recurso forestal al cambio climático y alerta de la necesidad de una gestión adaptativa para mantener el importante papel de los hongos.

### Palabras clave

Hongos, cambio global, servicios de ecosistemas, machine learning, biogeografía.

### 1. Introducción

Las setas constituyen uno de los recursos forestales no madereros (PFNM) más valiosos en los ecosistemas mediterráneos (Bonet et al., 2012; Martínez de Aragón et al., 2011). Además, la recolección de setas representa una actividad cultural y recreativa en muchas regiones mediterráneas, generando oportunidades socioeconómicas que benefician a las comunidades rurales (Palahí et al., 2009). Cada año, en Cataluña, una de las regiones con más tradición en la recolección de setas de España, se estima que 1.2 millones de personas va al menos una vez a recolectar setas y en Mercabarna, se comercializan cada año más de 700 toneladas a un precio medio de  $10.7 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$  (CEO, 2014). Su importancia va más allá de su valor económico y social asociado a la recolección y comercialización, ya que



juegan un papel esencial en el funcionamiento de los ecosistemas naturales. Los hongos ecto-micorrícicos facilitan el suministro de agua y nutrientes a las plantas con los que están en simbiosis (Kohler et al., 2015), mientras que los hongos saprobios descomponen la materia orgánica muerta, favoreciendo el ciclo global del carbono (Floudas et al., 2012; Peay et al., 2016).

Sin embargo, el cambio climático puede suponer una amenaza creciente para los ecosistemas forestales mediterráneos, caracterizados por su fragilidad y alta sensibilidad a las variaciones en temperatura y precipitación (Sanchez-Martinez et al. 2023). Entre otros, se espera una disminución en el crecimiento forestal y en la producción de madera (Lindner et al., 2010), se proyectan cambios en la distribución de las especies arbóreas (Benito Garzón et al., 2008), se anticipa un aumento del riesgo de incendios (Bedia et al., 2014) y es probable que se altere la fenología de las especies (Peñuelas et al., 2004). Los recursos forestales no madereros también podrían verse gravemente afectados debido al cambio climático (Lionello y Scarascia, 2018). Estos cambios no solo comprometerían la capacidad de los bosques para proveer servicios ecosistémicos esenciales, sino también las actividades económicas y culturales que dependen de ellos. En este contexto, los hongos y las setas podrían también verse comprometidos.

Algunos estudios previos han estimado los cambios en la productividad de los hongos ya sea en un área geográfica reducida o con una resolución espacial o temporal limitada (Karavani et al., 2018; Ágreda et al., 2015; Morán-Ordóñez et al., 2020; Roces-Díaz et al., 2021), con resultados no concluyentes y con conclusiones limitadas por el sesgo del estudio geográfico (Bennett y Classen, 2020). Morera et al. (2022, 2024) estudiaron el impacto del cambio climático en la producción total de especies de setas y en cinco especies específicas de alto interés socioeconómico, utilizando modelos basados en aprendizaje automático. Sin embargo, estos no proporcionan información espacialmente explícita sobre el valor de los PFNM derivados de la productividad total de las especies de setas comercializables, ni utilizan los escenarios y modelos climáticos más actualizados.

Para abordar este desafío, es fundamental contar con series de datos a largo plazo y fiables sobre la productividad de los hongos, lo que puede permitir comprender y predecir mejor los efectos del cambio climático en su productividad y en los servicios ecosistémicos asociados. La naturaleza estocástica de los patrones de fructificación de los hongos resalta la necesidad de herramientas que integren múltiples predictores y reflejen las complejas relaciones no lineales entre estas variables y la productividad fúngica. En este contexto, los modelos de aprendizaje automático (ML) son cada vez más utilizados para predecir atributos ecológicos y socioeconómicos en ecosistemas naturales (Thessen, 2016; Christin et al., 2019). En particular, los modelos basados en el algoritmo de bosque aleatorio han demostrado ser efectivos para estimar la productividad de los hongos (Morera et al., 2021).

## 2. Objetivos

En este estudio estimamos la productividad actual media de hongos en los pinares de Cataluña y como el cambio climático les puede afectar. Para ello, utilizamos la base de datos de productividad de hongos más extensa del mundo y modelos de *machine learning* entrenados con variables meteorológicas. Las estimaciones



futuras se hicieron en función de dos escenarios de concentraciones atmosféricas de CO<sub>2</sub> que combinan las trayectorias socioeconómicas y las trayectorias de concentración de gases de efecto invernadero para el siglo XXI, a saber, SSP2-4.5 y SSP5-8.5.

### 3. Metodología

#### 2.1 Área de estudio y diseño experimental

El estudio se llevó a cabo en Cataluña, en el oeste de la cuenca mediterránea. En ella, se trabajó en una red de 130 parcelas de muestreo permanente de 10 x 10 m, que se extiende a través de los pinares de Cataluña y que cubre un amplio gradiente bioclimático, a saber, la región subalpina, montana, supra- y meso-mediterránea.

Las parcelas se muestrearon semanalmente durante la época de mayor fructificación de setas en la región de estudio (desde junio a julio) entre 1997 y 2023. En cada parcela se recogieron todas las especies de setas comercializables (ver listado a continuación) y se llevaron al laboratorio para ser pesadas en húmedo. La biomasa anual se obtuvo agregando la producción semanal de cada una de las parcelas. Más información sobre el diseño de muestreo se puede encontrar en Martínez de Aragón et al. (2007).

El listado de especies comercializables en Cataluña considerado en este estudio fue:

1. *Amanita caesarea* (Scop.) Pers.
2. *Boletus aereus* Bull.
3. *Boletus edulis* Bull.
4. *Boletus erythropus* Pers.
5. *Boletus pinophilus* Pil. & Derm.
6. *Cantharellus cibarius* Fr.
7. *Craterellus lutescens* (Fr.) Fr.
8. *Ganoderma lucidum* (Leyss) P. Karst.
9. *Hydnum albidum* Peck
10. *Hydnum repandum* L.
11. *Hydnum rufescens* Pers.
12. *Hygrophorus agathosmus* (Fr.) Fr.
13. *Hygrophorus eburneus* (Bull.) Fr.
14. *Hygrophorus latitabundus* Britz.
15. *Hygrophorus russula* (Sch.) Quél.
16. *Lactarius deliciosus* (L.) S. F. Gray
17. *Lactarius deliciosus* (L.) S. F. Gray x *Hypomyces lateritius*
18. *Lactarius deterrimus* Gröger
19. *Lactarius sanguifluus* (Paul.) Fr.



20. *Lactarius semisanguifluus* Heim & Lecl.
21. *Lactarius vinosus* Quél.
22. *Macrolepiota procera* (Scop.) Sing.
23. *Russula cyanoxantha* (Sch.) Fr.
24. *Suillus luteus* (L.) Roussel.
25. *Suillus variegatus* (Swartz) Rich. & Roze.
26. *Tricholoma portentosum* (Fr.) Quél.
27. *Tricholoma terreum* (Sch.) Kumm.
28. *Tricholoma triste* (Scop.) Quél.

## 2.2 Modelización de la producción de setas comercializables

Desarrollamos un modelo de productividad de setas comercializables utilizando el algoritmo de *random forest* con el paquete de R “ranger” (Wright y Ziegler, 2017). Estos modelos son ideales para capturar relaciones ecológicas no lineales entre múltiples predictores, lo que los hace útiles para predecir un recurso que a menudo está influenciado por procesos aparentemente aleatorios. Los modelos se centraron en estimar la productividad anual por hectárea en función de la precipitación mensual y la temperatura máxima media mensual de agosto a noviembre. La selección de variables para los modelos se basó en varios criterios: su importancia según la disminución de la impureza en los nodos del random forest, la correlación de Spearman entre los predictores y el conocimiento previo sobre factores climáticos relevantes (Morera et al., 2021, 2022, 2024).

Para generar los predictores climáticos, se utilizó la información meteorológica interpolada y corregida según la altitud, a partir de datos diarios proporcionados por la Agencia Estatal de Meteorología (AEMET), empleando el paquete de R “meteoland” (De Cáceres et al., 2018). Finalmente, los datos se agregaron mensualmente para usar en el modelo.

El ajuste de hiper-parámetros se llevó a cabo mediante optimización bayesiana, utilizando validación cruzada ambiental con diez particiones, para minimizar el error cuadrático medio (RMSE) de las predicciones. Los hiper-parámetros ajustados incluyeron el número de variables seleccionadas aleatoriamente en cada división (“mtry”), el tamaño mínimo de los nodos terminales (“min.node.size”) y el número de árboles generados (“num.trees”).

Finalmente, evaluamos el modelo en función de su precisión predictiva y de la consistencia ecológica de los patrones detectados. A través de gráficos de dependencia parcial, identificamos relaciones clave entre los predictores climáticos y la productividad específica de cada especie, verificando su coherencia con estudios previos.

## 2.3 Estimación de la productividad histórica y futura

Para estimar la productividad actual y futura de productividad de setas comercializables se proyectó el modelo entrenado sobre las condiciones meteorológicas anuales entre 1994 y 2100 en los pinares de Cataluña con una resolución de 2.5 km<sup>2</sup>. Luego, se calculó la media de cada pixel para el periodo histórico (1994-2023) y dos periodos futuros (2024-2060 y 2061-2100). Comparamos dos escenarios de concentraciones atmosféricas de CO<sub>2</sub> previstas, que combinan



las Trayectorias Socioeconómicas Compartidas (*Shared Socioeconomic Pathways*, SSP) y las Trayectorias de Concentración Representativa (*Representative Concentration Pathways*, RCP) para el siglo XXI: SSP2-4.5 y SSP5-8.5. El escenario SSP2-4.5 representa un desarrollo moderado con políticas de mitigación climática de alcance medio, mientras que el SSP5-8.5 describe un escenario de alto desarrollo económico basado en un uso intensivo de combustibles fósiles, con acciones de mitigación limitadas.

Calculamos las condiciones meteorológicas históricas mediante interpolación y corrección altitudinal de los registros diarios históricos (1994-2023) procedentes de las estaciones meteorológicas de la Agencia Estatal de Meteorología (AEMET) en Cataluña, con una resolución de 2.5 km, utilizando el paquete de R "meteoland" (v. 2.0.0) (De Cáceres et al., 2018). Posteriormente, agregamos los datos meteorológicos de temperatura media y precipitación acumulada a escala mensual.

Las condiciones climáticas futuras (2024-2100) se estimaron a partir de los datos meteorológicos diarios proyectados por el modelo EC-Earth3-CC (Döscher et al., 2022), perteneciente a la sexta fase del *Coupled Model Intercomparison Project* (CMIP6). La selección de este modelo se realizó, en parte, basándonos en la evaluación cualitativa de los modelos CMIP6 para la región mediterránea realizada por Palmer et al. (2023). Para corregir los sesgos de las proyecciones diarias del modelo EC-Earth3-CC, utilizamos los registros meteorológicos históricos de las estaciones de la AEMET en Cataluña y aplicamos un método de mapeo cuartílico multivariado (Cannon, 2018) mediante el paquete de R "MBC" (v. 0.10-6) (Cannon, 2023). A continuación, interpolamos y corregimos altitudinalmente los datos diarios de temperatura media y precipitación a una resolución de 2.5 km utilizando el paquete "meteoland" (De Cáceres et al., 2018).

#### 4. Resultados

La relación entre los predictores climáticos y la productividad de setas comercializables mostró, de manera general, que un aumento de la precipitación mensual (durante el periodo de fructificación de setas) resulta en un aumento de la productividad, mientras que un aumento de la temperatura media mensual disminuye la productividad. Además, la importancia de la precipitación es mayor a la de la temperatura en su conjunto, representando hasta un ~60% y un ~40%, respectivamente, según el modelo entrenado (Figura 1).

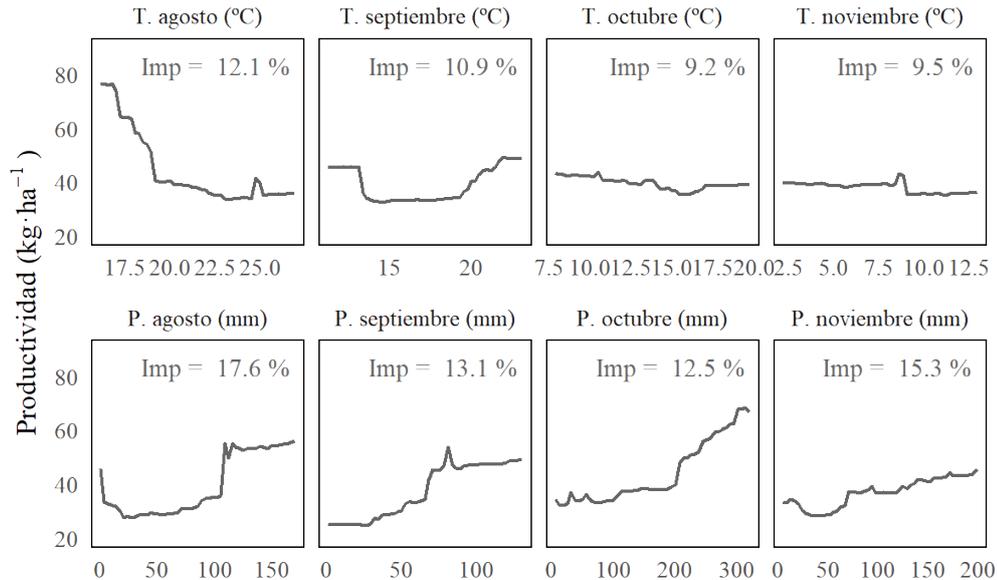


Figura 1. Relación entre los predictores climáticos del modelo y la productividad anual de setas comercializables ( $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ ). Los predictores climáticos son la temperatura media mensual (T.) de los meses de agosto, septiembre, octubre y noviembre y la precipitación acumulada mensual (P.) de los meses de agosto, septiembre, octubre y noviembre. “Imp.” Muestra la importancia relativa de cada predictor según el modelo de random forest entrenado.

Las estimaciones actuales de productividad anual de setas comercializables muestra valores de entre  $\sim 20$  y  $\sim 80$   $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$  (con una mediana de  $30$   $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ , y una media de  $\sim 35$   $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ ) en los pinares de Cataluña (Figura 2 y 3). Esto representa producción anual media de  $>200$  toneladas de setas comercializables en los pinares de Cataluña.

Vimos, de manera general, que las zonas situadas a mayor altitud muestran una mayor producción anual de setas comercializables, mientras que esta disminuye al disminuir la altitud. También, que los bosques costeros de la provincia de Girona son más productivos que los bosques costeros de las provincias de Barcelona o Tarragona (Figura 2).

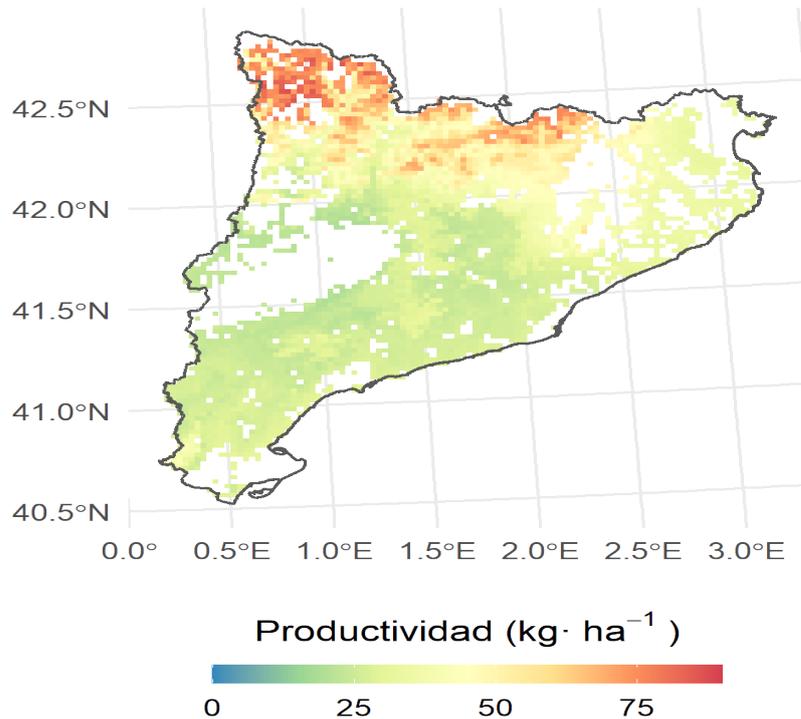


Figura 2. Estimación espacialmente explícita de la producción anual de setas comercializables ( $\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1}$ ) de los pinares de Cataluña, según los modelos de random forest entrenados. Resolución de  $2.5 \text{ km}^2$ .

Por lo que respecta al análisis de la productividad futura de setas comercializables, vimos que las tendencias serán diferentes en función del escenario de cambio climático (Figura 3 y 4). En el escenario SSP2-4.5, se podría esperar un aumento de la producción total media de setas de unas 40 toneladas al año (lo que equivale a un aumento del  $\sim 15\%$ ), al comparar la producción media de los periodos 2040-2070 y 2071-2100. Por lo contrario, bajo SSP5-8.5 estimamos que habría una disminución media de 12 toneladas de setas al año (equivalente a una pérdida total del  $\sim 5\%$ ). Estos cambios en la producción de setas comercializables no son iguales a través de todo el territorio. En el escenario SSP2-4.5, aunque el aumento es generalizado a través del territorio (llegando hasta un aumento de  $15 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$  al año), algunos puntos situados en el Pirineo y en el macizo de los Ports (Sur de Cataluña) presentan una disminución de la producción. Por otra parte, en el escenario SSP5-8.5, se registró una disminución de la producción en la mayoría de los pinares de Cataluña con valores máximos en el Pirineo (superando pérdidas de más de  $10 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$  al año). De todas formas, en el escenario SSP5-8.5 también se encontraron zonas donde habrá un aumento de la producción anual.

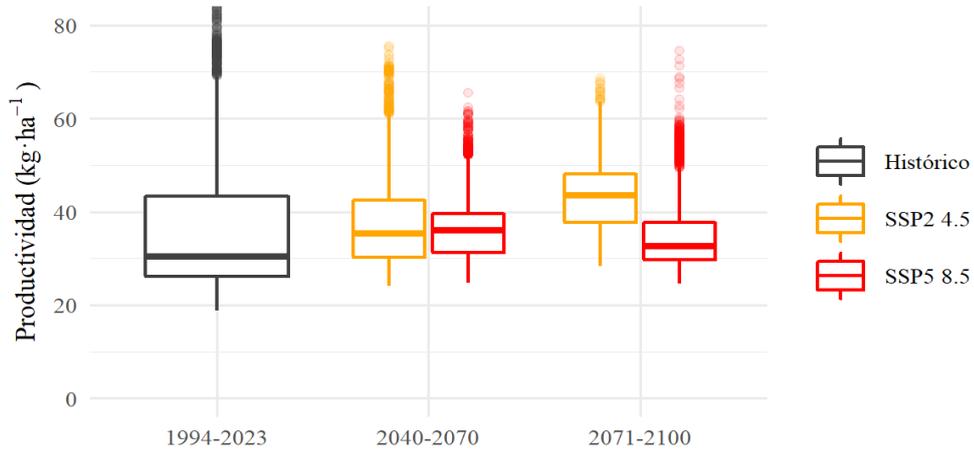


Figura 3. Diagrama de caja con la productividad histórica y futura (según los escenarios SSP2-4.5 y SSP5-8.5) en los pinares de Cataluña.

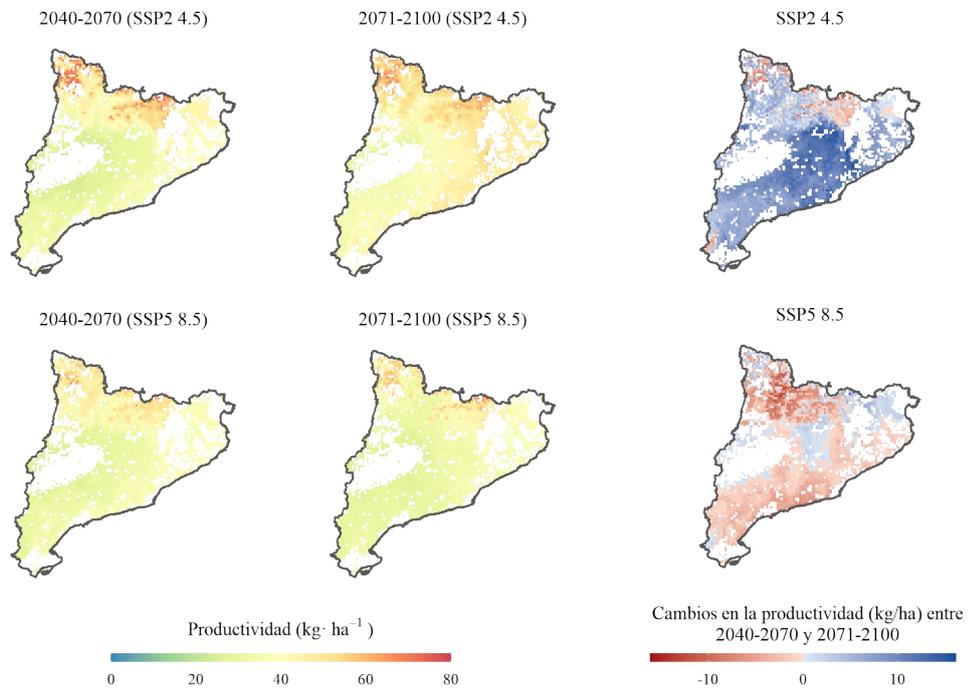


Figura 4. Estimación de la producción anual de setas comercializables futuras en los pinares de Cataluña para los periodos 2040-2070 y 2071-2100, y las diferencias entre ambos periodos, bajo diferentes escenarios de cambio climático (SSP2-4.5 y SSP5-8.5). Resolución 2.5 km

2

## 5. Discusión

Este estudio se fundamenta en un conjunto de datos que comprende más de 20 años de registros específicos sobre la abundancia de macrohongos, abordando cuestiones críticas identificadas por Hao et al. (2020), tales como la limitada disponibilidad de datos, los desafíos en la identificación taxonómica y las dificultades asociadas con la extrapolación a nuevos entornos. La aplicación de una metodología sistemática y estandarizada, implementada en más de 100



parcelas permanentes, permite modelar con precisión y analizar patrones complejos de productividad de setas, contribuyendo al avance del conocimiento en este campo.

Vimos que el cambio climático afectará a la producción de setas a través de los pinares de Cataluña, difiriendo según diferentes escenarios de cambio climático. Esto proporciona información valiosa tanto a los científicos como a los gestores forestales para el estudio, comprensión y conservación de los ecosistemas forestales y los servicios ecosistémicos proporcionados por los hongos, y puede ser una herramienta para la toma de decisiones de gestión forestal en un contexto del cambio climático. Los cambios en los patrones de fructificación de los hongos tienen un impacto directo en la provisión de servicios ecosistémicos como por ejemplo en la calidad del servicio ecosistémico sociocultural vinculado a la recogida de los hongos que puede llevar incluso a un colapso causado por el exceso de recolectores en ciertos puntos, que pueden ocasionar molestias a los propietarios forestales y locales (Górriz-Mifsud et al., 2017).

Los modelos de random forest ofrecen información sobre las conexiones entre la productividad específica de las especies y las condiciones ambientales. Han sido ampliamente evaluados para analizar las relaciones entre diferentes variables y determinar su relevancia (Gregorutti et al., 2017). No obstante, una adecuada selección de las variables del modelo es fundamental para garantizar resultados fiables (Hanberry, 2024). Estas herramientas se han aplicado en múltiples áreas de la ecología, como la estimación de biomasa (Kaveh et al., 2023), el análisis de la distribución de especies (Valavi et al., 2021) y los estudios genómicos (Brieuc et al., 2018). Aunque los modelos de aprendizaje automático no permiten identificar directamente variables cercanas que puedan reflejar relaciones causales entre la productividad de los hongos y las condiciones del entorno, son muy eficaces para explorar relaciones complejas (Archer y Kimes, 2008). Esto resulta especialmente relevante en ecosistemas mediterráneos, donde la productividad fúngica está profundamente influenciada por cambios climáticos a corto plazo (Alday et al., 2017; Garcia-Barreda et al., 2020; Karavani et al., 2018; Morera et al., 2021). La capacidad de estos modelos para manejar una amplia gama de predictores permite un ajuste más detallado y preciso.

Este estudio proporciona información complementaria a los patrones espacialmente explícitos identificados por Morera et al. (2021) y De-Miguel et al. (2014) en la misma área de investigación, donde se observó que la mayor productividad de hongos totales, comestibles y comercializables se concentra en las zonas subalpinas y montañosas. Nuestros resultados revelan que los patrones espaciales de las especies comercializables pueden variar significativamente dentro de la misma región. Además, las diferencias en el valor socioeconómico asociado a cada especie subrayan la necesidad de realizar estudios específicos por especie para desarrollar políticas de conservación y gestión que incluyan hongos comestibles. Además, el impacto encontrado del cambio climático sobre los hongos que producen setas comercializables coincide con otros estudios realizados en diferentes partes del mundo en relación con la distribución de especies (Wei et al., 2021; Guo y Rundel, 1997), la diversidad (Steidinger et al. 2020; Van Nuland et al., 2023), la fenología (Diez et al. 2013; Kausarud et al. 2008) y la productividad (Karavani et al. 2018; Morera et al. 2022 y 2023) de los macrohongos.

Este tipo de investigaciones puede abordar diversos aspectos de interés desde una perspectiva socioeconómica. Identificar las áreas con mayor fructificación de



hongos puede ser una herramienta clave para que los gestores forestales y responsables de la formulación de políticas reconozcan la relevancia de los hongos comestibles y fomenten la creación de actividades económicas rentables en zonas rurales (Bonet et al., 2014). Además, la información sobre la productividad de los hongos (oferta) complementa los estudios sobre la demanda de estos productos (Voces et al., 2012), por lo que es esencial comprender cómo la oferta de especies específicas de hongos podría verse afectada por escenarios de cambio climático, con el fin de planificar adecuadamente el futuro de este sector económico.

Evaluar el impacto del cambio climático sobre otros productos forestales madereros y no madereros, también puede ser importante a la hora de crear estrategias de adaptación al cambio climático que favorezcan a un conjunto más amplio de productos forestales. La creación de escenarios consistentes de expansión y retroceso de las masas forestales (Benito Garzón et al., 2008) también ayudaría a crear escenarios futuros de productividad más precisos, ya que los cambios en la superficie de bosques se relaciona directamente con las áreas donde pueden fructificar especies de hongos comercializables. De hecho, los bosques que podrían formarse a mayores altitudes en el futuro tienen el potencial de albergar la diversidad que actualmente se encuentra en los bosques existentes a esas altitudes. Algunas especies que fructifican principalmente en zonas altas y que, según las proyecciones, verán reducida significativamente su fructificación debido al cambio climático (por ejemplo, *Boletus edulis* o *Tricholoma portentosum* según Morera et al. (2024)), podrían encontrar un nuevo nicho donde desarrollarse.

## 6. Conclusiones

Este estudio indica que el impacto del cambio climático sobre las setas comercializables dependerá del escenario de desarrollo socioeconómico que suceda en el futuro. La evolución del régimen de temperaturas y precipitaciones marcará los patrones de producción. En un escenario intermedio donde las tendencias socioeconómicas siguen un desarrollo moderado, acompañado de políticas climáticas que logran limitar las emisiones (SSP2-4.5) la producción de setas podría aumentar en la mayoría de los pinares de Cataluña, mientras que bajo un escenario de alto desarrollo económico impulsado por combustibles fósiles, con un crecimiento acelerado de las emisiones de gases de efecto invernadero (SSP5-8.5) se estima que la producción de setas disminuirá. Aun así, los patrones meteorológicos a pequeña escala determinarán cómo evolucionará la producción en cada punto. Esto da como resultado un mosaico complejo de impactos del cambio climático en la productividad en todo el paisaje dependiendo de las relaciones encontradas entre los impulsores meteorológicos. En pocas palabras, este estudio arroja luz sobre la necesidad de anticipar los posibles impactos del cambio global en la dinámica de los hongos, un elemento clave del funcionamiento de los ecosistemas forestales, y de implementar políticas de gestión orientadas a mantener el importante papel de la productividad de los hongos en la provisión de múltiples servicios ecosistémicos, incluida la mitigación y adaptación al cambio climático.

## 7. Agradecimientos

Este trabajo ha contado con el apoyo del proyecto FUNFORCHANGE con número de referencia PID2022-139558OB-I00 financiado por el Ministerio de Ciencia e Innovación, la Agencia Estatal de Investigación (MCIN/AEI/10.13039/501100011033)



y “ERDF A way of making Europe”.

## 8. Bibliografía

ALDAY, J.G., ET AL., 2017. Mushroom biomass and diversity are driven by different spatiotemporal scales along Mediterranean elevation gradients. *Sci. Rep.* 7 (1), 45824. <https://doi.org/10.1038/srep45824>

AGREDA, T., ET AL., 2016. Long-term monitoring reveals a highly structured interspecific variability in climatic control of sporocarp production. *Agric. For. Meteorol.* 223, 39–47. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2016.03.015>

ARCHER, K.J., KIMES, R.V., 2008. Empirical characterization of random forest variable importance measures. *Comp. Stat. Data Anal.* 52 (4), 2249–2260. <https://doi.org/10.1016/j.csda.2007.08.015>

BEDIA, J., HERRERA, S., CAMIA, A., ET AL., 2014. Forest fire danger projections in the Mediterranean using ENSEMBLES regional climate change scenarios. *Climatic Change* 122, 185–199. <https://doi.org/10.1007/s10584-013-1005-z>

BENITO GARZÓN, M., SÁNCHEZ DE DIOS, R., SAINZ OLLERO, H., 2008. Effects of climate change on the distribution of Iberian tree species. *Appl. Veg. Sci.* 11 (2), 169–178. <https://doi.org/10.3170/2008-7-18348>

BONET, J.A., ET AL., 2010. Modelling the production and species richness of wild mushrooms in pine forests of the Central Pyrenees in northeastern Spain. *Can. J. For. Res.* 40 (2), 347–356. <https://doi.org/10.1139/X09-198>

BONET, J.A., GONZÁLEZ-OLABARRIA, J.R., MARTÍNEZ DE ARAGÓN, J., 2014. Mushroom production as an alternative for rural development in a forested mountainous area. *J. Mt. Sci.* 11 (2), 535–543. <https://doi.org/10.1007/s11629-013-2877-0>

BRIEUC, M.S.O., WATERS, C.D., DRINAN, D.P., NAISH, K.A., 2018. A practical introduction to random forest for genetic association studies in ecology and evolution. *Mol. Ecol. Resour.* 18 (4), 755–766. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12773>

CANNON, A.J., 2018. Multivariate quantile mapping bias correction: an N-dimensional probability density function transform for climate model simulations of multiple variables. *Climate Dynamics*, 50(1), 31-49.

CANNON, A.J., 2013. MBC: Multivariate Bias Correction of Climate Model Outputs. R package version 0.10-6. <https://CRAN.R-project.org/package=MBC>



CEO, 2014. Omnibus de la Generalitat de Catalunya 2014–1.

CHRISTIN, S., HERVET, E., LECOMTE, N., 2019. Applications for deep learning in ecology. *Methods in Ecol. Evol.* 10 (10), 1632–1644. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13256>

DE CÁCERES, M., MARTIN-STPAUL, N., TURCO, M., CABON, A., GRANDA, V., 2018. Estimating daily meteorological data and downscaling climate models over landscapes. *Environmental Modelling & Software*, 108, 186–196. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2018.08.003>

DE-MIGUEL, S., ET AL., 2014. Impact of forest management intensity on landscape-level mushroom productivity: a regional model-based scenario analysis. *For. Ecol. Manag.* 330, 218–227. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.07.014>

DIEZ, J.M., JAMES, T.Y., MCMUNN, M., IBÁÑEZ, I., 2013. Predicting species-specific responses of fungi to climatic variation using historical records. *Global Change Biology*, 19(10), 3145–3154. <https://doi.org/10.1111/gcb.12278>

DÖSCHER, R., ACOSTA, M., ALESSANDRI, A., ANTHONI, P., ARSOUZE, T., ET AL., 2022. The EC-Earth3 Earth system model for the Coupled Model Intercomparison Project 6. *Geosci. Model Dev.*, 15, 2973–3020. <https://doi.org/10.5194/gmd-15-2973-2022>

GARCIA-BARREDA, S., ET AL., 2020. Variability and trends of black truffle production in Spain (1970–2017): linkages to climate, host growth, and human factors. *Agric. For. Meteorol.* 287, 107951. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2020.107951>

GÓRRIZ-MIFSUD, E., MARINI GOVIGLI, V., BONET, J.A., 2017. What to do with mushroom pickers in my forest? Policy tools from the landowners' perspective. *Land Use Policy* 63, 450–460. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2017.02.003>

GREGORUTTI, B., MICHEL, B., SAINT-PIERRE, P., 2017. Correlation and variable importance in random forests. *Stat. Comput.* 27 (3), 659–678. <https://doi.org/10.1007/s11222-016-9646-1>

GUO, Q., & RUNDEL, P. W., 1997. Measuring dominance and diversity in ecological communities: choosing the right variables. *J. Veg. Sci.* 8(3), 405–408. <https://doi.org/10.2307/3237331>

HANBERRY, B. B., 2024. Practical guide for retaining correlated climate variables



and unthinned samples in species distribution modeling, using random forests. *Eco. Inform.* 79, 102406. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2023.102406>

HAO, T., GUILLERA-ARROITA, G., MAY, T. W., LAHOZ-MONFORT, J. J., & ELITH, J., 2020. Using species distribution models for fungi. *Fungal Biol. Rev.* 34(2), 74–88. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2020.01.002>

KAUSERUD, H., STIGE, L. C., VIK, J. O., ØKLAND, R. H., HØILAND, K., & STENSETH, N. CHR., 2008. Mushroom fruiting and climate change. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 105(10), 3811–3814. <https://doi.org/10.1073/pnas.0709037105>

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

KAVEH, N., EBRAHIMI, A., ASADI, E., 2023. Comparative analysis of random forest, exploratory regression, and structural equation modeling for screening key environmental variables in evaluating rangeland above-ground biomass. *Eco. Inform.* 77, 102251. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2023.102251>

LIONELLO, P., & SCARASCIA, L., 2018. The relation between climate change in the Mediterranean region and global warming. *Reg. Environ. Change* 18, 1481–1493. <https://doi.org/10.1007/s10113-018-1290-1>

LINDNER, M., MAROSCHEK, M., NETHERER, S., KREMER, A., et al., 2010. Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *For. Ecol. Manage.* 259(4), 698–709.

MARTÍNEZ DE ARAGÓN, J., BONET, J. A., FISCHER, C. R., & COLINAS, C., 2007. Productivity of ectomycorrhizal and selected edible saprotrophic fungi in pine forests of the pre-Pyrenees mountains, Spain: Predictive equations for forest management of mycological resources. *For. Ecol. Manage.* 252(1–3), 239–256. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.06.040>

MARTÍNEZ DE ARAGÓN, J., RIERA, P., GIERGICZNY, M., & COLINAS, C., 2011. Value of wild mushroom picking as an environmental service. *For. Policy Econ.* 13(6), 419–424. <https://doi.org/10.1016/j.forpol.2011.05.003>

MORÁN-ORDOÑEZ, A., et al., 2021. Ecosystem services provision by Mediterranean forests will be compromised above 2°C warming. *Glob. Chang. Biol.* 27(18), 4210–4222. <https://doi.org/10.1111/gcb.15745>



MORERA, A., LEBLANC, H., MARTÍNEZ DE ARAGÓN, J., BONET, J. A., & DE-MIGUEL, S., 2024. Analysis of climate change impacts on the biogeographical patterns of species-specific productivity of socioeconomically important edible fungi in Mediterranean forest ecosystems. *Eco. Inform.* 81, 102557. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2024.102557>

MORERA, A., MARTÍNEZ DE ARAGÓN, J., BONET, J. A., LIANG, J., & DE-MIGUEL, S., 2021. Performance of statistical and machine learning-based methods for predicting biogeographical patterns of fungal productivity in forest ecosystems. *For. Ecosyst.* 8(1), 21. <https://doi.org/10.1186/s40663-021-00297-w>

MORERA, A., MARTÍNEZ DE ARAGÓN, J., DE CÁCERES, M., BONET, J. A., & DE-MIGUEL, S., 2022. Historical and future spatially-explicit climate change impacts on mycorrhizal and saprotrophic macrofungal productivity in Mediterranean pine forests. *Agric. For. Meteorol.* 319, 108918. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2022.108918>

PALAHÍ, M., et al., 2009. Effect of the inclusion of mushroom values on the optimal management of even-aged pine stands of Catalonia. *For. Ecol. Manage.* 55(6). <https://doi.org/10.1093/forestscience/55.6.503>

PALMER, T. E., MCSWEENEY, C. F., BOOTH, B. B. B., PRIESTLEY, M. D. K., et al., 2023. Performance-based sub-selection of CMIP6 models for impact assessments in Europe. *Earth Syst. Dynam.* 14(2), 457–483.

PEAY, K. G., KENNEDY, P. G., & TALBOT, J. M., 2016. Dimensions of biodiversity in the Earth mycobiome. *Nat. Rev. Microbiol.* 14(7), 434–447. <https://doi.org/10.1038/nrmicro.2016.59>

PEÑUELAS, J., SARDANS, J., FILELLA, I., ESTIARTE, M., et al., 2017. Impacts of global change on Mediterranean forests and their services. *Forests* 8(12), 463.

ROCES-DÍAZ, J. V., et al., 2021. Temporal changes in Mediterranean forest ecosystem services are driven by stand development, rather than by climate-related disturbances. *For. Ecol. Manage.* 480, 118623. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118623>

SÁNCHEZ-MARTÍNEZ, P., MENCUCCINI, M., GARCÍA-VALDÉS, R., HAMMOND, W. M., et al., 2023. Increased hydraulic risk in assemblages of woody plant species predicts spatial patterns of drought-induced mortality. *Nat. Ecol. Evol.* <https://doi.org/10.1038/s41559-023-02180-z>

STEIDINGER, B. S., BHATNAGAR, J. M., VILGALYS, R., TAYLOR, J. W., et al., 2020. Ectomycorrhizal fungal diversity predicted to substantially decline due to climate



changes in North American Pinaceae forests. *J. Biogeogr.* 47(3), 772–782. <https://doi.org/10.1111/jbi.13802>

THESEN, A., 2016. Adoption of machine learning techniques in ecology and Earth science. *One Ecosyst.* 1, e8621. <https://doi.org/10.3897/oneeco.1.e8621>

VALAVI, R., ELITH, J., LAHOZ-MONFORT, J. J., & GUILLERA-ARROITA, G., 2018. blockCV: An R package for generating spatially or environmentally separated folds for k-fold cross-validation of species distribution models. *Methods Ecol. Evol.* <https://doi.org/10.1111/2041-210x.13107>

VAN NULAND, M. E., DAWS, S. C., BAILEY, J. K., SCHWEITZER, J. A., et al., 2023. Above- and belowground fungal biodiversity of *Populus* trees on a continental scale. *Nat. Microbiol.* 8(12), 2406–2419. <https://doi.org/10.1038/s41564-023-01514-8>

WRIGHT, M. N., & ZIEGLER, A., 2017. ranger: A fast implementation of random forests for high dimensional data in C++ and R. *J. Stat. Softw.* 77(1). <https://doi.org/10.18637/jss.v077.i01>

### **Impacto del cambio climático sobre la diversidad de hongos mediterráneos**

MORERA, A. (1,2), MARTÍNEZ DE ARAGÓN, J. (2), BONET, J.A. (1,3), DE-MIGUEL, S. (1,2)

(1) Departamento de Ciencia e Ingeniería Forestal y Agrícola, Universitat de Lleida, Av. Alcalde Rovira Roure 191, 25198 Lleida, España.

(2) Centro de Ciencia y Tecnología Forestal de Cataluña, Ctra. Sant Llorenç de Morunys km 2, 25280 Solsona, España.

(3) Joint Research Unit CTFC – AGROTECNIO – CERCA, Ctra. Sant Llorenç de Morunys km 2, 25280 Solsona, España

### **Resumen**

La diversidad de macro-hongos es crucial para el funcionamiento de los ecosistemas, desempeñando un papel clave en el ciclo del carbono, las redes tróficas y la disponibilidad de agua. Sin embargo, las estimaciones espaciales de su diversidad son limitadas, en parte debido a la escasez de datos de abundancia. En este estudio, analizamos el impacto del cambio climático en la diversidad alfa (utilizando modelos de aprendizaje automático para estimar los números de Hill de orden 0, 1, 2) y beta (utilizando modelos generalizados de disimilitud) de macro-hongos en los pinares de Cataluña, utilizando bases de datos de biodiversidad fúngica, que incluyen indicadores de abundancia y bajo diferentes escenarios climáticos (RCP 4.5 y RCP 8.5). Encontramos que el cambio climático podría disminuir la diversidad alfa hasta un 10% en el RCP 8.5, especialmente en altitudes elevadas, mientras que el impacto sería casi inexistente en el escenario RCP 4.5. Contrariamente, la diversidad beta se verá más afectada en altitudes bajas. Además, los efectos variarían en función de los grupos tróficos, ya que el número de especies saprobias y su abundancia podrían llegar a aumentar en las cotas más



bajas. Estos resultados subrayan la vulnerabilidad de los macro-hongos al cambio climático y su potencial impacto en la biodiversidad del ecosistema.

### **Palabras clave**

Hongos, cambio global, servicios de ecosistemas, machine learning, biogeografía.

#### **1. Introducción**

El análisis de los patrones de diversidad de los hongos es crucial para comprender la biodiversidad terrestre a nivel global (Peay et al., 2016). Los hongos desempeñan funciones esenciales en los ecosistemas naturales, como el reciclaje de nutrientes y la formación de relaciones simbióticas, además de ser una importante fuente de alimentos y productos farmacéuticos que contribuyen al bienestar humano (Stokland et al., 2012; Mohan et al., 2014; IPBES, 2018). Sin embargo, los recientes cambios en el clima del planeta impulsados por actividades humanas están poniendo en riesgo su supervivencia (Mueller et al., 2022). Por eso, es fundamental predecir cómo el cambio climático afectará a las comunidades de hongos para anticipar posibles alteraciones en el funcionamiento de los ecosistemas y enfocar adecuadamente las acciones de conservación. Los macrohongos, aquellos con cuerpos fructíferos visibles (setas), tienen un valor añadido como proveedores de servicios eco-sistémicos culturales y de provisión (Martínez de Aragón et al., 2011).

La diversidad alfa y beta son métricas clave para analizar la organización espacial de las especies (Whittaker, 1960 & 1972). Recientemente, el análisis de grandes bases de datos ha permitido caracterizaciones más detalladas de la diversidad fúngica a escalas regionales y continentales (van der Linde et al., 2018; Talbot et al., 2014; Tedersoo et al., 2012; Steidinger et al., 2020; van Nuland et al., 2023). No obstante, existen pocos estudios sobre el impacto del cambio climático en la diversidad fúngica, lo que limita nuestra capacidad para prever sus efectos sobre el funcionamiento de los ecosistemas y los servicios que estos brindan.

El Mediterráneo, identificado como una región prioritaria para la conservación de la biodiversidad global (Brooks et al., 2006), se enfrenta a desafíos significativos debido al calentamiento global, que amenaza la estabilidad de sus ecosistemas forestales (Sánchez-Martínez et al., 2023). En esta región, los productos forestales no madereros, como las setas, han adquirido una gran relevancia económica y cultural (Boa, 2004; Schoenenberger-Arnaiz et al., 2017). Sin embargo, la fructificación de los macrohongos depende en gran medida de la disponibilidad de agua (Kalberer, 1985), lo que significa que el alargamiento de las sequías estivales y las modificaciones en el régimen de precipitaciones podrían alterar sus patrones de producción (Büntgen et al., 2015; Vogt-Schilb et al., 2022; Morera et al., 2022 y 2024). A pesar de que se han realizado estudios recientes sobre el impacto del cambio climático en la productividad fúngica (Karavani et al., 2018; Morera et al., 2022 y 2023), se sigue sabiendo poco sobre cómo este cambio climático afecta específicamente a la diversidad de macrohongos en los ecosistemas mediterráneos.

Las múltiples variables que la determinan la fructificación de los hongos requieren de técnicas avanzadas de análisis capaces de integrar relaciones no lineales (Morera et al., 2021). Pese a estos desafíos, los modelos basados en aprendizaje automático y disimilitud generalizada se han mostrado útiles para estimar con precisión la diversidad y composición de comunidades fúngicas. Sin embargo, la escasez de grandes bases de datos que registren la abundancia de hongos durante



todo el año dificulta los análisis espaciales y temporales (Hao et al., 2020). Aunque estudios previos han analizado la relación entre el clima y la diversidad fúngica utilizando herramientas moleculares (Tedersoo et al., 2013; Steidinger et al., 2020; van Nuland et al., 2023), pocos se han centrado en la abundancia de cuerpos fructíferos. Este enfoque permite estimaciones directas de la abundancia, facilita el muestreo repetido durante la temporada de fructificación y se centra en una fase crucial del ciclo de vida de los macrohongos, proporcionando una perspectiva única sobre su ecología y respuestas al cambio climático.

## 2. Objetivos

Este estudio busca responder dos preguntas clave para entender el impacto del cambio climático en las comunidades de macrohongos micorrícicos y saprobios en bosques mediterráneos: 1) ¿cuáles son los patrones biogeográficos actuales de diversidad alfa y beta de macrohongos según su producción de cuerpos fructíferos? y 2) ¿cómo impactará el cambio climático en la diversidad alfa y beta de macrohongos en términos espaciales? Para responder estas preguntas, utilizamos métodos avanzados, incluyendo predicciones basadas en algoritmos de random forest y modelos de disimilitud generalizada, junto con una de las mayores bases de datos disponibles sobre fructificación semanal de macrohongos.

## 3. Metodología

### 2.1 Diseño experimental y área de estudio

En este estudio, utilizamos un total de 100 parcelas de muestreo (10 x 10 m cada una) distribuidas aleatoriamente en pinares de *Pinus halepensis*, *P. sylvestris*, *P. pinaster*, *P. nigra* y *P. uncinata* situados en la región de Cataluña. Esta extensa red de parcelas abarca un amplio gradiente altitudinal (~300 a ~2000 m sobre el nivel del mar), lo que permitió incluir las regiones bioclimáticas más representativas del área de estudio: subalpina, montana, supra-mediterránea y meso-mediterránea. Las parcelas fueron monitoreadas semanalmente durante el período pico de fructificación de hongos en esta región, es decir, entre los meses de julio y diciembre, durante un periodo de 26 años (1997-2022). En cada parcela, se recolectaron todos los carpóforos presentes y, posteriormente, se pesaron para obtener la biomasa seca total de cada especie. La identificación taxonómica de los especímenes y su clasificación según su grupo funcional (micorrícicos o saprófitos) se realizaron con base en conocimiento experto y en literatura científica previa (Agerer, 2006; Hobbie y Agerer, 2010; Tedersoo et al., 2014).

### 2.2 Modelización

#### 2.2.1 Diversidad alfa

Se entrenaron tres modelos basados en el algoritmo de random forest (Breiman, 2001) para estimar la diversidad alfa (por año y por parcela de 100 m<sup>2</sup>) de especies macrofúngicas totales, micorrícicas y saprobias, respectivamente, en función de los Números de Hill ( $qD$ ) (Hill, 1973) de orden 0, 1 y 2. Los modelos de *random forest* no están sujetos a las suposiciones estadísticas tradicionales y son capaces de manejar un gran número de variables, identificando patrones complejos y no lineales en los datos. Estas características los hacen particularmente adecuados para analizar registros de fructificación macrofúngica (Morera et al., 2021).



Los modelos se obtuvieron calculando los Números de Hill a nivel de parcela. La riqueza (0D) y la abundancia (1D y 2D) se calcularon a partir del número de especies y de la biomasa seca (de los cuerpos fructíferos) registrada por especie, parcela y año. El entrenamiento de los modelos se realizó utilizando el paquete de R "ranger" (Wright y Ziegler, 2017).

La selección de variables predictivas se basó en estudios previos sobre la productividad macrofúngica en las mismas parcelas de muestreo (Morera et al., 2021, 2022, 2024). Estas incluyeron la precipitación mensual en agosto, septiembre, octubre y noviembre, así como la temperatura máxima media mensual en esos mismos meses. Dichas variables se calcularon a partir de datos interpolados, con corrección altitudinal y agrupación mensual de la precipitación y la temperatura media diaria, obtenidos de los registros de las estaciones meteorológicas del Servicio Meteorológico de Cataluña (SMC) y de la Agencia Estatal de Meteorología (AEMET), utilizando el paquete de R "meteoland" (De Cáceres et al., 2018).

La optimización de los hiperparámetros de cada modelo (el número de variables candidatas por división, el tamaño mínimo de los nodos terminales y el número de árboles a generar) se ajustó mediante un proceso de optimización bayesiana basada en modelos, diseñado para minimizar el error de predicción. Este proceso fue implementado con el paquete de R "mlr3mbo" (Kotlarski et al., 2014).

### 2.2.2 Diversidad beta

Se ajustaron tres modelos generalizados de disimilitud (GDM; Ferrier, 2002) para estimar la diversidad beta de especies macrofúngicas totales, micorrícicas y saprófitas, respectivamente. La diversidad beta permite calcular una medida de disimilitud entre puntos, basada en las diferencias biológicas entre pares de sitios (en este caso, las diferencias en la abundancia, en términos de biomasa seca, de los cuerpos fructíferos de las especies macrofúngicas muestreadas) y en función de las diferencias ecológicas entre ellos.

Los GDM se ajustaron utilizando el paquete de R "gdm" (Fitzpatrick et al., 2022). Los modelos se construyeron sin considerar la distancia geográfica entre los pares de puntos, con el objetivo de centrarse exclusivamente en las diferencias ambientales, ya que el componente espacial está ampliamente explicado por la temperatura y la precipitación en la región de estudio.

La selección de predictores ecológicos se basó en literatura existente sobre la fructificación macrofúngica en la región (Morera et al., 2021, 2022) y en la evaluación e interpretación ecológica de los resultados de los modelos. Esto llevó a la incorporación de la precipitación mensual acumulada entre agosto y noviembre y de la temperatura máxima promedio mensual en el mismo periodo. La derivación de estas variables se detalla en la sección 2.2.1 del presente documento.

Para cada predictor se utilizaron tres splines, siguiendo las recomendaciones de Mokány et al. (2022) y en base al conocimiento ecológico sobre hongos, ya que generalmente son suficientes para capturar los cambios no lineales a lo largo del gradiente del predictor.

## 2.3 Estimación del impacto del cambio climático sobre la diversidad

El impacto del cambio climático en la diversidad alfa y beta de macrohongos se mostró como la diferencia entre dos períodos temporales: la diversidad promedio de los períodos 2023-2060 y 2061-2100. Este impacto se estimó en los bosques actuales (considerando su área constante en el tiempo) de pino dentro del área de

estudio, incluyendo rodales puros de *Pinus halepensis*, *P. sylvestris*, *P. pinaster*, *P. nigra* y *P. uncinata*, así como rodales mixtos de *P. halepensis* y *P. nigra*, y de *P. sylvestris* y *P. nigra*, según lo descrito en los mapas de hábitats CORINE (Moss y Wyatt, 1994) y con una resolución de 1 km.

Para estimar el impacto del cambio climático en la diversidad alfa se calculó solo para los píxeles donde se detectaron tendencias estadísticamente significativas (para el periodo 2023-2100) mediante la prueba de Mann-Kendall (Mann, 1945). Este cálculo se realizó con el paquete de R "Kendall" (McLeod, 2011). Los cambios en la diversidad beta se calcularon a partir de las diferencias entre las posiciones relativas (calculadas desde la posición media en cada período) en el espacio euclidiano definido por los tres ejes principales de un análisis de componentes principales de la matriz de composición de la comunidad.

Las estimaciones anuales de diversidad se realizaron a partir de proyecciones meteorológicas futuras. Los datos meteorológicos diarios futuros se obtuvieron de la iniciativa EURO-CORDEX (Kotlarski et al., 2014), con una resolución inicial de 11 km. Se seleccionaron simulaciones basadas en dos modelos de circulación general (GCMs) y tres modelos regionales de clima (RCMs), según los criterios descritos por Fargeon et al. (2020) en un área adyacente y utilizados por Morera et al. (2022, 2023) en la misma región de estudio. Para cada combinación de GCM y RCM (Apéndice S1: Tabla S1), se compararon dos escenarios de emisiones de gases de efecto invernadero: RCP 4.5 y RCP 8.5.

Las proyecciones diarias de precipitación y temperatura máxima se ajustaron y corrigieron por sesgo para alcanzar una resolución final de 1 km, teniendo en cuenta la topografía y el período de referencia 1990-2005. Este ajuste se realizó utilizando el paquete de R "meteoland" (De Cáceres et al., 2018), y los datos a nivel mensual se agruparon posteriormente para coincidir con la escala de los predictores utilizados en los modelos de diversidad.

## 4. Resultados

### 3.1 Diversidad alfa

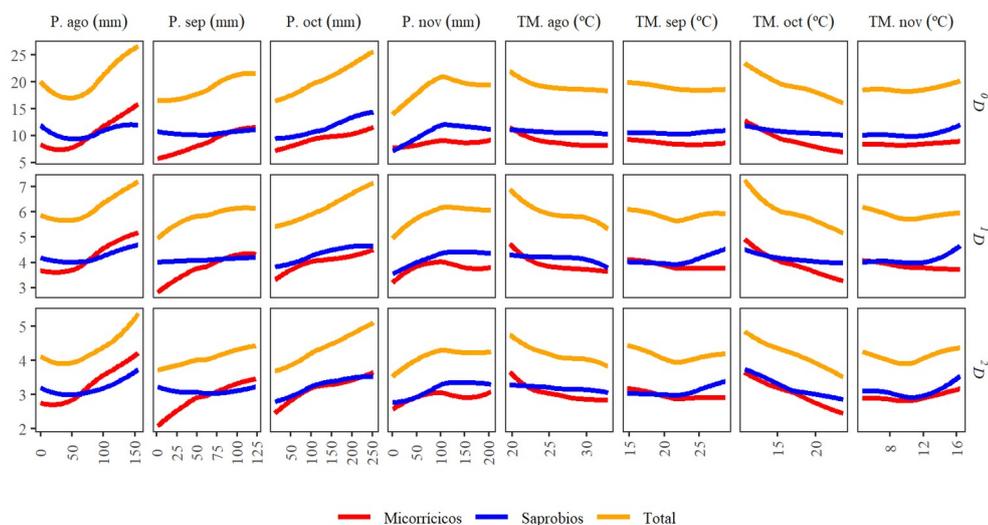


Figura 1. Gráficos de dependencia parcial entre la diversidad alfa y los predictores



del modelo ( ${}^0D$ ,  ${}^1D$ ,  ${}^2D$ ) para hongos totales, micorrízicos y saprófitos. Los predictores mostrados son la precipitación mensual ( $P$ ) (mm) y la temperatura máxima media ( $TM$ ) ( ${}^{\circ}C$ ) para los meses de agosto (ago), septiembre (sep), octubre (oct) y noviembre (nov). Los rangos de los predictores están restringidos al rango de los datos muestreados.

La importancia relativa de las variables del modelo indicó que los predictores de  ${}^0D$  relacionados con la precipitación fueron más relevantes que aquellos asociados con la temperatura. Estas diferencias fueron evidentes tanto para el total de especies como para las especies micorrízicas y saprobias. Sin embargo, a medida que aumentaba el valor de  $q$ , esta diferencia se volvía menos notable. Comparando entre micorrízicas y saprobias, en el caso de las especies micorrízicas, la importancia de los predictores relacionados con la precipitación disminuyó a medida que avanzaba el año (siendo la precipitación de agosto más importante que la de septiembre, y así sucesivamente). Por el contrario, para las especies saprobias ocurrió lo contrario (Figura 2).

La magnitud del impacto del cambio climático sobre la diversidad alfa de macrohongos varió entre los grupos micorrízicos y saprobios, según la medida de abundancia relativa, la región bioclimática y los escenarios de cambio climático. En general, el impacto del cambio climático en  ${}^0D$ ,  ${}^1D$  y  ${}^2D$  bajo el escenario RCP 8.5 será mayor que bajo RCP 4.5, donde será casi inexistente. Además, para  ${}^1D$  y  ${}^2D$  se estima que, bajo el escenario RCP 8.5, los cambios estadísticamente significativos abarcarán una mayor extensión territorial en comparación con  ${}^0D$  (Figura 3).

Bajo el escenario RCP 4.5, el impacto del cambio climático sobre la diversidad alfa de macrohongos no será estadísticamente significativo en general en ninguna región bioclimática. Únicamente se prevé una disminución del 1.4% en la diversidad alfa anual ( ${}^1D$ ) de especies micorrízicas en la región subalpina y un aumento del 3.5% en la  ${}^1D$  anual de especies saprobias en la región supra-mediterránea (Tabla 1). El análisis espacial explícito también reveló que la diversidad alfa de macrohongos no se verá afectada en la mayor parte del territorio bajo RCP 4.5. Solo algunos puntos en altitudes más elevadas (particularmente para el total de especies y especies micorrízicas) podrían experimentar una disminución en su diversidad alfa. Por otro lado, algunos puntos en altitudes más bajas (principalmente en las regiones supra- y meso-mediterráneas) podrían mostrar un aumento en la diversidad alfa de especies saprobias (Figura3).

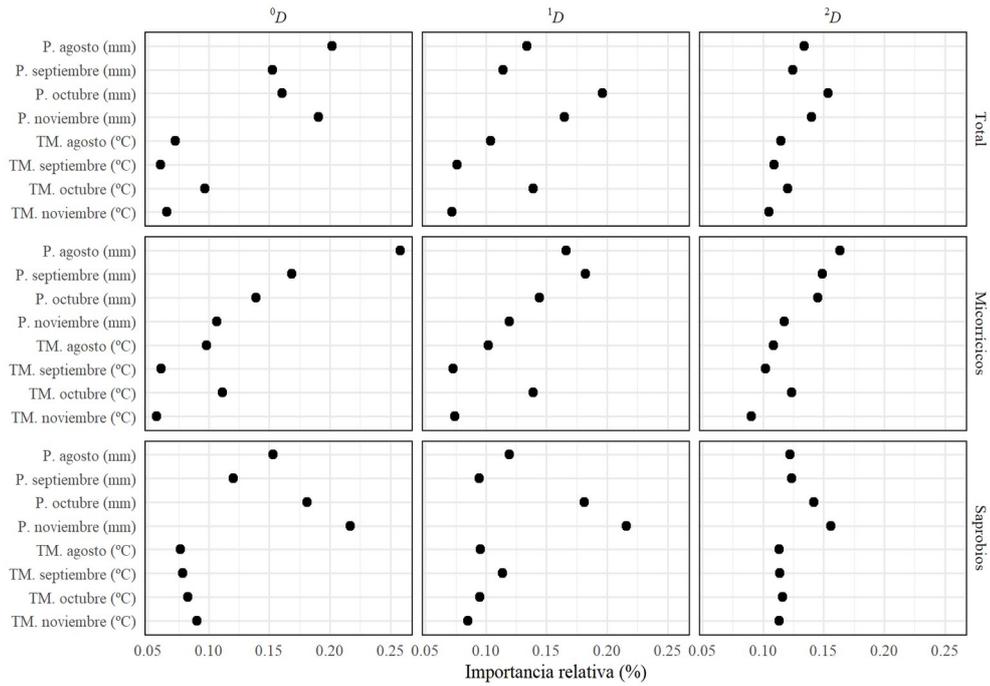


Figura 2. Importancia relativa de los predictores del modelo de random forest para estimar la diversidad alfa de los grupos de especies totales, micorrízicas y saprófitas. Se muestran los predictores de precipitación (P.) y temperatura máxima media (TM.).

Tabla 1. Cambios en la diversidad alfa (%) entre los periodos 2023-2060 y 2061-2100 bajo RCP 4.5 y RCP 8.5 a través de diferentes regiones bioclimáticas (RB), a saber, subalpina (B), montana (C), supra-Mediterránea (G) y meso-Mediterránea (H). Los valores NA corresponden a tendencias no estadísticamente significativas según el test de Mann-Kendall para la diversidad alfa anual en el periodo 2023-2100.

RCP 4.5			RCP 8.5		
<sup>0</sup> D	<sup>1</sup> D	<sup>2</sup> D	<sup>0</sup> D	<sup>1</sup> D	<sup>2</sup> D
NA	NA	NA	-9.8	-11.1	-11.8
NA	NA	NA	-10.7	-9.2	-10.6
NA	NA	NA	-7.3	-10.5	-12.3
NA	NA	NA	NA	-9.0	-09.5
NA	-1.4	NA	-11.7	-14.9	-12.8
NA	NA	NA	-13.9	-13.2	-11.3
NA	NA	NA	-10.6	-12.2	-11.4
NA	NA	NA	-5.8	-8.6	-7.3
NA	NA	NA	-6.2	-5.4	-4.9



NA	NA	NA	NA	NA	NA
NA	0.035	NA	NA	1.2	5.1
NA	NA	NA	NA	NA	8.1

En contraste, bajo el escenario RCP 8.5, el impacto del cambio climático sobre la diversidad alfa de macrohongos será más severo y generalizado a lo largo del territorio. Específicamente, para el total de especies y las especies micorrícicas, la diversidad alfa disminuirá de manera estadísticamente significativa en todas las regiones bioclimáticas (con algunas excepciones mencionadas en la Tabla 1), mientras que, para las especies saprobias, podría aumentar en algunas regiones de menor altitud.

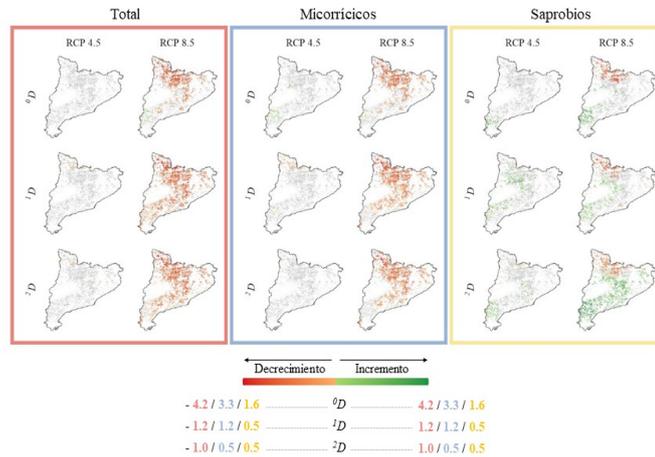


Figura 3. Cambios futuros en la diversidad alfa total, de micorrícicas y de saprobias de macrohongos. Los valores relativos (%) se estimaron según las diferencias entre los valores promedio de diversidad alfa (números de Hill de orden 0, 1 y 2, respectivamente) de los períodos 2023-2060 y 2061-2100. Las áreas grises representan cambios que no son estadísticamente significativos según la prueba de Mann-Kendall. Las proyecciones futuras bajo los escenarios RCP 4.5 y 8.5 se obtuvieron promediando la productividad fúngica espacialmente explícita en cada uno de los pares GCM-RCM.

### 3.2 Diversidad beta

La evaluación de los GDM para el total de especies, las especies micorrícicas y las saprobias mostró tanto similitudes como diferencias en las funciones spline y en la disimilitud entre pares de puntos a lo largo del gradiente climático muestreado (Figura 4).

Las variables relacionadas con la precipitación indicaron un cambio rápido en la



disimilitud de los grupos de especies con pequeñas variaciones en la precipitación en el extremo más seco del gradiente, alcanzando finalmente un punto de saturación en el extremo más húmedo. Observamos que este punto de saturación se alcanzó más rápidamente en septiembre, octubre y noviembre (>~50 mm de precipitación) en comparación con agosto (>~150 mm de precipitación). Este patrón se observó tanto para el total de especies como para los hongos micorrícicos y saprobios, aunque no con la misma intensidad (Figura 4). Es importante destacar que el mayor efecto en la disimilitud fue causado por la precipitación en septiembre y octubre para el total de especies y las micorrícicas, mientras que para las saprobias el impacto más significativo se debió a la precipitación en agosto y noviembre (valores más altos en el eje y de la Figura 4 indican una mayor importancia del predictor en la determinación de la disimilitud en los modelos).

La función *spline* para las variables de temperatura máxima mostró patrones diferentes en comparación con las de precipitación. Observamos que los mayores cambios en la disimilitud se encontraban en los extremos del rango de temperaturas muestreadas (en el extremo inferior y/o superior, dependiendo de la variable). Para la temperatura de septiembre y noviembre, la disimilitud entre pares de puntos aumentó en el extremo más frío del gradiente muestreado. Por otro lado, para la temperatura de agosto, los mayores cambios se observaron en el extremo más cálido del gradiente. En contraste, para la temperatura de octubre, los cambios en la disimilitud ocurrieron en ambos extremos del gradiente. Aunque las formas de las relaciones fueron similares entre el total de especies y los grupos micorrícicos y saprobios, la magnitud (importancia) de los cambios no lo fue (Figura 4).

En general, las variables relacionadas con la precipitación señalaron un cambio en la disimilitud de los grupos de especies en niveles bajos de precipitación dentro del rango muestreado, alcanzando finalmente un punto de saturación. Esto sugiere que niveles más altos de precipitación no alteran significativamente la disimilitud entre los grupos. Sin embargo, para la precipitación en agosto, el punto de saturación es más difícil de alcanzar, requiriendo 150 mm en comparación con cantidades menores en otros meses. Es destacable que, aunque las tasas de cambio general para estos predictores de precipitación son similares entre el total de especies y los grupos micorrícicos, las especies saprobias muestran ligeras divergencias. Para septiembre y octubre, las saprobias presentan las tasas de cambio más bajas según el rango de precipitación, mientras que en noviembre muestran un mayor

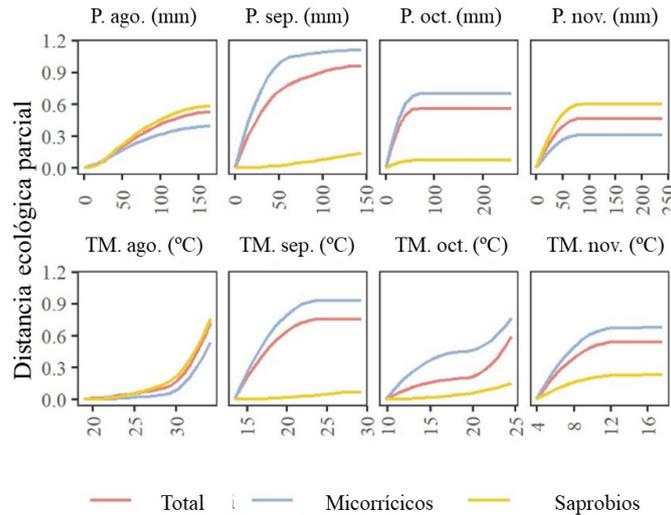


Figura 4. Cambios futuros en la diversidad alfa total, de micorrícicas y de saprobias de macrohongos. Los valores absolutos se estimaron según las diferencias entre los valores promedio de diversidad alfa (números de Hill de orden 0, 1 y 2, respectivamente) de los periodos 2023-2060 y 2061-2100. Las áreas grises representan cambios que no son estadísticamente significativos según la prueba de Mann-Kendall. Las proyecciones futuras bajo los escenarios RCP 4.5 y 8.5 se obtuvieron promediando la productividad fúngica espacialmente explícita en cada uno de los pares GCM-RCM.

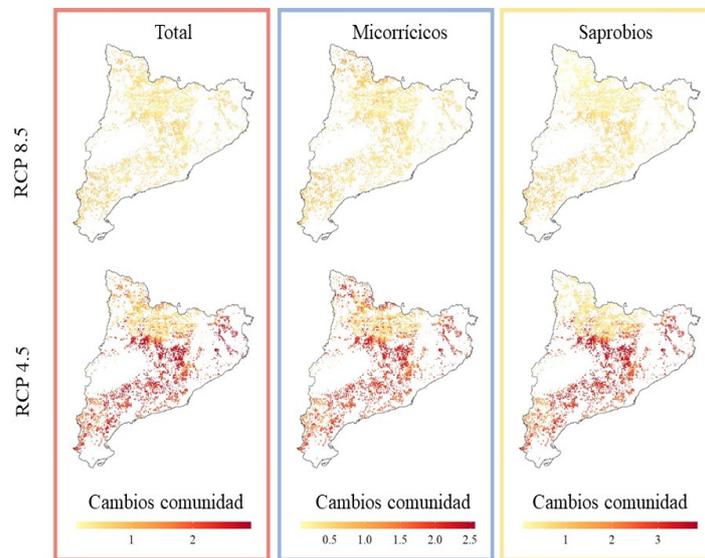


Figura 5. Efecto espacialmente explícito del cambio climático en la composición de las comunidades de macrohongos bajo los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5. Los valores reflejan el cambio en la comunidad entre los periodos 2023-2060 y 2061-2100, basado en la distancia entre la posición de cada píxel en ambos periodos dentro del espacio tridimensional definido por los tres primeros ejes de PCA de las predicciones del modelo de disimilitud generalizada, ponderados por el porcentaje de varianza explicado por cada eje. Los rangos de valores para cada grupo de hongos (total,

micorrícicos y saprobios) no son comparables para determinar la magnitud del cambio.

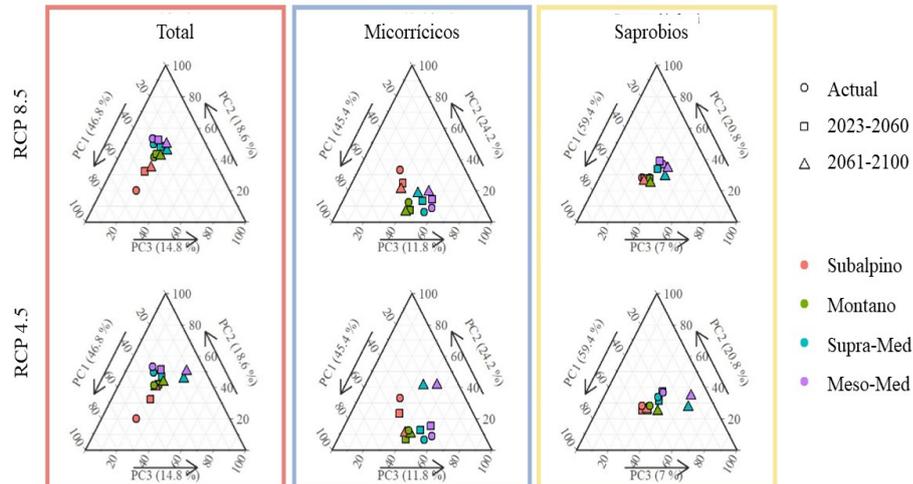


Figura 6. Cambios promedio en la composición de la comunidad de macrohongos bajo los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5, según la región bioclimática. Los puntos muestran los cambios en las comunidades de macrohongos entre los períodos 2023-2060 y 2061-2100, basados en la posición relativa dentro del espacio tridimensional descrito por los tres primeros ejes de PCA de las predicciones del modelo de disimilitud generalizada. También se muestra, como referencia, la posición promedio actual de la composición de la comunidad de macrohongos.

Observamos que la composición de las comunidades se verá afectada por el cambio climático, aunque este impacto variará según el territorio, el estilo de vida de las especies y el escenario de cambio climático considerado. En términos generales, los cambios serán mayores bajo el escenario RCP 8.5 en comparación con RCP 4.5. Bajo RCP 4.5, el impacto del cambio climático será menor en la región montana, tanto para el total de especies como para las especies micorrícicas, en comparación con otras regiones bioclimáticas. Por otro lado, bajo RCP 8.5, la región montana seguirá siendo la menos afectada, seguida de la región subalpina, mientras que las regiones supra- y meso-mediterráneas serán las más impactadas.

En el caso de las comunidades de especies saprobias, la región subalpina será la menos afectada, y el impacto aumentará progresivamente hacia altitudes más bajas, tanto bajo el escenario RCP 4.5 como bajo el RCP 8.5. El análisis espacial explícito también reveló que, dentro de una misma región bioclimática, el impacto del cambio climático variará ligeramente entre diferentes áreas (Figuras 5).

Asimismo, identificamos que, debido al impacto del cambio climático, la composición de las comunidades de macrohongos en cada región bioclimática tiende a volverse más similar, en diferentes grados dependiendo del escenario



climático, a la de la región bioclimática "vecina" en el rango altitudinal (Figura 6).

## 5. Discusión

Basado en un conjunto de datos único con más de 20 años de registros de abundancia específica de macrohongos, este estudio aborda desafíos clave planteados por Hao et al. (2020), como la escasez de datos, la identificación de taxones y la extrapolación a nuevos entornos. La metodología sistemática y consistente empleada en más de 100 parcelas de monitoreo permite modelar y comprender patrones complejos de biodiversidad. Los hallazgos son relevantes para científicos y tomadores de decisiones, destacando la necesidad de incluir a los macrohongos en los objetivos de biodiversidad global en los próximos años (Cao, Wu y Yu, 2021).

Nuestros resultados muestran que el cambio climático afectará la diversidad de los macrohongos y sus patrones biogeográficos. Sin embargo, es importante destacar que estos cambios variarán a lo largo del paisaje y dependiendo del escenario de cambio climático, y que existen diferencias clave entre la respuesta de los hongos micorrícicos y saprobios a los mismos factores climáticos. Si bien existen diferencias importantes entre estos grupos, los patrones generales de impacto del cambio climático sobre la diversidad alfa y beta son consistentemente más fuertes cuando las emisiones de gases de efecto invernadero son más altas. Bajo el escenario RCP 4.5, moderar las emisiones de gases de efecto invernadero permite evitar impactos significativos del cambio climático sobre los macrohongos y sus funciones asociadas en los ecosistemas forestales. En contraste, bajo el escenario RCP 8.5, se espera que la mayoría de los ecosistemas experimenten cambios significativos (tanto pérdidas como ganancias) en la diversidad de macrohongos como un efecto directo del cambio climático. En este escenario, la pérdida de diversidad alfa y beta será generalizada en toda el área de estudio. Los macrohongos son un componente significativo de la biodiversidad terrestre, por lo que la pérdida de su diversidad conlleva una pérdida local medible de biodiversidad eco-sistémica y variabilidad genética (Exposito-Alonso et al., 2022), así como un impacto en las cadenas tróficas terrestres (ya que el micelio fúngico es una fuente importante de carbono en varias cadenas alimentarias del suelo y los cuerpos fructíferos de los hongos pueden servir como una fuente de alimento importante para vertebrados grandes). También tiene implicaciones directas en la pérdida de servicios eco-sistémicos culturales, como la recolección de setas (Martínez de Aragón et al., 2011). El impacto del cambio climático encontrado sobre las especies de macrohongos coincide con otros estudios realizados en diferentes partes del mundo en relación con la distribución de especies (Wei et al., 2021; Guo y Rundel, 1997), la diversidad (Steidinger et al. 2020; Van Nuland et al., 2023), la fenología (Diez et al. 2013; Kausarud et al. 2008) y la productividad (Karavani et al. 2018; Morera et al. 2022 y 2023) de los macrohongos. En cuanto a la diversidad específicamente, Steidinger et al. (2020) observaron una disminución en la riqueza y abundancia de hongos ectomicorrícicos en zonas más frías, mientras que se vio un posible aumento en las regiones más cálidas de pinares en América del Norte, coincidiendo con nuestros resultados. En contraste, Van Nuland et al. (2023) encontraron una disminución generalizada de la diversidad de hongos ectomicorrícicos en los bosques de *Populus* en Estados Unidos, siendo la disminución más pronunciada en áreas más cálidas. Esto sugiere que el impacto del cambio climático sobre la diversidad de especies fúngicas puede variar según la especie hospedadora.



Aunque la respuesta general al cambio climático es consistente, el impacto en la diversidad de los macrohongos variará según el grupo trófico. Esta variabilidad resalta que las especies responderán al cambio climático según sus características ecológicas y tróficas (Querejeta et al., 2021; Mekala y Polepongu, 2019). Específicamente, las regiones donde se espera que la diversidad alfa se vea más afectada por el cambio climático tienden a mostrar disminuciones en los hongos micorrícicos, mientras que en las regiones de altitud más baja (supra- y meso-mediterráneo) los saprobios proyectan un aumento moderado. En las regiones subalpinas bajo el escenario RCP 8.5, ambas especies experimentarán caídas en la diversidad alfa, pero los hongos micorrícicos sufrirán un impacto más severo. En cuanto a la diversidad beta, los saprobios experimentarán cambios más significativos en la composición de la comunidad en las regiones de altitud baja en comparación con las más altas. En cambio, el impacto sobre las especies micorrícicas será menos pronunciado a través de las altitudes, aunque las regiones bajas seguirán siendo más afectadas. Estas diferencias podrían reflejar las diversas estrategias que los hongos adoptan para adaptarse a los factores de estrés ambiental a lo largo de los gradientes climáticos, aunque se necesitan más estudios experimentales para separar los factores directos de los indirectos, como las variaciones en el tamaño de los cuerpos fructíferos.

Determinar si el impacto del cambio climático sobre la diversidad total de especies de macrohongos varía a lo largo de un gradiente altitudinal resulta un desafío. Esto contrasta con los resultados observados en otros organismos, como las plantas, donde los mayores cambios se producen en las zonas de menor altitud (Bertrand et al., 2011; Saatkamp et al., 2023). En el caso de los macrohongos, esto podría deberse a que en la región mediterránea se esperan mayores cambios en precipitación y temperatura en altitudes más elevadas (Kotlarski et al., 2012), ya que la fructificación de los macrohongos está estrechamente relacionada con las condiciones meteorológicas (Morera et al., 2021). Sin embargo, es crucial considerar los requerimientos ecológicos de cada especie (en este caso, los grupos tróficos), ya que esta tendencia altitudinal no es uniforme para todas las especies.

Además, es importante destacar las diferencias en el impacto del cambio climático sobre la diversidad alfa y beta a lo largo del gradiente altitudinal, ya que se observaron patrones distintos. El impacto más significativo sobre la diversidad beta se encuentra en las regiones de menor altitud. Por lo tanto, se puede concluir que, aunque en las zonas supra- y meso-mediterráneas las pérdidas en riqueza y abundancia serán menores, la composición de especies cambiará considerablemente. Estos cambios en la composición de las comunidades no solo están determinados por la productividad total de las especies (o la productividad específica de cada especie), sino también por el recambio de especies dentro de la comunidad. Esto sugiere que, en altitudes más bajas (con menor diversidad alfa), los cambios en la composición comunitaria serán consecuencia del reemplazo de unas especies por otras. Esto podría implicar mayores cambios en el funcionamiento de los ecosistemas en estas áreas, ya que las comunidades más diversas tienden a mantener un mayor funcionamiento a lo largo del tiempo gracias a la rotación de especies dominantes complementarias (Allan et al., 2011). Sin embargo, también se ha propuesto que la riqueza de especies podría ser más relevante para el funcionamiento del ecosistema que el recambio de especies (Albrecht et al., 2021). Esta dicotomía subraya la necesidad de comprender mejor cómo los cambios en las comunidades de hongos afectan al funcionamiento y la salud de los ecosistemas (Egli, 2011). El recambio de especies también sugiere que



los cambios en productividad reportados en estudios previos (Karavani et al., 2017; Morera et al., 2022) no solo están relacionados con variaciones en el rendimiento de las especies presentes, sino también con la posible sustitución de especies con diferente biomasa de cuerpos fructíferos.

Los patrones de impacto del cambio climático sobre la diversidad de macrohongos coinciden con los cambios observados en la productividad de estos organismos, tal como indican Morera et al. (2022) en la misma región de estudio. Esta coincidencia se debe a la influencia similar que tienen las variables meteorológicas sobre la diversidad y la productividad. En general, la fructificación de los macrohongos se ve favorecida por un aumento en las precipitaciones durante los meses de fructificación. Por el contrario, las temperaturas extremas (ya sean altas al inicio o bajas al final del período de fructificación) resultan perjudiciales para la proliferación de los macrohongos. Además, observamos que las áreas con mayor diversidad alfa coinciden con aquellas de mayor productividad. Aunque no se haya estudiado a fondo, esta relación sugiere una conexión positiva entre diversidad y productividad, algo que también se ha observado en otras comunidades biológicas (Grace et al., 2016; Liang et al., 2016).

## 6. Conclusiones

Nuestros hallazgos indican que el cambio climático afectará la diversidad de macrohongos en los ecosistemas forestales mediterráneos, con efectos más pronunciados bajo escenarios de calentamiento global extremo en comparación con escenarios más moderados. Esto resalta la posibilidad de mitigar los impactos sobre los macrohongos y los servicios ecosistémicos que ofrecen mediante la reducción de emisiones de gases de efecto invernadero. Los efectos del cambio climático sobre la riqueza y abundancia de macrohongos (diversidad alfa) difieren de los efectos sobre la composición de la comunidad (diversidad beta): las mayores reducciones en la diversidad alfa se esperan en elevaciones más altas, mientras que los cambios más significativos en la diversidad beta se prevén en elevaciones más bajas. Estos patrones sugieren que los cambios en la diversidad de macrohongos no solo se deben a la pérdida y disminución en la abundancia de especies, sino también al recambio de especies. Además, el impacto del cambio climático varía entre los grupos tróficos de los macrohongos. Aunque se proyecta una disminución en la diversidad alfa de especies micorrícicas y saprobias en mayores elevaciones, se espera que la diversidad alfa de las especies saprobias aumente en altitudes más bajas. Estos cambios en la riqueza, abundancia y composición de las comunidades, junto con las respuestas diferenciadas entre los estilos de vida de los macrohongos, sugieren alteraciones importantes en la diversidad funcional y en el funcionamiento de los ecosistemas a lo largo del gradiente altitudinal de los bosques mediterráneos. Este estudio pone de relieve las profundas implicaciones del cambio climático para los macrohongos y los ecosistemas mediterráneos, subrayando la necesidad de desarrollar herramientas de gestión y políticas ambientales que permitan adaptarse y mitigar estos efectos.

## 7. Agradecimientos

Este trabajo ha contado con el apoyo del proyecto FUNFORCHANGE con número de referencia PID2022-139558OB-I00 financiado por el Ministerio de Ciencia e Innovación, la Agencia Estatal de Investigación (MCIN/AEI/10.13039/501100011033) y “ERDF A way of making Europe”.



## 8. Bibliografía

AGERER, R. (2006). Fungal relationships and structural identity of their ectomycorrhizae. *Mycological Progress*, 5(2), 67–107. <https://doi.org/10.1007/s11557-006-0505-x>

ALBRECHT, J., PETERS, M. K., BECKER, J. N., BEHLER, C., CLASSEN, A., ENSSLIN, A., FERGER, S. W., GEBERT, F., GERSCHLAUER, F., HELBIG-BONITZ, M., KINDEKETA, W. J., KÜHNEL, A., MAYR, A. V., NJOVU, H. K., PABST, H., POMMER, U., RÖDER, J., RUTTEN, G., SCHELLENBERGER COSTA, D., ... SCHLEUNING, M. (2021). Species richness is more important for ecosystem functioning than species turnover along an elevational gradient. *Nature Ecology & Evolution*, 5(12), 1582–1593. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01550-9>

ALLEN, M. F. (2007). Mycorrhizal Fungi: Highways for Water and Nutrients in Arid Soils. *Vadose Zone Journal*, 6(2), 291–297. <https://doi.org/10.2136/vzj2006.0068>

BERTRAND, R., LENOIR, J., PIEDALLU, C., RIOFRÍO-DILLON, G., DE RUFFRAY, P., VIDAL, C., PIERRAT, J.-C., & GÉGOUT, J.-C. (2011). Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature*, 479(7374), 517–520. <https://doi.org/10.1038/nature10548>

BREIMAN, L. (2001). Random Forests. *Machine Learning*, 45, 5–32. <https://doi.org/https://doi.org/10.1023/A:1010933404324>

BÜNTGEN, U., EGLI, S., GALVÁN, J. D., DIEZ, J. M., ALDEA, J., LATORRE, J., & MARTÍNEZ-PEÑA, F. (2015). Drought-induced changes in the phenology, productivity and diversity of Spanish fungi. *Fungal Ecology*, 16, 6–18. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2015.03.008>

CAO, Y., WU, G., & YU, D. (2021). Include macrofungi in biodiversity targets. *Science*, 372(6547), 1160–1160. <https://doi.org/10.1126/science.abj5479>

CBD. (2020). Update of the zero draft of the post-2020 global biodiversity framework. [www.cbd.int/doc/c/3064/749a/0f65ac7f9def86707f4eaefa/post2020-prep-02-01-en.pdf](http://www.cbd.int/doc/c/3064/749a/0f65ac7f9def86707f4eaefa/post2020-prep-02-01-en.pdf)

DE CÁCERES, M., MARTIN-STPAUL, N., TURCO, M., CABON, A., & GRANDA, V. (2018). Estimating daily meteorological data and downscaling climate models over landscapes. *Environmental Modelling & Software*, 108, 186–196. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2018.08.003>

DIEZ, J. M., JAMES, T. Y., MCMUNN, M., & IBÁÑEZ, I. (2013). Predicting species-specific responses of fungi to climatic variation using historical records. *Global*



Change Biology, 19(10), 3145–3154. <https://doi.org/10.1111/gcb.12278>

EGLI, S. (2011). Mycorrhizal mushroom diversity and productivity—an indicator of forest health? *Annals of Forest Science*, 68(1), 81–88. <https://doi.org/10.1007/s13595-010-0009-3>

EXPOSITO-ALONSO, M., BOOKER, T. R., CZECH, L., GILLESPIE, L., HATELEY, S., KYRIAZIS, C. C., LANG, P. L. M., LEVENTHAL, L., NOGUES-BRAVO, D., PAGOWSKI, V., RUFFLEY, M., SPENCE, J. P., TORO ARANA, S. E., WEIß, C. L., & ZESS, E. (2022). Genetic diversity loss in the Anthropocene. *Science*, 377(6613), 1431–1435. <https://doi.org/10.1126/science.abn5642>

FARGEON, H., PIMONT, F., MARTIN-STPAUL, N., DE CACERES, M., RUFFAULT, J., BARBERO, R., & DUPUY, J.-L. (2020). Projections of fire danger under climate change over France: where do the greatest uncertainties lie? *Climatic Change*, 160(3), 479–493. <https://doi.org/10.1007/s10584-019-02629-w>

FERRIER, S. (2002). Mapping Spatial Pattern in Biodiversity for Regional Conservation Planning: Where to from Here? *Systematic Biology*, 51(2), 331–363. <https://doi.org/10.1080/10635150252899806>

FITZPATRICK, M., MOKANY, K., MANION, G., NIETO-LUGILDE, D., & FERRIER, S. (2022). gdm: Generalized Dissimilarity Modeling (1.5.0-9.1). <https://cran.r-project.org/package=gdm>

GRACE, J. B., ANDERSON, T. M., SEABLOOM, E. W., BORER, E. T., ADLER, P. B., HARPOLE, W. S., HAUTIER, Y., HILLEBRAND, H., LIND, E. M., PÄRTEL, M., BAKKER, J. D., BUCKLEY, Y. M., CRAWLEY, M. J., DAMSCHEN, E. I., DAVIES, K. F., FAY, P. A., FIRN, J., GRUNER, D. S., HECTOR, A., ... SMITH, M. D. (2016). Integrative modelling reveals mechanisms linking productivity and plant species richness. *Nature*, 529(7586), 390–393. <https://doi.org/10.1038/nature16524>

GUO, Q., & RUNDEL, P. W. (1997). Measuring dominance and diversity in ecological communities: choosing the right variables. *Journal of Vegetation Science*, 8(3), 405–408. <https://doi.org/10.2307/3237331>

HAO, T., GUILLERA-ARROITA, G., MAY, T. W., LAHOZ-MONFORT, J. J., & ELITH, J. (2020). Using Species Distribution Models For Fungi. *Fungal Biology Reviews*, 34(2), 74–88. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2020.01.002>

HILL, M. O. (1973). Diversity and Evenness: A Unifying Notation and Its Consequences. *Ecology*, 54(2), 427–432. <https://doi.org/10.2307/1934352>



HOBBIE, E. A., & AGERER, R. (2010). Nitrogen isotopes in ectomycorrhizal sporocarps correspond to belowground exploration types. *Plant and Soil*, 327(1–2), 71–83. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-0032-z>

IPBES. (2018). The IPBES regional assessment report on biodiversity and ecosystem services for Europe and Central Asia. Secretariat of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services.

KALBERER, P. P. (1985). Influence of the depth of the casing layer on the water extraction from casing soil and substrate by the sporophores, on the yield and on the dry matter content of the fruit bodies of the first three flushes of the cultivated mushroom, *Agaricus bisporus*. *Scientia Horticulturae*, 27(1–2), 33–43. [https://doi.org/10.1016/0304-4238\(85\)90052-4](https://doi.org/10.1016/0304-4238(85)90052-4)

KARAVANI, A., DE CÁCERES, M., MARTÍNEZ DE ARAGÓN, J., BONET, J. A., & DEMIGUEL, S. (2018). Effect of climatic and soil moisture conditions on mushroom productivity and related ecosystem services in Mediterranean pine stands facing climate change. *Agricultural and Forest Meteorology*, 248, 432–440. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.10.024>

KAUSERUD, H., STIGE, L. C., VIK, J. O., ØKLAND, R. H., HØILAND, K., & STENSETH, N. CHR. (2008). Mushroom fruiting and climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(10), 3811–3814. <https://doi.org/10.1073/pnas.0709037105>

KOTLARSKI, S., BOSSHARD, T., LÜTHI, D., PALL, P., & SCHÄR, C. (2012). Elevation gradients of European climate change in the regional climate model COSMO-CLM. *Climatic Change*, 112(2), 189–215. <https://doi.org/10.1007/s10584-011-0195-5>

KOTLARSKI, S., KEULER, K., CHRISTENSEN, O. B., COLETTE, A., DÉQUÉ, M., GOBIET, A., GOERGEN, K., JACOB, D., LÜTHI, D., VAN MEIJGAARD, E., NIKULIN, G., SCHÄR, C., TEICHMANN, C., VAUTARD, R., WARRACH-SAGI, K., & WULFMAYER, V. (2014). Regional climate modeling on European scales: a joint standard evaluation of the EURO-CORDEX RCM ensemble. *Geoscientific Model Development*, 7(4), 1297–1333. <https://doi.org/10.5194/gmd-7-1297-2014>

LIANG, J., CROWTHER, T. W., PICARD, N., WISER, S., ZHOU, M., ALBERTI, G., SCHULZE, E.-D., MCGUIRE, A. D., BOZZATO, F., PRETZSCH, H., DE-MIGUEL, S., PAQUETTE, A., HÉRAULT, B., SCHERER-LORENZEN, M., BARRETT, C. B., GLICK, H. B., HENGEVELD, G. M., NABUURS, G.-J., PFAUTSCH, S., ... REICH, P. B. (2016). Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Science*, 354(6309). <https://doi.org/10.1126/science.aaf8957>

MANN, H. B. (1945). Nonparametric Tests Against Trend. *Econometrica*, 13(3), 245. <https://doi.org/10.2307/1907187>



MARTÍNEZ DE ARAGÓN, J., BONET, J. A., FISCHER, C. R., & COLINAS, C. (2007). Productivity of ectomycorrhizal and selected edible saprotrophic fungi in pine forests of the pre-Pyrenees mountains, Spain: Predictive equations for forest management of mycological resources. *Forest Ecology and Management*, 252(1–3), 239–256. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.06.040>

MARTÍNEZ DE ARAGÓN, J., RIERA, P., GIERGICZNY, M., & COLINAS, C. (2011). Value of wild mushroom picking as an environmental service. *Forest Policy and Economics*, 13(6), 419–424. <https://doi.org/10.1016/j.forpol.2011.05.003>

MCLEOD, A. I. (2011). Kendall: Kendall rank correlation and Mann-Kendall trend test. R package version 2.2. <https://cran.r-project.org/package=Kendall>

MEKALA, S., & POLEPONGU, S. (2019). Impact of Climate Change on Soil Microbial Community. In *Plant Biotic Interactions* (pp. 31–41). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-26657-8\\_3](https://doi.org/10.1007/978-3-030-26657-8_3)

MOHAN, J. E., COWDEN, C. C., BAAS, P., DAWADI, A., FRANKSON, P. T., HELMICK, K., HUGHES, E., KHAN, S., LANG, A., MACHMULLER, M., TAYLOR, M., & WITT, C. A. (2014). Mycorrhizal fungi mediation of terrestrial ecosystem responses to global change: mini-review. *Fungal Ecology*, 10, 3–19. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2014.01.005>

MOKÁNY, K., WARE, C., WOOLLEY, S. N. C., FERRIER, S., & FITZPATRICK, M. C. (2022). A working guide to harnessing generalized dissimilarity modelling for biodiversity analysis and conservation assessment. *Global Ecology and Biogeography*, 31(4), 802–821. <https://doi.org/10.1111/geb.13459>

MORERA, A., LEBLANC, H., MARTÍNEZ DE ARAGÓN, J., BONET, J. A., & DE-MIGUEL, S. (2024). Analysis of climate change impacts on the biogeographical patterns of species-specific productivity of socioeconomically important edible fungi in Mediterranean forest ecosystems. *Ecological Informatics*, 81, 102557. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2024.102557>

MORERA, A., MARTÍNEZ DE ARAGÓN, J., BONET, J. A., LIANG, J., & DE-MIGUEL, S. (2021). Performance of statistical and machine learning-based methods for predicting biogeographical patterns of fungal productivity in forest ecosystems. *Forest Ecosystems*, 8(1), 21. <https://doi.org/10.1186/s40663-021-00297-w>

MORERA, A., MARTÍNEZ DE ARAGÓN, J., DE CÁCERES, M., BONET, J. A., & DE-MIGUEL, S. (2022). Historical and future spatially-explicit climate change impacts on mycorrhizal and saprotrophic macrofungal productivity in Mediterranean pine forests. *Agricultural and Forest Meteorology*, 319, 108918.



<https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2022.108918>

MOSS, D., & WYATT, B. K. (1994). The CORINE biotopes project: a database for conservation of nature and wildlife in the European community. *Applied Geography*, 14(4), 327–349. [https://doi.org/10.1016/0143-6228\(94\)90026-4](https://doi.org/10.1016/0143-6228(94)90026-4)

MUELLER, G. M., CUNHA, K. M., MAY, T. W., ALLEN, J. L., WESTRIP, J. R. S., CANTEIRO, C., COSTA-REZENDE, D. H., DRECHSLER-SANTOS, E. R., VASCO-PALACIOS, A. M., AINSWORTH, A. M., ALVES-SILVA, G., BUNGARTZ, F., CHANDLER, A., GONÇALVES, S. C., KRISAI-GREILHUBER, I., IRŠĚNAITĚ, R., JORDAL, J. B., KOSMANN, T., LENDEMER, J., ... DAHLBERG, A. (2022). What Do the First 597 Global Fungal Red List Assessments Tell Us about the Threat Status of Fungi? *Diversity*, 14(9), 736. <https://doi.org/10.3390/d14090736>

PEAY, K. G., KENNEDY, P. G., & TALBOT, J. M. (2016). Dimensions of biodiversity in the Earth mycobiome. *Nature Reviews Microbiology*, 14(7), 434–447. <https://doi.org/10.1038/nrmicro.2016.59>

QUEREJETA, J. I., SCHLAEPPI, K., LÓPEZ-GARCÍA, Á., ONDOÑO, S., PRIETO, I., VAN DER HEIJDEN, M. G. A., & DEL MAR ALGUACIL, M. (2021). Lower relative abundance of ectomycorrhizal fungi under a warmer and drier climate is linked to enhanced soil organic matter decomposition. *New Phytologist*, 232(3), 1399–1413. <https://doi.org/10.1111/nph.17661>

SAATKAMP, A., ARGAGNON, O., NOBLE, V., FINOCCHIARO, M., & MEINER, E. (2023). Climate change impacts on Mediterranean vegetation are amplified at low altitudes. *Global Ecology and Biogeography*, 32(7), 1113–1126. <https://doi.org/10.1111/geb.13682>

STEIDINGER, B. S., BHATNAGAR, J. M., VILGALYS, R., TAYLOR, J. W., QIN, C., ZHU, K., BRUNS, T. D., & PEAY, K. G. (2020). Ectomycorrhizal fungal diversity predicted to substantially decline due to climate changes in North American Pinaceae forests. *Journal of Biogeography*, 47(3), 772–782. <https://doi.org/10.1111/jbi.13802>

STOKLAND, J. N., SIITONEN, J., & JONSSON, B. G. (2012). *Biodiversity in Dead Wood*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139025843>

TALBOT, J. M., BRUNS, T. D., TAYLOR, J. W., SMITH, D. P., BRANCO, S., GLASSMAN, S. I., ERLANDSON, S., VILGALYS, R., LIAO, H.-L., SMITH, M. E., & PEAY, K. G. (2014). Endemism and functional convergence across the North American soil mycobiome. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(17), 6341–6346. <https://doi.org/10.1073/pnas.1402584111>

TEDERSOO, L., NAADEL, T., BAHRAM, M., PRITSCH, K., BUEGGER, F., LEAL, M.,



KÕLJALG, U., & PÕLDMAA, K. (2012). Enzymatic activities and stable isotope patterns of ectomycorrhizal fungi in relation to phylogeny and exploration types in an afro-tropical rain forest. *New Phytologist*, 195(4), 832–843. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04217.x>

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>

TU, Q., YUAN, M., HE, Z., DENG, Y., XUE, K., WU, L., HOBBIE, S. E., REICH, P. B., & ZHOU, J. (2015). Fungal Communities Respond to Long-Term CO<sub>2</sub> Elevation by Community Reassembly. *Applied and Environmental Microbiology*, 81(7), 2445–2454. <https://doi.org/10.1128/AEM.04040-14>

VAN DER LINDE, S., SUZ, L. M., ORME, C. D. L., COX, F., ANDREAE, H., ASI, E., ATKINSON, B., BENHAM, S., CARROLL, C., COOLS, N., DE VOS, B., DIETRICH, H.-P., EICHHORN, J., GEHRMANN, J., GREBENC, T., GWEON, H. S., HANSEN, K., JACOB, F., KRISTÖFEL, F., ... BIDARTONDO, M. I. (2018). Environment and host as large-scale controls of ectomycorrhizal fungi. *Nature*, 558(7709), 243–248. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0189-9>

VAN NULAND, M. E., DAWS, S. C., BAILEY, J. K., SCHWEITZER, J. A., BUSBY, P. E., & PEAY, K. G. (2023). Above- and belowground fungal biodiversity of *Populus* trees on a continental scale. *Nature Microbiology*, 8(12), 2406–2419. <https://doi.org/10.1038/s41564-023-01514-8>

VOGT-SCHILB, H., RICHARD, F., MALAVAL, J.-C., RAPIOR, S., FONS, F., BOURGADE, V., SCHATZ, B., BUENTGEN, U., & MOREAU, P.-A. (2022). Climate-induced long-term changes in the phenology of Mediterranean fungi. *Fungal Ecology*, 60, 101166. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2022.101166>

WEI, Y., ZHANG, L., WANG, J., WANG, W., NIYATI, N., GUO, Y., & WANG, X. (2021). Chinese caterpillar fungus (*Ophiocordyceps sinensis*) in China: Current distribution, trading, and futures under climate change and overexploitation. *Science of The Total Environment*, 755, 142548. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.142548>

WHITTAKER, R. H. (1960). Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30(3), 279–338. <https://doi.org/10.2307/1943563>

WHITTAKER, R. H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *TAXON*, 21(2–3), 213–251. <https://doi.org/10.2307/1218190>

WRIGHT, M. N., & ZIEGLER, A. (2017). ranger: A Fast Implementation of Random Forests for High Dimensional Data in C++ and R. *Journal of Statistical Software*,



77(1). <https://doi.org/10.18637/jss.v077.i01>

## Evaluación de la productividad actual y futura de setas comercializables en Cataluña ante el cambio climático

MORERA, A. (1,2), MARTÍNEZ DE ARAGÓN, J. (2)· BONET, J.A. (1,3), DE-MIGUEL, S. (1,2)

(1) Departamento de Ciencia e Ingeniería Forestal y Agrícola, Universitat de Lleida, Av. Alcalde Rovira Roure 191, 25198 Lleida, España.

(2) Centro de Ciencia y Tecnología Forestal de Cataluña, Ctra. Sant Llorenç de Morunys km 2, 25280 Solsona, España.

(3) Joint Research Unit CTFC – AGROTECNIO – CERCA, Ctra. Sant Llorenç de Morunys km 2, 25280 Solsona, España

### Resumen

Las setas son un producto forestal no maderero de gran valor en muchos países. Son una fuente primaria de alimentos y productos farmacéuticos, contribuyendo a la salud y el bienestar humano. Además, tienen un valor cultural y recreativo, movilizándolo a numerosos recolectores durante la temporada de fructificación. En este estudio, presentamos una cartografía de la productividad anual de setas comercializables en los pinares catalanes y cómo se verá afectada por el cambio climático. Utilizamos bases de datos de producción de setas en Cataluña junto con modelos de aprendizaje automático para estimar la productividad actual y futura bajo distintos escenarios climáticos. La mayor productividad se da en los bosques de alta montaña del Pirineo, con promedios máximos anuales de hasta  $80 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ , mientras que la mayoría del territorio no supera los  $30 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ . Bajo escenarios de cambio climático severo la productividad podría disminuir, con una reducción de hasta el 50% en las cotas más elevadas, mientras que en escenarios más moderados la productividad podría aumentar en la mayor parte del territorio. Este estudio subraya la vulnerabilidad de este recurso forestal al cambio climático y alerta de la necesidad de una gestión adaptativa para mantener el importante papel de los hongos.

### Palabras clave

Hongos, cambio global, servicios de ecosistemas, machine learning, biogeografía.

### 1. Introducción

Las setas constituyen uno de los recursos forestales no madereros (PFNM) más valiosos en los ecosistemas mediterráneos (Bonet et al., 2012; Martínez de Aragón et al., 2011). Además, la recolección de setas representa una actividad cultural y recreativa en muchas regiones mediterráneas, generando oportunidades socioeconómicas que benefician a las comunidades rurales (Palahí et al., 2009). Cada año, en Cataluña, una de las regiones con más tradición en la recolección de setas de España, se estima que 1.2 millones de personas va al menos una vez a recolectar setas y en Mercabarna, se comercializan cada año más de 700 toneladas a un precio medio de  $10.7 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$  (CEO, 2014). Su importancia va más allá de su valor económico y social asociado a la recolección y comercialización, ya que



juegan un papel esencial en el funcionamiento de los ecosistemas naturales. Los hongos ecto-micorrícicos facilitan el suministro de agua y nutrientes a las plantas con los que están en simbiosis (Kohler et al., 2015), mientras que los hongos saprobios descomponen la materia orgánica muerta, favoreciendo el ciclo global del carbono (Floudas et al., 2012; Peay et al., 2016).

Sin embargo, el cambio climático puede suponer una amenaza creciente para los ecosistemas forestales mediterráneos, caracterizados por su fragilidad y alta sensibilidad a las variaciones en temperatura y precipitación (Sanchez-Martinez et al. 2023). Entre otros, se espera una disminución en el crecimiento forestal y en la producción de madera (Lindner et al., 2010), se proyectan cambios en la distribución de las especies arbóreas (Benito Garzón et al., 2008), se anticipa un aumento del riesgo de incendios (Bedia et al., 2014) y es probable que se altere la fenología de las especies (Peñuelas et al., 2004). Los recursos forestales no madereros también podrían verse gravemente afectados debido al cambio climático (Lionello y Scarascia, 2018). Estos cambios no solo comprometerían la capacidad de los bosques para proveer servicios ecosistémicos esenciales, sino también las actividades económicas y culturales que dependen de ellos. En este contexto, los hongos y las setas podrían también verse comprometidos.

Algunos estudios previos han estimado los cambios en la productividad de los hongos ya sea en un área geográfica reducida o con una resolución espacial o temporal limitada (Karavani et al., 2018; Ágreda et al., 2015; Morán-Ordóñez et al., 2020; Roces-Díaz et al., 2021), con resultados no concluyentes y con conclusiones limitadas por el sesgo del estudio geográfico (Bennett y Classen, 2020). Morera et al. (2022, 2024) estudiaron el impacto del cambio climático en la producción total de especies de setas y en cinco especies específicas de alto interés socioeconómico, utilizando modelos basados en aprendizaje automático. Sin embargo, estos no proporcionan información espacialmente explícita sobre el valor de los PFNM derivados de la productividad total de las especies de setas comercializables, ni utilizan los escenarios y modelos climáticos más actualizados.

Para abordar este desafío, es fundamental contar con series de datos a largo plazo y fiables sobre la productividad de los hongos, lo que puede permitir comprender y predecir mejor los efectos del cambio climático en su productividad y en los servicios ecosistémicos asociados. La naturaleza estocástica de los patrones de fructificación de los hongos resalta la necesidad de herramientas que integren múltiples predictores y reflejen las complejas relaciones no lineales entre estas variables y la productividad fúngica. En este contexto, los modelos de aprendizaje automático (ML) son cada vez más utilizados para predecir atributos ecológicos y socioeconómicos en ecosistemas naturales (Thessen, 2016; Christin et al., 2019). En particular, los modelos basados en el algoritmo de bosque aleatorio han demostrado ser efectivos para estimar la productividad de los hongos (Morera et al., 2021).

## 2. Objetivos

En este estudio estimamos la productividad actual media de hongos en los pinares de Cataluña y como el cambio climático les puede afectar. Para ello, utilizamos la base de datos de productividad de hongos más extensa del mundo y modelos de *machine learning* entrenados con variables meteorológicas. Las estimaciones



futuras se hicieron en función de dos escenarios de concentraciones atmosféricas de CO<sub>2</sub> que combinan las trayectorias socioeconómicas y las trayectorias de concentración de gases de efecto invernadero para el siglo XXI, a saber, SSP2-4.5 y SSP5-8.5.

### 3. Metodología

#### 2.1 Área de estudio y diseño experimental

El estudio se llevó a cabo en Cataluña, en el oeste de la cuenca mediterránea. En ella, se trabajó en una red de 130 parcelas de muestreo permanente de 10 x 10 m, que se extiende a través de los pinares de Cataluña y que cubre un amplio gradiente bioclimático, a saber, la región subalpina, montana, supra- y meso-mediterránea.

Las parcelas se muestrearon semanalmente durante la época de mayor fructificación de setas en la región de estudio (desde junio a julio) entre 1997 y 2023. En cada parcela se recogieron todas las especies de setas comercializables (ver listado a continuación) y se llevaron al laboratorio para ser pesadas en húmedo. La biomasa anual se obtuvo agregando la producción semanal de cada una de las parcelas. Más información sobre el diseño de muestreo se puede encontrar en Martínez de Aragón et al. (2007).

El listado de especies comercializables en Cataluña considerado en este estudio fue:

1. *Amanita caesarea* (Scop.) Pers.
2. *Boletus aereus* Bull.
3. *Boletus edulis* Bull.
4. *Boletus erythropus* Pers.
5. *Boletus pinophilus* Pil. & Derm.
6. *Cantharellus cibarius* Fr.
7. *Craterellus lutescens* (Fr.) Fr.
8. *Ganoderma lucidum* (Leyss) P. Karst.
9. *Hydnum albidum* Peck
10. *Hydnum repandum* L.
11. *Hydnum rufescens* Pers.
12. *Hygrophorus agathosmus* (Fr.) Fr.
13. *Hygrophorus eburneus* (Bull.) Fr.
14. *Hygrophorus latitabundus* Britz.
15. *Hygrophorus russula* (Sch.) Quél.
16. *Lactarius deliciosus* (L.) S. F. Gray
17. *Lactarius deliciosus* (L.) S. F. Gray x *Hypomyces lateritius*
18. *Lactarius deterrimus* Gröger
19. *Lactarius sanguifluus* (Paul.) Fr.



20. *Lactarius semisanguifluus* Heim & Lecl.
21. *Lactarius vinosus* Quél.
22. *Macrolepiota procera* (Scop.) Sing.
23. *Russula cyanoxantha* (Sch.) Fr.
24. *Suillus luteus* (L.) Roussel.
25. *Suillus variegatus* (Swartz) Rich. & Roze.
26. *Tricholoma portentosum* (Fr.) Quél.
27. *Tricholoma terreum* (Sch.) Kumm.
28. *Tricholoma triste* (Scop.) Quél.

## 2.2 Modelización de la producción de setas comercializables

Desarrollamos un modelo de productividad de setas comercializables utilizando el algoritmo de *random forest* con el paquete de R “ranger” (Wright y Ziegler, 2017). Estos modelos son ideales para capturar relaciones ecológicas no lineales entre múltiples predictores, lo que los hace útiles para predecir un recurso que a menudo está influenciado por procesos aparentemente aleatorios. Los modelos se centraron en estimar la productividad anual por hectárea en función de la precipitación mensual y la temperatura máxima media mensual de agosto a noviembre. La selección de variables para los modelos se basó en varios criterios: su importancia según la disminución de la impureza en los nodos del random forest, la correlación de Spearman entre los predictores y el conocimiento previo sobre factores climáticos relevantes (Morera et al., 2021, 2022, 2024).

Para generar los predictores climáticos, se utilizó la información meteorológica interpolada y corregida según la altitud, a partir de datos diarios proporcionados por la Agencia Estatal de Meteorología (AEMET), empleando el paquete de R “meteoland” (De Cáceres et al., 2018). Finalmente, los datos se agregaron mensualmente para usar en el modelo.

El ajuste de hiper-parámetros se llevó a cabo mediante optimización bayesiana, utilizando validación cruzada ambiental con diez particiones, para minimizar el error cuadrático medio (RMSE) de las predicciones. Los hiper-parámetros ajustados incluyeron el número de variables seleccionadas aleatoriamente en cada división (“mtry”), el tamaño mínimo de los nodos terminales (“min.node.size”) y el número de árboles generados (“num.trees”).

Finalmente, evaluamos el modelo en función de su precisión predictiva y de la consistencia ecológica de los patrones detectados. A través de gráficos de dependencia parcial, identificamos relaciones clave entre los predictores climáticos y la productividad específica de cada especie, verificando su coherencia con estudios previos.

## 2.3 Estimación de la productividad histórica y futura

Para estimar la productividad actual y futura de productividad de setas comercializables se proyectó el modelo entrenado sobre las condiciones meteorológicas anuales entre 1994 y 2100 en los pinares de Cataluña con una resolución de 2.5 km<sup>2</sup>. Luego, se calculó la media de cada pixel para el periodo histórico (1994-2023) y dos periodos futuros (2024-2060 y 2061-2100). Comparamos dos escenarios de concentraciones atmosféricas de CO<sub>2</sub> previstas, que combinan



las Trayectorias Socioeconómicas Compartidas (*Shared Socioeconomic Pathways*, SSP) y las Trayectorias de Concentración Representativa (*Representative Concentration Pathways*, RCP) para el siglo XXI: SSP2-4.5 y SSP5-8.5. El escenario SSP2-4.5 representa un desarrollo moderado con políticas de mitigación climática de alcance medio, mientras que el SSP5-8.5 describe un escenario de alto desarrollo económico basado en un uso intensivo de combustibles fósiles, con acciones de mitigación limitadas.

Calculamos las condiciones meteorológicas históricas mediante interpolación y corrección altitudinal de los registros diarios históricos (1994-2023) procedentes de las estaciones meteorológicas de la Agencia Estatal de Meteorología (AEMET) en Cataluña, con una resolución de 2.5 km, utilizando el paquete de R "meteoland" (v. 2.0.0) (De Cáceres et al., 2018). Posteriormente, agregamos los datos meteorológicos de temperatura media y precipitación acumulada a escala mensual.

Las condiciones climáticas futuras (2024-2100) se estimaron a partir de los datos meteorológicos diarios proyectados por el modelo EC-Earth3-CC (Döscher et al., 2022), perteneciente a la sexta fase del *Coupled Model Intercomparison Project* (CMIP6). La selección de este modelo se realizó, en parte, basándonos en la evaluación cualitativa de los modelos CMIP6 para la región mediterránea realizada por Palmer et al. (2023). Para corregir los sesgos de las proyecciones diarias del modelo EC-Earth3-CC, utilizamos los registros meteorológicos históricos de las estaciones de la AEMET en Cataluña y aplicamos un método de mapeo cuartílico multivariado (Cannon, 2018) mediante el paquete de R "MBC" (v. 0.10-6) (Cannon, 2023). A continuación, interpolamos y corregimos altitudinalmente los datos diarios de temperatura media y precipitación a una resolución de 2.5 km utilizando el paquete "meteoland" (De Cáceres et al., 2018).

#### 4. Resultados

La relación entre los predictores climáticos y la productividad de setas comercializables mostró, de manera general, que un aumento de la precipitación mensual (durante el periodo de fructificación de setas) resulta en un aumento de la productividad, mientras que un aumento de la temperatura media mensual disminuye la productividad. Además, la importancia de la precipitación es mayor a la de la temperatura en su conjunto, representando hasta un ~60% y un ~40%, respectivamente, según el modelo entrenado (Figura 1).

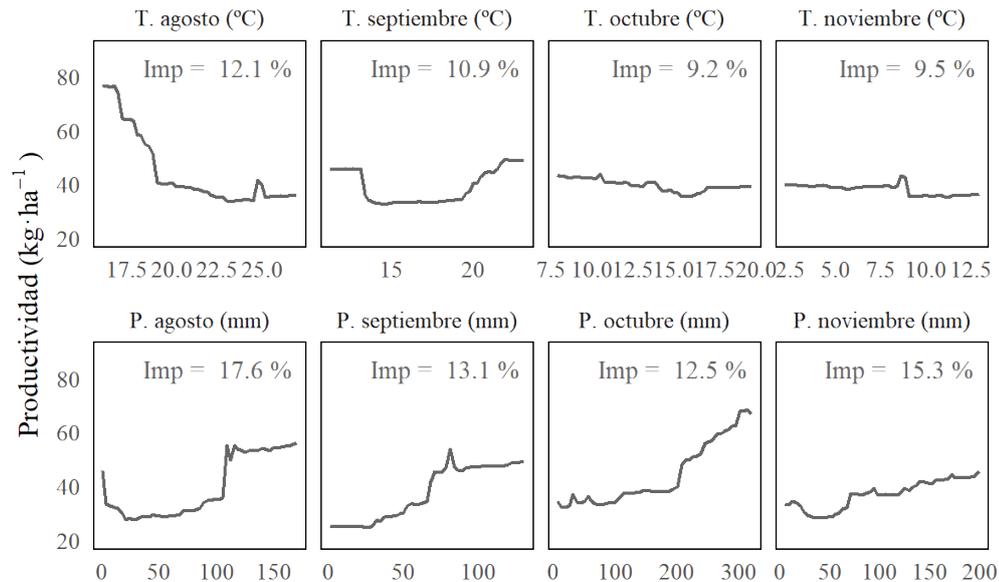


Figura 1. Relación entre los predictores climáticos del modelo y la productividad anual de setas comercializables ( $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ ). Los predictores climáticos son la temperatura media mensual (T.) de los meses de agosto, septiembre, octubre y noviembre y la precipitación acumulada mensual (P.) de los meses de agosto, septiembre, octubre y noviembre. “Imp.” Muestra la importancia relativa de cada predictor según el modelo de random forest entrenado.

Las estimaciones actuales de productividad anual de setas comercializables muestra valores de entre  $\sim 20$  y  $\sim 80$   $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$  (con una mediana de  $30$   $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ , y una media de  $\sim 35$   $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ ) en los pinares de Cataluña (Figura 2 y 3). Esto representa producción anual media de  $>200$  toneladas de setas comercializables en los pinares de Cataluña.

Vimos, de manera general, que las zonas situadas a mayor altitud muestran una mayor producción anual de setas comercializables, mientras que esta disminuye al disminuir la altitud. También, que los bosques costeros de la provincia de Girona son más productivos que los bosques costeros de las provincias de Barcelona o Tarragona (Figura 2).

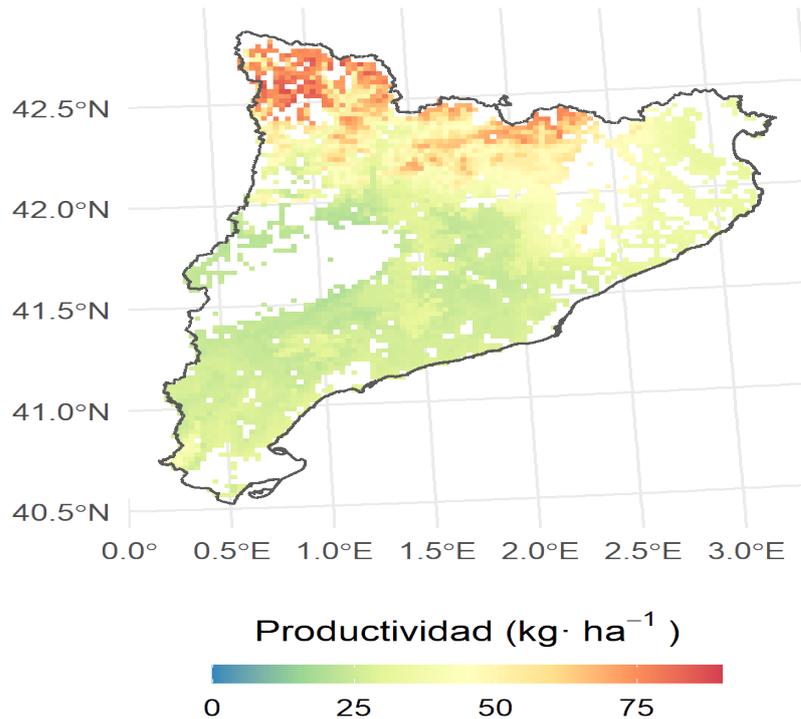


Figura 2. Estimación espacialmente explícita de la producción anual de setas comercializables ( $\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1}$ ) de los pinares de Cataluña, según los modelos de random forest entrenados. Resolución de  $2.5 \text{ km}^2$ .

Por lo que respecta al análisis de la productividad futura de setas comercializables, vimos que las tendencias serán diferentes en función del escenario de cambio climático (Figura 3 y 4). En el escenario SSP2-4.5, se podría esperar un aumento de la producción total media de setas de unas 40 toneladas al año (lo que equivale a un aumento del  $\sim 15\%$ ), al comparar la producción media de los periodos 2040-2070 y 2071-2100. Por lo contrario, bajo SSP5-8.5 estimamos que habría una disminución media de 12 toneladas de setas al año (equivalente a una pérdida total del  $\sim 5\%$ ). Estos cambios en la producción de setas comercializables no son iguales a través de todo el territorio. En el escenario SSP2-4.5, aunque el aumento es generalizado a través del territorio (llegando hasta un aumento de  $15 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$  al año), algunos puntos situados en el Pirineo y en el macizo de los Ports (Sur de Cataluña) presentan una disminución de la producción. Por otra parte, en el escenario SSP5-8.5, se registró una disminución de la producción en la mayoría de los pinares de Cataluña con valores máximos en el Pirineo (superando pérdidas de más de  $10 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$  al año). De todas formas, en el escenario SSP5-8.5 también se encontraron zonas donde habrá un aumento de la producción anual.

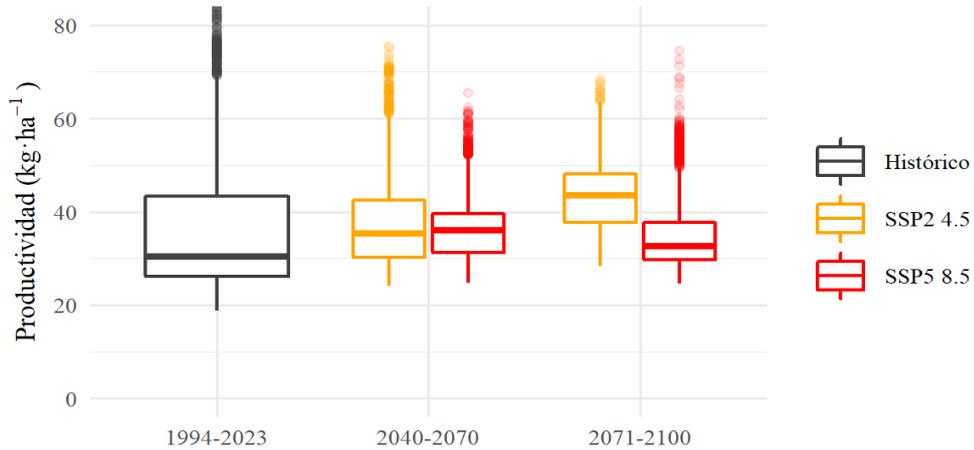


Figura 3. Diagrama de caja con la productividad histórica y futura (según los escenarios SSP2-4.5 y SSP5-8.5) en los pinares de Cataluña.

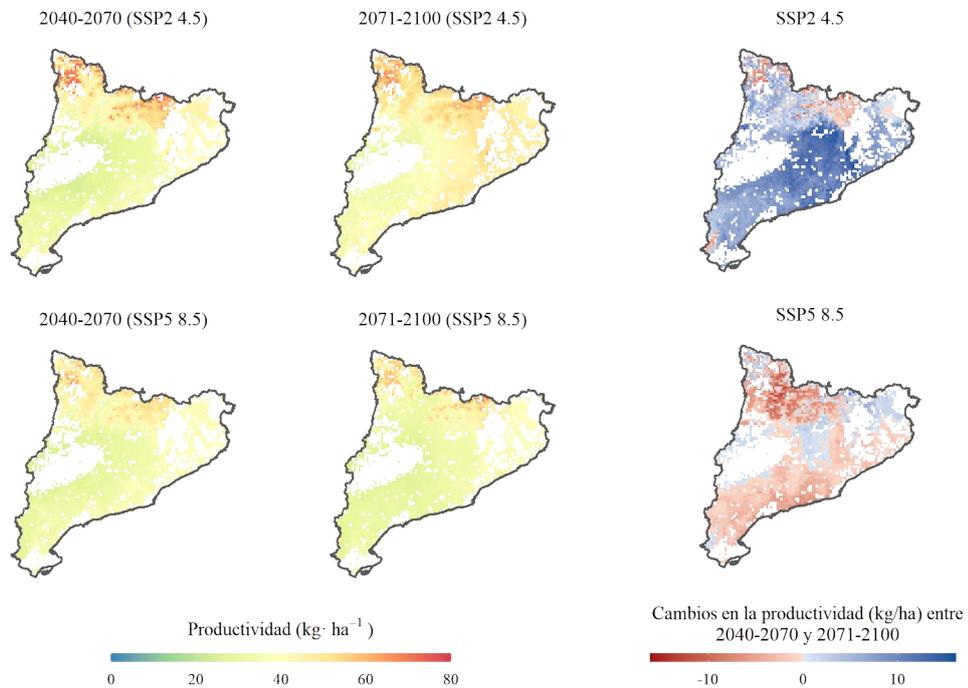


Figura 4. Estimación de la producción anual de setas comercializables futuras en los pinares de Cataluña para los periodos 2040-2070 y 2071-2100, y las diferencias entre ambos periodos, bajo diferentes escenarios de cambio climático (SSP2-4.5 y SSP5-8.5). Resolución 2.5 km

2

### 5. Discusión

Este estudio se fundamenta en un conjunto de datos que comprende más de 20 años de registros específicos sobre la abundancia de macrohongos, abordando cuestiones críticas identificadas por Hao et al. (2020), tales como la limitada disponibilidad de datos, los desafíos en la identificación taxonómica y las dificultades asociadas con la extrapolación a nuevos entornos. La aplicación de una metodología sistemática y estandarizada, implementada en más de 100



parcelas permanentes, permite modelar con precisión y analizar patrones complejos de productividad de setas, contribuyendo al avance del conocimiento en este campo.

Vimos que el cambio climático afectará a la producción de setas a través de los pinares de Cataluña, difiriendo según diferentes escenarios de cambio climático. Esto proporciona información valiosa tanto a los científicos como a los gestores forestales para el estudio, comprensión y conservación de los ecosistemas forestales y los servicios ecosistémicos proporcionados por los hongos, y puede ser una herramienta para la toma de decisiones de gestión forestal en un contexto del cambio climático. Los cambios en los patrones de fructificación de los hongos tienen un impacto directo en la provisión de servicios ecosistémicos como por ejemplo en la calidad del servicio ecosistémico sociocultural vinculado a la recogida de los hongos que puede llevar incluso a un colapso causado por el exceso de recolectores en ciertos puntos, que pueden ocasionar molestias a los propietarios forestales y locales (Górriz-Mifsud et al., 2017).

Los modelos de random forest ofrecen información sobre las conexiones entre la productividad específica de las especies y las condiciones ambientales. Han sido ampliamente evaluados para analizar las relaciones entre diferentes variables y determinar su relevancia (Gregorutti et al., 2017). No obstante, una adecuada selección de las variables del modelo es fundamental para garantizar resultados fiables (Hanberry, 2024). Estas herramientas se han aplicado en múltiples áreas de la ecología, como la estimación de biomasa (Kaveh et al., 2023), el análisis de la distribución de especies (Valavi et al., 2021) y los estudios genómicos (Brieuc et al., 2018). Aunque los modelos de aprendizaje automático no permiten identificar directamente variables cercanas que puedan reflejar relaciones causales entre la productividad de los hongos y las condiciones del entorno, son muy eficaces para explorar relaciones complejas (Archer y Kimes, 2008). Esto resulta especialmente relevante en ecosistemas mediterráneos, donde la productividad fúngica está profundamente influenciada por cambios climáticos a corto plazo (Alday et al., 2017; Garcia-Barreda et al., 2020; Karavani et al., 2018; Morera et al., 2021). La capacidad de estos modelos para manejar una amplia gama de predictores permite un ajuste más detallado y preciso.

Este estudio proporciona información complementaria a los patrones espacialmente explícitos identificados por Morera et al. (2021) y De-Miguel et al. (2014) en la misma área de investigación, donde se observó que la mayor productividad de hongos totales, comestibles y comercializables se concentra en las zonas subalpinas y montañosas. Nuestros resultados revelan que los patrones espaciales de las especies comercializables pueden variar significativamente dentro de la misma región. Además, las diferencias en el valor socioeconómico asociado a cada especie subrayan la necesidad de realizar estudios específicos por especie para desarrollar políticas de conservación y gestión que incluyan hongos comestibles. Además, el impacto encontrado del cambio climático sobre los hongos que producen setas comercializables coincide con otros estudios realizados en diferentes partes del mundo en relación con la distribución de especies (Wei et al., 2021; Guo y Rundel, 1997), la diversidad (Steidinger et al. 2020; Van Nuland et al., 2023), la fenología (Diez et al. 2013; Kausarud et al. 2008) y la productividad (Karavani et al. 2018; Morera et al. 2022 y 2023) de los macrohongos.

Este tipo de investigaciones puede abordar diversos aspectos de interés desde una perspectiva socioeconómica. Identificar las áreas con mayor fructificación de



hongos puede ser una herramienta clave para que los gestores forestales y responsables de la formulación de políticas reconozcan la relevancia de los hongos comestibles y fomenten la creación de actividades económicas rentables en zonas rurales (Bonet et al., 2014). Además, la información sobre la productividad de los hongos (oferta) complementa los estudios sobre la demanda de estos productos (Voces et al., 2012), por lo que es esencial comprender cómo la oferta de especies específicas de hongos podría verse afectada por escenarios de cambio climático, con el fin de planificar adecuadamente el futuro de este sector económico.

Evaluar el impacto del cambio climático sobre otros productos forestales madereros y no madereros, también puede ser importante a la hora de crear estrategias de adaptación al cambio climático que favorezcan a un conjunto más amplio de productos forestales. La creación de escenarios consistentes de expansión y retroceso de las masas forestales (Benito Garzón et al., 2008) también ayudaría a crear escenarios futuros de productividad más precisos, ya que los cambios en la superficie de bosques se relaciona directamente con las áreas donde pueden fructificar especies de hongos comercializables. De hecho, los bosques que podrían formarse a mayores altitudes en el futuro tienen el potencial de albergar la diversidad que actualmente se encuentra en los bosques existentes a esas altitudes. Algunas especies que fructifican principalmente en zonas altas y que, según las proyecciones, verán reducida significativamente su fructificación debido al cambio climático (por ejemplo, *Boletus edulis* o *Tricholoma portentosum* según Morera et al. (2024)), podrían encontrar un nuevo nicho donde desarrollarse.

## 6. Conclusiones

Este estudio indica que el impacto del cambio climático sobre las setas comercializables dependerá del escenario de desarrollo socioeconómico que suceda en el futuro. La evolución del régimen de temperaturas y precipitaciones marcará los patrones de producción. En un escenario intermedio donde las tendencias socioeconómicas siguen un desarrollo moderado, acompañado de políticas climáticas que logran limitar las emisiones (SSP2-4.5) la producción de setas podría aumentar en la mayoría de los pinares de Cataluña, mientras que bajo un escenario de alto desarrollo económico impulsado por combustibles fósiles, con un crecimiento acelerado de las emisiones de gases de efecto invernadero (SSP5-8.5) se estima que la producción de setas disminuirá. Aun así, los patrones meteorológicos a pequeña escala determinarán cómo evolucionará la producción en cada punto. Esto da como resultado un mosaico complejo de impactos del cambio climático en la productividad en todo el paisaje dependiendo de las relaciones encontradas entre los impulsores meteorológicos. En pocas palabras, este estudio arroja luz sobre la necesidad de anticipar los posibles impactos del cambio global en la dinámica de los hongos, un elemento clave del funcionamiento de los ecosistemas forestales, y de implementar políticas de gestión orientadas a mantener el importante papel de la productividad de los hongos en la provisión de múltiples servicios ecosistémicos, incluida la mitigación y adaptación al cambio climático.

## 7. Agradecimientos

Este trabajo ha contado con el apoyo del proyecto FUNFORCHANGE con número de referencia PID2022-139558OB-I00 financiado por el Ministerio de Ciencia e Innovación, la Agencia Estatal de Investigación (MCIN/AEI/10.13039/501100011033)



y “ERDF A way of making Europe”.

## 8. Bibliografía

ALDAY, J.G., ET AL., 2017. Mushroom biomass and diversity are driven by different spatiotemporal scales along Mediterranean elevation gradients. *Sci. Rep.* 7 (1), 45824. <https://doi.org/10.1038/srep45824>

AGREDA, T., ET AL., 2016. Long-term monitoring reveals a highly structured interspecific variability in climatic control of sporocarp production. *Agric. For. Meteorol.* 223, 39–47. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2016.03.015>

ARCHER, K.J., KIMES, R.V., 2008. Empirical characterization of random forest variable importance measures. *Comp. Stat. Data Anal.* 52 (4), 2249–2260. <https://doi.org/10.1016/j.csda.2007.08.015>

BEDIA, J., HERRERA, S., CAMIA, A., ET AL., 2014. Forest fire danger projections in the Mediterranean using ENSEMBLES regional climate change scenarios. *Climatic Change* 122, 185–199. <https://doi.org/10.1007/s10584-013-1005-z>

BENITO GARZÓN, M., SÁNCHEZ DE DIOS, R., SAINZ OLLERO, H., 2008. Effects of climate change on the distribution of Iberian tree species. *Appl. Veg. Sci.* 11 (2), 169–178. <https://doi.org/10.3170/2008-7-18348>

BONET, J.A., ET AL., 2010. Modelling the production and species richness of wild mushrooms in pine forests of the Central Pyrenees in northeastern Spain. *Can. J. For. Res.* 40 (2), 347–356. <https://doi.org/10.1139/X09-198>

BONET, J.A., GONZÁLEZ-OLABARRIA, J.R., MARTÍNEZ DE ARAGÓN, J., 2014. Mushroom production as an alternative for rural development in a forested mountainous area. *J. Mt. Sci.* 11 (2), 535–543. <https://doi.org/10.1007/s11629-013-2877-0>

BRIEUC, M.S.O., WATERS, C.D., DRINAN, D.P., NAISH, K.A., 2018. A practical introduction to random forest for genetic association studies in ecology and evolution. *Mol. Ecol. Resour.* 18 (4), 755–766. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12773>

CANNON, A.J., 2018. Multivariate quantile mapping bias correction: an N-dimensional probability density function transform for climate model simulations of multiple variables. *Climate Dynamics*, 50(1), 31-49.

CANNON, A.J., 2013. MBC: Multivariate Bias Correction of Climate Model Outputs. R package version 0.10-6. <https://CRAN.R-project.org/package=MBC>



CEO, 2014. Omnibus de la Generalitat de Catalunya 2014–1.

CHRISTIN, S., HERVET, E., LECOMTE, N., 2019. Applications for deep learning in ecology. *Methods in Ecol. Evol.* 10 (10), 1632–1644. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13256>

DE CÁCERES, M., MARTIN-STPAUL, N., TURCO, M., CABON, A., GRANDA, V., 2018. Estimating daily meteorological data and downscaling climate models over landscapes. *Environmental Modelling & Software*, 108, 186–196. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2018.08.003>

DE-MIGUEL, S., ET AL., 2014. Impact of forest management intensity on landscape-level mushroom productivity: a regional model-based scenario analysis. *For. Ecol. Manag.* 330, 218–227. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.07.014>

DIEZ, J.M., JAMES, T.Y., MCMUNN, M., IBÁÑEZ, I., 2013. Predicting species-specific responses of fungi to climatic variation using historical records. *Global Change Biology*, 19(10), 3145–3154. <https://doi.org/10.1111/gcb.12278>

DÖSCHER, R., ACOSTA, M., ALESSANDRI, A., ANTHONI, P., ARSOUZE, T., ET AL., 2022. The EC-Earth3 Earth system model for the Coupled Model Intercomparison Project 6. *Geosci. Model Dev.*, 15, 2973–3020. <https://doi.org/10.5194/gmd-15-2973-2022>

GARCIA-BARREDA, S., ET AL., 2020. Variability and trends of black truffle production in Spain (1970–2017): linkages to climate, host growth, and human factors. *Agric. For. Meteorol.* 287, 107951. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2020.107951>

GÓRRIZ-MIFSUD, E., MARINI GOVIGLI, V., BONET, J.A., 2017. What to do with mushroom pickers in my forest? Policy tools from the landowners' perspective. *Land Use Policy* 63, 450–460. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2017.02.003>

GREGORUTTI, B., MICHEL, B., SAINT-PIERRE, P., 2017. Correlation and variable importance in random forests. *Stat. Comput.* 27 (3), 659–678. <https://doi.org/10.1007/s11222-016-9646-1>

GUO, Q., & RUNDEL, P. W., 1997. Measuring dominance and diversity in ecological communities: choosing the right variables. *J. Veg. Sci.* 8(3), 405–408. <https://doi.org/10.2307/3237331>

HANBERRY, B. B., 2024. Practical guide for retaining correlated climate variables



and unthinned samples in species distribution modeling, using random forests. *Eco. Inform.* 79, 102406. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2023.102406>

HAO, T., GUILLERA-ARROITA, G., MAY, T. W., LAHOZ-MONFORT, J. J., & ELITH, J., 2020. Using species distribution models for fungi. *Fungal Biol. Rev.* 34(2), 74–88. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2020.01.002>

KAUSERUD, H., STIGE, L. C., VIK, J. O., ØKLAND, R. H., HØILAND, K., & STENSETH, N. CHR., 2008. Mushroom fruiting and climate change. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 105(10), 3811–3814. <https://doi.org/10.1073/pnas.0709037105>

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

KAVEH, N., EBRAHIMI, A., ASADI, E., 2023. Comparative analysis of random forest, exploratory regression, and structural equation modeling for screening key environmental variables in evaluating rangeland above-ground biomass. *Eco. Inform.* 77, 102251. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2023.102251>

LIONELLO, P., & SCARASCIA, L., 2018. The relation between climate change in the Mediterranean region and global warming. *Reg. Environ. Change* 18, 1481–1493. <https://doi.org/10.1007/s10113-018-1290-1>

LINDNER, M., MAROSCHEK, M., NETHERER, S., KREMER, A., et al., 2010. Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *For. Ecol. Manage.* 259(4), 698–709.

MARTÍNEZ DE ARAGÓN, J., BONET, J. A., FISCHER, C. R., & COLINAS, C., 2007. Productivity of ectomycorrhizal and selected edible saprotrophic fungi in pine forests of the pre-Pyrenees mountains, Spain: Predictive equations for forest management of mycological resources. *For. Ecol. Manage.* 252(1–3), 239–256. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.06.040>

MARTÍNEZ DE ARAGÓN, J., RIERA, P., GIERGICZNY, M., & COLINAS, C., 2011. Value of wild mushroom picking as an environmental service. *For. Policy Econ.* 13(6), 419–424. <https://doi.org/10.1016/j.forpol.2011.05.003>

MORÁN-ORDOÑEZ, A., et al., 2021. Ecosystem services provision by Mediterranean forests will be compromised above 2°C warming. *Glob. Chang. Biol.* 27(18), 4210–4222. <https://doi.org/10.1111/gcb.15745>



MORERA, A., LEBLANC, H., MARTÍNEZ DE ARAGÓN, J., BONET, J. A., & DE-MIGUEL, S., 2024. Analysis of climate change impacts on the biogeographical patterns of species-specific productivity of socioeconomically important edible fungi in Mediterranean forest ecosystems. *Eco. Inform.* 81, 102557. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2024.102557>

MORERA, A., MARTÍNEZ DE ARAGÓN, J., BONET, J. A., LIANG, J., & DE-MIGUEL, S., 2021. Performance of statistical and machine learning-based methods for predicting biogeographical patterns of fungal productivity in forest ecosystems. *For. Ecosyst.* 8(1), 21. <https://doi.org/10.1186/s40663-021-00297-w>

MORERA, A., MARTÍNEZ DE ARAGÓN, J., DE CÁCERES, M., BONET, J. A., & DE-MIGUEL, S., 2022. Historical and future spatially-explicit climate change impacts on mycorrhizal and saprotrophic macrofungal productivity in Mediterranean pine forests. *Agric. For. Meteorol.* 319, 108918. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2022.108918>

PALAHÍ, M., et al., 2009. Effect of the inclusion of mushroom values on the optimal management of even-aged pine stands of Catalonia. *For. Ecol. Manage.* 55(6). <https://doi.org/10.1093/forestscience/55.6.503>

PALMER, T. E., MCSWEENEY, C. F., BOOTH, B. B. B., PRIESTLEY, M. D. K., et al., 2023. Performance-based sub-selection of CMIP6 models for impact assessments in Europe. *Earth Syst. Dynam.* 14(2), 457–483.

PEAY, K. G., KENNEDY, P. G., & TALBOT, J. M., 2016. Dimensions of biodiversity in the Earth mycobiome. *Nat. Rev. Microbiol.* 14(7), 434–447. <https://doi.org/10.1038/nrmicro.2016.59>

PEÑUELAS, J., SARDANS, J., FILELLA, I., ESTIARTE, M., et al., 2017. Impacts of global change on Mediterranean forests and their services. *Forests* 8(12), 463.

ROCES-DÍAZ, J. V., et al., 2021. Temporal changes in Mediterranean forest ecosystem services are driven by stand development, rather than by climate-related disturbances. *For. Ecol. Manage.* 480, 118623. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118623>

SÁNCHEZ-MARTÍNEZ, P., MENCUCCINI, M., GARCÍA-VALDÉS, R., HAMMOND, W. M., et al., 2023. Increased hydraulic risk in assemblages of woody plant species predicts spatial patterns of drought-induced mortality. *Nat. Ecol. Evol.* <https://doi.org/10.1038/s41559-023-02180-z>

STEIDINGER, B. S., BHATNAGAR, J. M., VILGALYS, R., TAYLOR, J. W., et al., 2020. Ectomycorrhizal fungal diversity predicted to substantially decline due to climate



changes in North American Pinaceae forests. *J. Biogeogr.* 47(3), 772–782. <https://doi.org/10.1111/jbi.13802>

THESEN, A., 2016. Adoption of machine learning techniques in ecology and Earth science. *One Ecosyst.* 1, e8621. <https://doi.org/10.3897/oneeco.1.e8621>

VALAVI, R., ELITH, J., LAHOZ-MONFORT, J. J., & GUILLERA-ARROITA, G., 2018. blockCV: An R package for generating spatially or environmentally separated folds for k-fold cross-validation of species distribution models. *Methods Ecol. Evol.* <https://doi.org/10.1111/2041-210x.13107>

VAN NULAND, M. E., DAWS, S. C., BAILEY, J. K., SCHWEITZER, J. A., et al., 2023. Above- and belowground fungal biodiversity of *Populus* trees on a continental scale. *Nat. Microbiol.* 8(12), 2406–2419. <https://doi.org/10.1038/s41564-023-01514-8>

WRIGHT, M. N., & ZIEGLER, A., 2017. ranger: A fast implementation of random forests for high dimensional data in C++ and R. *J. Stat. Softw.* 77(1). <https://doi.org/10.18637/jss.v077.i01>

**Evaluación de la productividad actual y futura de setas comercializables en Cataluña ante el cambio climático**

MORERA, A. (1,2), MARTÍNEZ DE ARAGÓN, J. (2) BONET, J.A. (1,3), DE-MIGUEL, S. (1,2)

(1) Departamento de Ciencia e Ingeniería Forestal y Agrícola, Universitat de Lleida, Av. Alcalde Rovira Roure 191, 25198 Lleida, España.

(2) Centro de Ciencia y Tecnología Forestal de Cataluña, Ctra. Sant Llorenç de Morunys km 2, 25280 Solsona, España.

(3) Joint Research Unit CTFC – AGROTECNIO – CERCA, Ctra. Sant Llorenç de Morunys km 2, 25280 Solsona, España

**Resumen**

Las setas son un producto forestal no maderero de gran valor en muchos países. Son una fuente primaria de alimentos y productos farmacéuticos, contribuyendo la salud y el bienestar humano. Además, tienen un valor cultural y recreativo, movilizándolo a numerosos recolectores durante la temporada de fructificación. En este estudio, presentamos una cartografía de la productividad anual de setas comercializables en los pinares catalanes y cómo se verá afectada por el cambio climático. Utilizamos bases de datos de producción de setas en Cataluña junto con modelos de aprendizaje automático para estimar la productividad actual y futura bajo distintos escenarios climáticos. La mayor productividad se da en los bosques de alta montaña del Pirineo, con promedios máximos anuales de hasta 80 kg·ha<sup>-1</sup>, mientras que la mayoría del territorio no supera los 30 kg·ha<sup>-1</sup>. Bajo escenarios de cambio climático severo la productividad podría disminuir, con una reducción de hasta el 50% en las cotas más elevadas, mientras que en escenarios más moderados la productividad podría aumentar en la mayor parte del territorio. Este



estudio subraya la vulnerabilidad de este recurso forestal al cambio climático y alerta de la necesidad de una gestión adaptativa para mantener el importante papel de los hongos.

### Palabras clave

Hongos, cambio global, servicios de ecosistemas, machine learning, biogeografía.

#### 1. Introducción

Las setas constituyen uno de los recursos forestales no madereros (PFNM) más valiosos en los ecosistemas mediterráneos (Bonet et al., 2012; Martínez de Aragón et al., 2011). Además, la recolección de setas representa una actividad cultural y recreativa en muchas regiones mediterráneas, generando oportunidades socioeconómicas que benefician a las comunidades rurales (Palahí et al., 2009). Cada año, en Cataluña, una de las regiones con más tradición en la recolección de setas de España, se estima que 1.2 millones de personas va al menos una vez a recolectar setas y en Mercabarna, se comercializan cada año más de 700 toneladas a un precio medio de 10.7 kg·ha<sup>-1</sup> (CEO, 2014). Su importancia va más allá de su valor económico y social asociado a la recolección y comercialización, ya que juegan un papel esencial en el funcionamiento de los ecosistemas naturales. Los hongos ecto-micorrícicos facilitan el suministro de agua y nutrientes a las plantas con los que están en simbiosis (Kohler et al., 2015), mientras que los hongos saprobios descomponen la materia orgánica muerta, favoreciendo el ciclo global del carbono (Floudas et al., 2012; Peay et al., 2016).

Sin embargo, el cambio climático puede suponer una amenaza creciente para los ecosistemas forestales mediterráneos, caracterizados por su fragilidad y alta sensibilidad a las variaciones en temperatura y precipitación (Sanchez-Martinez et al. 2023). Entre otros, se espera una disminución en el crecimiento forestal y en la producción de madera (Lindner et al., 2010), se proyectan cambios en la distribución de las especies arbóreas (Benito Garzón et al., 2008), se anticipa un aumento del riesgo de incendios (Bedia et al., 2014) y es probable que se altere la fenología de las especies (Peñuelas et al., 2004). Los recursos forestales no madereros también podrían verse gravemente afectados debido al cambio climático (Lionello y Scarascia, 2018). Estos cambios no solo comprometerían la capacidad de los bosques para proveer servicios ecosistémicos esenciales, sino también las actividades económicas y culturales que dependen de ellos. En este contexto, los hongos y las setas podrían también verse comprometidos.

Algunos estudios previos han estimado los cambios en la productividad de los hongos ya sea en un área geográfica reducida o con una resolución espacial o temporal limitada (Karavani et al., 2018; Ágreda et al., 2015; Morán-Ordóñez et al., 2020; Roces-Díaz et al., 2021), con resultados no concluyentes y con conclusiones limitadas por el sesgo del estudio geográfico (Bennett y Classen, 2020). Morera et al. (2022, 2024) estudiaron el impacto del cambio climático en la producción total de especies de setas y en cinco especies específicas de alto interés socioeconómico, utilizando modelos basados en aprendizaje automático. Sin embargo, estos no proporcionan información espacialmente explícita sobre el valor de los PFNM derivados de la productividad total de las especies de setas comercializables, ni utilizan los escenarios y modelos climáticos más actualizados.

Para abordar este desafío, es fundamental contar con series de datos a largo plazo



y fiables sobre la productividad de los hongos, lo que puede permitir comprender y predecir mejor los efectos del cambio climático en su productividad y en los servicios ecosistémicos asociados. La naturaleza estocástica de los patrones de fructificación de los hongos resalta la necesidad de herramientas que integren múltiples predictores y reflejen las complejas relaciones no lineales entre estas variables y la productividad fúngica. En este contexto, los modelos de aprendizaje automático (ML) son cada vez más utilizados para predecir atributos ecológicos y socioeconómicos en ecosistemas naturales (Thessen, 2016; Christin et al., 2019). En particular, los modelos basados en el algoritmo de bosque aleatorio han demostrado ser efectivos para estimar la productividad de los hongos (Morera et al., 2021).

## 2. Objetivos

En este estudio estimamos la productividad actual media de hongos en los pinares de Cataluña y como el cambio climático les puede afectar. Para ello, utilizamos la base de datos de productividad de hongos más extensa del mundo y modelos de *machine learning* entrenados con variables meteorológicas. Las estimaciones futuras se hicieron en función de dos escenarios de concentraciones atmosféricas de CO<sub>2</sub> que combinan las trayectorias socioeconómicas y las trayectorias de concentración de gases de efecto invernadero para el siglo XXI, a saber, SSP2-4.5 y SSP5-8.5.

## 3. Metodología

### 2.1 Área de estudio y diseño experimental

El estudio se llevó a cabo en Cataluña, en el oeste de la cuenca mediterránea. En ella, se trabajó en una red de 130 parcelas de muestreo permanente de 10 x 10 m, que se extiende a través de los pinares de Cataluña y que cubre un amplio gradiente bioclimático, a saber, la región subalpina, montana, supra- y meso-mediterránea.

Las parcelas se muestrearon semanalmente durante la época de mayor fructificación de setas en la región de estudio (desde junio a julio) entre 1997 y 2023. En cada parcela se recogieron todas las especies de setas comercializables (ver listado a continuación) y se llevaron al laboratorio para ser pesadas en húmedo. La biomasa anual se obtuvo agregando la producción semanal de cada una de las parcelas. Más información sobre el diseño de muestreo se puede encontrar en Martínez de Aragón et al. (2007).

El listado de especies comercializables en Cataluña considerado en este estudio fue:

1. *Amanita caesarea* (Scop.) Pers.
2. *Boletus aereus* Bull.
3. *Boletus edulis* Bull.
4. *Boletus erythropus* Pers.
5. *Boletus pinophilus* Pil. & Derm.



6. *Cantharellus cibarius* Fr.
7. *Craterellus lutescens* (Fr.) Fr.
8. *Ganoderma lucidum* (Leyss) P. Karst.
9. *Hydnum albidum* Peck
10. *Hydnum repandum* L.
11. *Hydnum rufescens* Pers.
12. *Hygrophorus agathosmus* (Fr.) Fr.
13. *Hygrophorus eburneus* (Bull.) Fr.
14. *Hygrophorus latitabundus* Britz.
15. *Hygrophorus russula* (Sch.) Quél.
16. *Lactarius deliciosus* (L.) S. F. Gray
17. *Lactarius deliciosus* (L.) S. F. Gray x *Hypomyces lateritius*
18. *Lactarius deterrimus* Gröger
19. *Lactarius sanguifluus* (Paul.) Fr.
20. *Lactarius semisanguifluus* Heim & Lecl.
21. *Lactarius vinosus* Quél.
22. *Macrolepiota procera* (Scop.) Sing.
23. *Russula cyanoxantha* (Sch.) Fr.
24. *Suillus luteus* (L.) Roussel.
25. *Suillus variegatus* (Swartz) Rich. & Roze.
26. *Tricholoma portentosum* (Fr.) Quél.
27. *Tricholoma terreum* (Sch.) Kumm.
28. *Tricholoma triste* (Scop.) Quél.

## 2.2 Modelización de la producción de setas comercializables

Desarrollamos un modelo de productividad de setas comercializables utilizando el algoritmo de *random forest* con el paquete de R “ranger” (Wright y Ziegler, 2017). Estos modelos son ideales para capturar relaciones ecológicas no lineales entre múltiples predictores, lo que los hace útiles para predecir un recurso que a menudo está influenciado por procesos aparentemente aleatorios. Los modelos se centraron en estimar la productividad anual por hectárea en función de la precipitación mensual y la temperatura máxima media mensual de agosto a noviembre. La selección de variables para los modelos se basó en varios criterios: su importancia según la disminución de la impureza en los nodos del random forest, la correlación de Spearman entre los predictores y el conocimiento previo sobre factores climáticos relevantes (Morera et al., 2021, 2022, 2024).

Para generar los predictores climáticos, se utilizó la información meteorológica interpolada y corregida según la altitud, a partir de datos diarios proporcionados por la Agencia Estatal de Meteorología (AEMET), empleando el paquete de R “meteoland” (De Cáceres et al., 2018). Finalmente, los datos se agregaron mensualmente para usar en el modelo.



El ajuste de hiper-parámetros se llevó a cabo mediante optimización bayesiana, utilizando validación cruzada ambiental con diez particiones, para minimizar el error cuadrático medio (RMSE) de las predicciones. Los hiper-parámetros ajustados incluyeron el número de variables seleccionadas aleatoriamente en cada división (“mtry”), el tamaño mínimo de los nodos terminales (“min.node.size”) y el número de árboles generados (“num.trees”).

Finalmente, evaluamos el modelo en función de su precisión predictiva y de la consistencia ecológica de los patrones detectados. A través de gráficos de dependencia parcial, identificamos relaciones clave entre los predictores climáticos y la productividad específica de cada especie, verificando su coherencia con estudios previos.

### 2.3 Estimación de la productividad histórica y futura

Para estimar la productividad actual y futura de setas comercializables se proyectó el modelo entrenado sobre las condiciones meteorológicas anuales entre 1994 y 2100 en los pinares de Cataluña con una resolución de 2.5 km<sup>2</sup>. Luego, se calculó la media de cada pixel para el periodo histórico (1994-2023) y dos periodos futuros (2024-2060 y 2061-2100). Comparamos dos escenarios de concentraciones atmosféricas de CO<sub>2</sub> previstas, que combinan las Trayectorias Socioeconómicas Compartidas (*Shared Socioeconomic Pathways*, SSP) y las Trayectorias de Concentración Representativa (*Representative Concentration Pathways*, RCP) para el siglo XXI: SSP2-4.5 y SSP5-8.5. El escenario SSP2-4.5 representa un desarrollo moderado con políticas de mitigación climática de alcance medio, mientras que el SSP5-8.5 describe un escenario de alto desarrollo económico basado en un uso intensivo de combustibles fósiles, con acciones de mitigación limitadas.

Calculamos las condiciones meteorológicas históricas mediante interpolación y corrección altitudinal de los registros diarios históricos (1994-2023) procedentes de las estaciones meteorológicas de la Agencia Estatal de Meteorología (AEMET) en Cataluña, con una resolución de 2.5 km, utilizando el paquete de R “meteoland” (v. 2.0.0) (De Cáceres et al., 2018). Posteriormente, agregamos los datos meteorológicos de temperatura media y precipitación acumulada a escala mensual.

Las condiciones climáticas futuras (2024-2100) se estimaron a partir de los datos meteorológicos diarios proyectados por el modelo EC-Earth3-CC (Döscher et al., 2022), perteneciente a la sexta fase del *Coupled Model Intercomparison Project* (CMIP6). La selección de este modelo se realizó, en parte, basándonos en la evaluación cualitativa de los modelos CMIP6 para la región mediterránea realizada por Palmer et al. (2023). Para corregir los sesgos de las proyecciones diarias del modelo EC-Earth3-CC, utilizamos los registros meteorológicos históricos de las estaciones de la AEMET en Cataluña y aplicamos un método de mapeo cuartílico multivariado (Cannon, 2018) mediante el paquete de R “MBC” (v. 0.10-6) (Cannon, 2023). A continuación, interpolamos y corregimos altitudinalmente los datos diarios de temperatura media y precipitación a una resolución de 2.5 km utilizando el paquete “meteoland” (De Cáceres et al., 2018).

## 4. Resultados

La relación entre los predictores climáticos y la productividad de setas comercializables mostró, de manera general, que un aumento de la precipitación mensual (durante el periodo de fructificación de setas) resulta en un aumento de la

productividad, mientras que un aumento de la temperatura media mensual disminuye la productividad. Además, la importancia de la precipitación es mayor a la de la temperatura en su conjunto, representando hasta un ~60% y un ~40%, respectivamente, según el modelo entrenado (Figura 1).

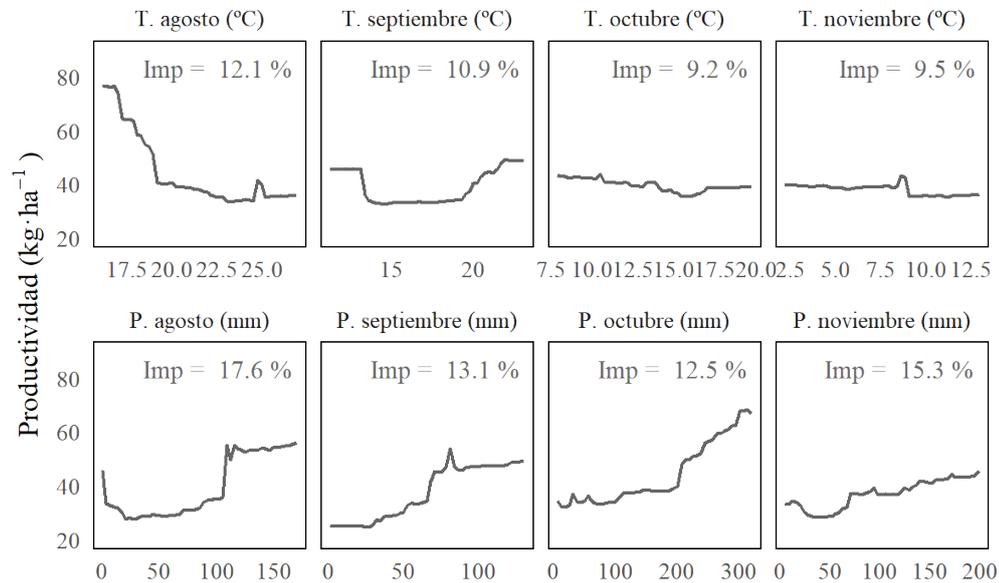


Figura 1. Relación entre los predictores climáticos del modelo y la productividad anual de setas comercializables ( $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ ). Los predictores climáticos son la temperatura media mensual (T.) de los meses de agosto, septiembre, octubre y noviembre y la precipitación acumulada mensual (P.) de los meses de agosto, septiembre, octubre y noviembre. “Imp.” Muestra la importancia relativa de cada predictor según el modelo de random forest entrenado.

Las estimaciones actuales de productividad anual de setas comercializables muestra valores de entre ~20 y ~80  $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$  (con una mediana de 30  $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ , y una media de ~35  $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ ) en los pinares de Cataluña (Figura 2 y 3). Esto representa producción anual media de >200 toneladas de setas comercializables en los pinares de Cataluña.

Vimos, de manera general, que las zonas situadas a mayor altitud muestran una mayor producción anual de setas comercializables, mientras que esta disminuye al disminuir la altitud. También, que los bosques costeros de la provincia de Girona son más productivos que los bosques costeros de las provincias de Barcelona o Tarragona (Figura 2).

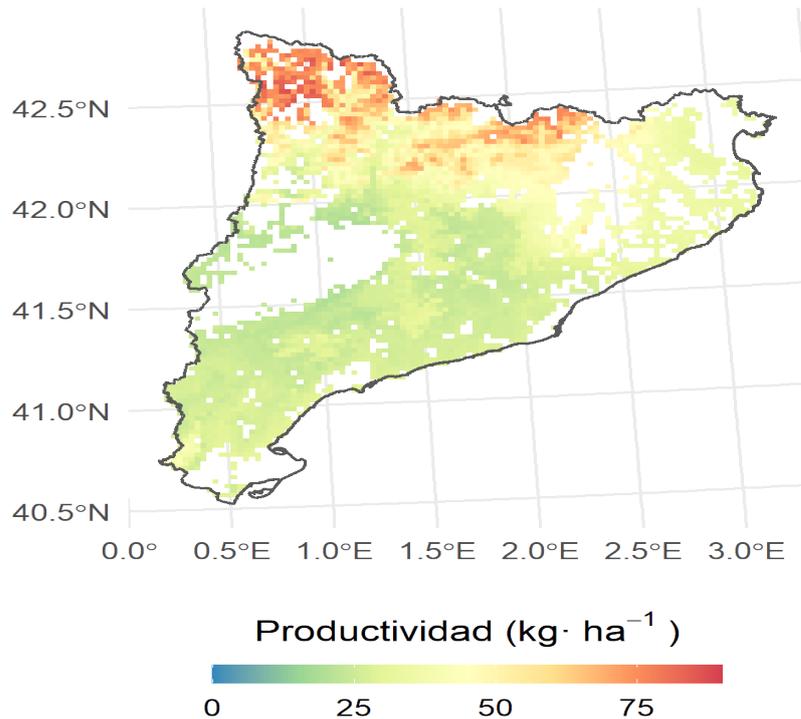


Figura 2. Estimación espacialmente explícita de la producción anual de setas comercializables ( $\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1}$ ) de los pinares de Cataluña, según los modelos de random forest entrenados. Resolución de  $2.5 \text{ km}^2$ .

Por lo que respecta al análisis de la productividad futura de setas comercializables, vimos que las tendencias serán diferentes en función del escenario de cambio climático (Figura 3 y 4). En el escenario SSP2-4.5, se podría esperar un aumento de la producción total media de setas de unas 40 toneladas al año (lo que equivale a un aumento del  $\sim 15\%$ ), al comparar la producción media de los periodos 2040-2070 y 2071-2100. Por lo contrario, bajo SSP5-8.5 estimamos que habría una disminución media de 12 toneladas de setas al año (equivalente a una pérdida total del  $\sim 5\%$ ). Estos cambios en la producción de setas comercializables no son iguales a través de todo el territorio. En el escenario SSP2-4.5, aunque el aumento es generalizado a través del territorio (llegando hasta un aumento de  $15 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$  al año), algunos puntos situados en el Pirineo y en el macizo de los Ports (Sur de Cataluña) presentan una disminución de la producción. Por otra parte, en el escenario SSP5-8.5, se registró una disminución de la producción en la mayoría de los pinares de Cataluña con valores máximos en el Pirineo (superando pérdidas de más de  $10 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$  al año). De todas formas, en el escenario SSP5-8.5 también se encontraron zonas donde habrá un aumento de la producción anual.

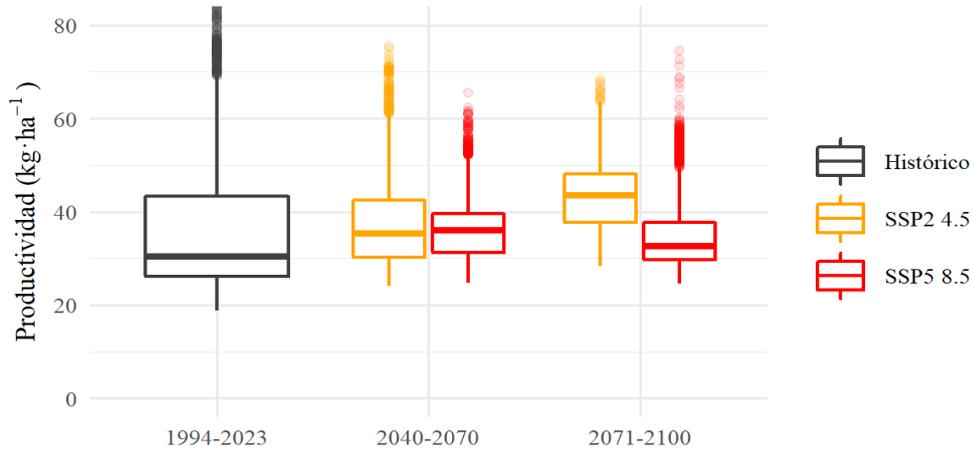


Figura 3. Diagrama de caja con la productividad histórica y futura (según los escenarios SSP2-4.5 y SSP5-8.5) en los pinares de Cataluña.

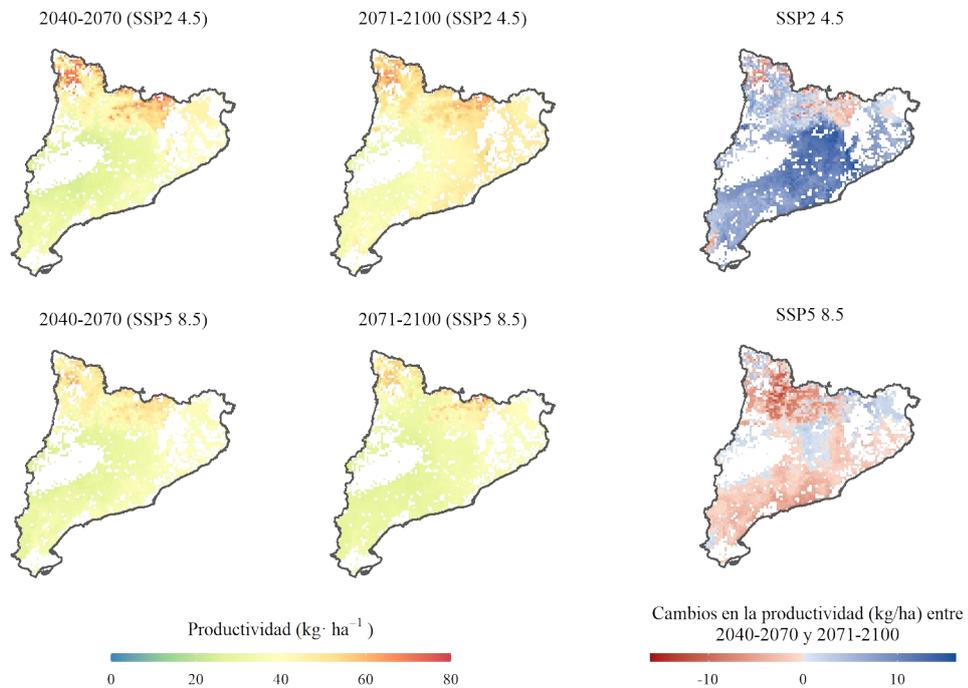


Figura 4. Estimación de la producción anual de setas comercializables futuras en los pinares de Cataluña para los periodos 2040-2070 y 2071-2100, y las diferencias entre ambos periodos, bajo diferentes escenarios de cambio climático (SSP2-4.5 y SSP5-8.5). Resolución 2.5 km

2

## 5. Discusión

Este estudio se fundamenta en un conjunto de datos que comprende más de 20 años de registros específicos sobre la abundancia de macrohongos, abordando cuestiones críticas identificadas por Hao et al. (2020), tales como la limitada disponibilidad de datos, los desafíos en la identificación taxonómica y las dificultades asociadas con la extrapolación a nuevos entornos. La aplicación de una metodología sistemática y estandarizada, implementada en más de 100



parcelas permanentes, permite modelar con precisión y analizar patrones complejos de productividad de setas, contribuyendo al avance del conocimiento en este campo.

Vimos que el cambio climático afectará a la producción de setas a través de los pinares de Cataluña, difiriendo según diferentes escenarios de cambio climático. Esto proporciona información valiosa tanto a los científicos como a los gestores forestales para el estudio, comprensión y conservación de los ecosistemas forestales y los servicios ecosistémicos proporcionados por los hongos, y puede ser una herramienta para la toma de decisiones de gestión forestal en un contexto del cambio climático. Los cambios en los patrones de fructificación de los hongos tienen un impacto directo en la provisión de servicios ecosistémicos como por ejemplo en la calidad del servicio ecosistémico sociocultural vinculado a la recogida de los hongos que puede llevar incluso a un colapso causado por el exceso de recolectores en ciertos puntos, que pueden ocasionar molestias a los propietarios forestales y locales (Górriz-Mifsud et al., 2017).

Los modelos de random forest ofrecen información sobre las conexiones entre la productividad específica de las especies y las condiciones ambientales. Han sido ampliamente evaluados para analizar las relaciones entre diferentes variables y determinar su relevancia (Gregorutti et al., 2017). No obstante, una adecuada selección de las variables del modelo es fundamental para garantizar resultados fiables (Hanberry, 2024). Estas herramientas se han aplicado en múltiples áreas de la ecología, como la estimación de biomasa (Kaveh et al., 2023), el análisis de la distribución de especies (Valavi et al., 2021) y los estudios genómicos (Brieuc et al., 2018). Aunque los modelos de aprendizaje automático no permiten identificar directamente variables cercanas que puedan reflejar relaciones causales entre la productividad de los hongos y las condiciones del entorno, son muy eficaces para explorar relaciones complejas (Archer y Kimes, 2008). Esto resulta especialmente relevante en ecosistemas mediterráneos, donde la productividad fúngica está profundamente influenciada por cambios climáticos a corto plazo (Alday et al., 2017; Garcia-Barreda et al., 2020; Karavani et al., 2018; Morera et al., 2021). La capacidad de estos modelos para manejar una amplia gama de predictores permite un ajuste más detallado y preciso.

Este estudio proporciona información complementaria a los patrones espacialmente explícitos identificados por Morera et al. (2021) y De-Miguel et al. (2014) en la misma área de investigación, donde se observó que la mayor productividad de hongos totales, comestibles y comercializables se concentra en las zonas subalpinas y montañosas. Nuestros resultados revelan que los patrones espaciales de las especies comercializables pueden variar significativamente dentro de la misma región. Además, las diferencias en el valor socioeconómico asociado a cada especie subrayan la necesidad de realizar estudios específicos por especie para desarrollar políticas de conservación y gestión que incluyan hongos comestibles. Además, el impacto encontrado del cambio climático sobre los hongos que producen setas comercializables coincide con otros estudios realizados en diferentes partes del mundo en relación con la distribución de especies (Wei et al., 2021; Guo y Rundel, 1997), la diversidad (Steidinger et al. 2020; Van Nuland et al., 2023), la fenología (Diez et al. 2013; Kausarud et al. 2008) y la productividad (Karavani et al. 2018; Morera et al. 2022 y 2023) de los macrohongos.

Este tipo de investigaciones puede abordar diversos aspectos de interés desde una perspectiva socioeconómica. Identificar las áreas con mayor fructificación de





agradecimientos texto de agradecimientos texto de agradecimientos (Libre Franklin 10, justificación completa, sangría en la primera línea dejando 5 espacios. La separación entre párrafos de un mismo bloque será de una línea en blanco.)

#### 8. **Bibliografía** (Libre Franklin 10, negrita y justificado)

ALDAY, J.G., ET AL., 2017. Mushroom biomass and diversity are driven by different spatiotemporal scales along Mediterranean elevation gradients. *Sci. Rep.* 7 (1), 45824. <https://doi.org/10.1038/srep45824>

AGREDA, T., ET AL., 2016. Long-term monitoring reveals a highly structured interspecific variability in climatic control of sporocarp production. *Agric. For. Meteorol.* 223, 39–47. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2016.03.015>

ARCHER, K.J., KIMES, R.V., 2008. Empirical characterization of random forest variable importance measures. *Comp. Stat. Data Analys.* 52 (4), 2249–2260. <https://doi.org/10.1016/j.csda.2007.08.015>

BEDIA, J., HERRERA, S., CAMIA, A., ET AL., 2014. Forest fire danger projections in the Mediterranean using ENSEMBLES regional climate change scenarios. *Climatic Change* 122, 185–199. <https://doi.org/10.1007/s10584-013-1005-z>

BENITO GARZÓN, M., SÁNCHEZ DE DIOS, R., SAINZ OLLERO, H., 2008. Effects of climate change on the distribution of Iberian tree species. *Appl. Veg. Sci.* 11 (2), 169–178. <https://doi.org/10.3170/2008-7-18348>

BONET, J.A., ET AL., 2010. Modelling the production and species richness of wild mushrooms in pine forests of the Central Pyrenees in northeastern Spain. *Can. J. For. Res.* 40 (2), 347–356. <https://doi.org/10.1139/X09-198>

BONET, J.A., GONZÁLEZ-OLABARRIA, J.R., MARTÍNEZ DE ARAGÓN, J., 2014. Mushroom production as an alternative for rural development in a forested mountainous area. *J. Mt. Sci.* 11 (2), 535–543. <https://doi.org/10.1007/s11629-013-2877-0>

BRIEUC, M.S.O., WATERS, C.D., DRINAN, D.P., NAISH, K.A., 2018. A practical introduction to random forest for genetic association studies in ecology and evolution. *Mol. Ecol. Resour.* 18 (4), 755–766. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12773>

CANNON, A.J., 2018. Multivariate quantile mapping bias correction: an N-dimensional probability density function transform for climate model simulations of multiple variables. *Climate Dynamics*, 50(1), 31-49.



CANNON, A.J., 2013. MBC: Multivariate Bias Correction of Climate Model Outputs. R package version 0.10-6. <https://CRAN.R-project.org/package=MBC>

CEO, 2014. Omnibus de la Generalitat de Catalunya 2014–1.

CHRISTIN, S., HERVET, E., LECOMTE, N., 2019. Applications for deep learning in ecology. *Methods in Ecol. Evol.* 10 (10), 1632–1644. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13256>

DE CÁCERES, M., MARTIN-STPAUL, N., TURCO, M., CABON, A., GRANDA, V., 2018. Estimating daily meteorological data and downscaling climate models over landscapes. *Environmental Modelling & Software*, 108, 186–196. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2018.08.003>

DE-MIGUEL, S., ET AL., 2014. Impact of forest management intensity on landscape-level mushroom productivity: a regional model-based scenario analysis. *For. Ecol. Manag.* 330, 218–227. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.07.014>

DIEZ, J.M., JAMES, T.Y., MCMUNN, M., IBÁÑEZ, I., 2013. Predicting species-specific responses of fungi to climatic variation using historical records. *Global Change Biology*, 19(10), 3145–3154. <https://doi.org/10.1111/gcb.12278>

DÖSCHER, R., ACOSTA, M., ALESSANDRI, A., ANTHONI, P., ARSOUZE, T., ET AL., 2022. The EC-Earth3 Earth system model for the Coupled Model Intercomparison Project 6. *Geosci. Model Dev.*, 15, 2973–3020. <https://doi.org/10.5194/gmd-15-2973-2022>

GARCIA-BARREDA, S., ET AL., 2020. Variability and trends of black truffle production in Spain (1970–2017): linkages to climate, host growth, and human factors. *Agric. For. Meteorol.* 287, 107951. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2020.107951>

GÓRRIZ-MIFSUD, E., MARINI GOVIGLI, V., BONET, J.A., 2017. What to do with mushroom pickers in my forest? Policy tools from the landowners' perspective. *Land Use Policy* 63, 450–460. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2017.02.003>

GREGORUTTI, B., MICHEL, B., SAINT-PIERRE, P., 2017. Correlation and variable importance in random forests. *Stat. Comput.* 27 (3), 659–678. <https://doi.org/10.1007/s11222-016-9646-1>

GUO, Q., & RUNDEL, P. W., 1997. Measuring dominance and diversity in ecological communities: choosing the right variables. *J. Veg. Sci.* 8(3), 405–408. <https://doi.org/10.2307/3237331>



HANBERRY, B. B., 2024. Practical guide for retaining correlated climate variables and unthinned samples in species distribution modeling, using random forests. *Eco. Inform.* 79, 102406. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2023.102406>

HAO, T., GUILLERA-ARROITA, G., MAY, T. W., LAHOZ-MONFORT, J. J., & ELITH, J., 2020. Using species distribution models for fungi. *Fungal Biol. Rev.* 34(2), 74–88. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2020.01.002>

KAUSERUD, H., STIGE, L. C., VIK, J. O., ØKLAND, R. H., HØILAND, K., & STENSETH, N. CHR., 2008. Mushroom fruiting and climate change. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 105(10), 3811–3814. <https://doi.org/10.1073/pnas.0709037105>

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

KAVEH, N., EBRAHIMI, A., ASADI, E., 2023. Comparative analysis of random forest, exploratory regression, and structural equation modeling for screening key environmental variables in evaluating rangeland above-ground biomass. *Eco. Inform.* 77, 102251. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2023.102251>

LIONELLO, P., & SCARASCIA, L., 2018. The relation between climate change in the Mediterranean region and global warming. *Reg. Environ. Change* 18, 1481–1493. <https://doi.org/10.1007/s10113-018-1290-1>

LINDNER, M., MAROSCHEK, M., NETHERER, S., KREMER, A., et al., 2010. Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *For. Ecol. Manage.* 259(4), 698–709.

MARTÍNEZ DE ARAGÓN, J., BONET, J. A., FISCHER, C. R., & COLINAS, C., 2007. Productivity of ectomycorrhizal and selected edible saprotrophic fungi in pine forests of the pre-Pyrenees mountains, Spain: Predictive equations for forest management of mycological resources. *For. Ecol. Manage.* 252(1–3), 239–256. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.06.040>

MARTÍNEZ DE ARAGÓN, J., RIERA, P., GIERGICZNY, M., & COLINAS, C., 2011. Value of wild mushroom picking as an environmental service. *For. Policy Econ.* 13(6), 419–424. <https://doi.org/10.1016/j.forpol.2011.05.003>

MORÁN-ORDOÑEZ, A., et al., 2021. Ecosystem services provision by Mediterranean forests will be compromised above 2°C warming. *Glob. Chang. Biol.* 27(18), 4210–



4222. <https://doi.org/10.1111/gcb.15745>

MORERA, A., LEBLANC, H., MARTÍNEZ DE ARAGÓN, J., BONET, J. A., & DE-MIGUEL, S., 2024. Analysis of climate change impacts on the biogeographical patterns of species-specific productivity of socioeconomically important edible fungi in Mediterranean forest ecosystems. *Eco. Inform.* 81, 102557. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2024.102557>

MORERA, A., MARTÍNEZ DE ARAGÓN, J., BONET, J. A., LIANG, J., & DE-MIGUEL, S., 2021. Performance of statistical and machine learning-based methods for predicting biogeographical patterns of fungal productivity in forest ecosystems. *For. Ecosyst.* 8(1), 21. <https://doi.org/10.1186/s40663-021-00297-w>

MORERA, A., MARTÍNEZ DE ARAGÓN, J., DE CÁCERES, M., BONET, J. A., & DE-MIGUEL, S., 2022. Historical and future spatially-explicit climate change impacts on mycorrhizal and saprotrophic macrofungal productivity in Mediterranean pine forests. *Agric. For. Meteorol.* 319, 108918. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2022.108918>

PALAHÍ, M., et al., 2009. Effect of the inclusion of mushroom values on the optimal management of even-aged pine stands of Catalonia. *For. Ecol. Manage.* 55(6). <https://doi.org/10.1093/forestscience/55.6.503>

PALMER, T. E., MCSWEENEY, C. F., BOOTH, B. B. B., PRIESTLEY, M. D. K., et al., 2023. Performance-based sub-selection of CMIP6 models for impact assessments in Europe. *Earth Syst. Dynam.* 14(2), 457–483.

PEAY, K. G., KENNEDY, P. G., & TALBOT, J. M., 2016. Dimensions of biodiversity in the Earth mycobiome. *Nat. Rev. Microbiol.* 14(7), 434–447. <https://doi.org/10.1038/nrmicro.2016.59>

PEÑUELAS, J., SARDANS, J., FILELLA, I., ESTIARTE, M., et al., 2017. Impacts of global change on Mediterranean forests and their services. *Forests* 8(12), 463.

ROCES-DÍAZ, J. V., et al., 2021. Temporal changes in Mediterranean forest ecosystem services are driven by stand development, rather than by climate-related disturbances. *For. Ecol. Manage.* 480, 118623. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118623>

SÁNCHEZ-MARTÍNEZ, P., MENCUCINI, M., GARCÍA-VALDÉS, R., HAMMOND, W. M., et al., 2023. Increased hydraulic risk in assemblages of woody plant species predicts spatial patterns of drought-induced mortality. *Nat. Ecol. Evol.* <https://doi.org/10.1038/s41559-023-02180-z>



STEIDINGER, B. S., BHATNAGAR, J. M., VILGALYS, R., TAYLOR, J. W., et al., 2020. Ectomycorrhizal fungal diversity predicted to substantially decline due to climate changes in North American Pinaceae forests. *J. Biogeogr.* 47(3), 772–782. <https://doi.org/10.1111/jbi.13802>

THESEN, A., 2016. Adoption of machine learning techniques in ecology and Earth science. *One Ecosyst.* 1, e8621. <https://doi.org/10.3897/oneeco.1.e8621>

VALAVI, R., ELITH, J., LAHOZ-MONFORT, J. J., & GUILLERA-ARROITA, G., 2018. blockCV: An R package for generating spatially or environmentally separated folds for k-fold cross-validation of species distribution models. *Methods Ecol. Evol.* <https://doi.org/10.1111/2041-210x.13107>

VAN NULAND, M. E., DAWS, S. C., BAILEY, J. K., SCHWEITZER, J. A., et al., 2023. Above- and belowground fungal biodiversity of *Populus* trees on a continental scale. *Nat. Microbiol.* 8(12), 2406–2419. <https://doi.org/10.1038/s41564-023-01514-8>

WRIGHT, M. N., & ZIEGLER, A., 2017. ranger: A fast implementation of random forests for high dimensional data in C++ and R. *J. Stat. Softw.* 77(1). <https://doi.org/10.18637/jss.v077.i01>