



9CFE-1739

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

Organiza





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

Macro-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

3.1 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).

3.2 Modelización

3.2.1 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 m²) 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).

3.2.2 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.

3.3 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 periodos temporales: la diversidad promedio de los periodos 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 periodo) 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

4.1 Diversidad alfa

La relación entre los predictores climáticos y la diversidad alfa anual mostró patrones similares entre hongos micorrízicos y hongos saprobios y entre las distintas métricas de diversidad, es decir, 0D, 1D y 2D. La precipitación mensual presentó una relación positiva con la diversidad alfa. En general, la temperatura máxima en agosto, septiembre y octubre mostró una relación negativa con la diversidad alfa, mientras que la temperatura máxima en noviembre tuvo una relación positiva (Figura 1).

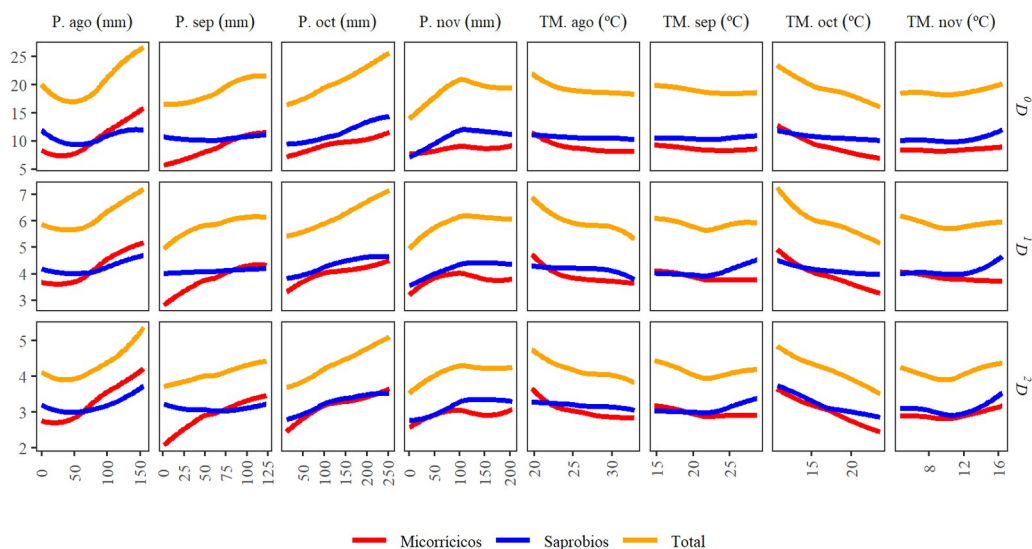


Figura 1. Gráficos de dependencia parcial entre la diversidad alfa y los predictores del modelo (0D , 1D , 2D) para hongos totales, micorrízicos y saprófitos. Los predictores mostrados son la precipitación mensual (P.) (mm) y la temperatura máxima media (TM) ($^{\circ}C$) para los meses de agosto (ago), 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 micorrícicas y saprobias. Sin embargo, a medida que aumentaba el valor de q , esta diferencia se volvía menos notable. Comparando entre micorrícicas y saprobias, en el caso de las especies micorrícicas, 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 micorrícicos 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 micorrícicas 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 micorrícicas) 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).

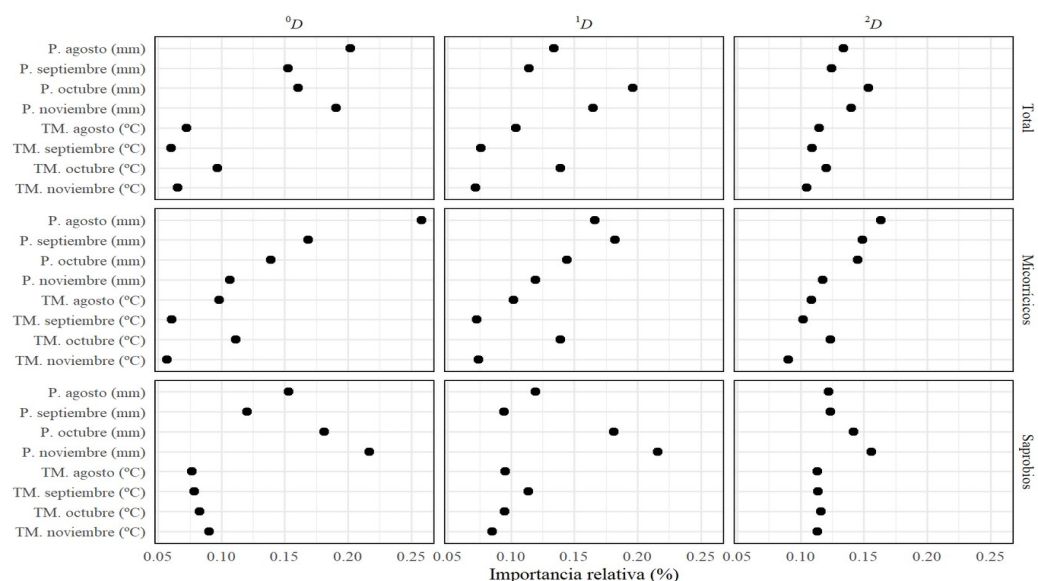


Figura 2. Importancia relativa de los predictores del modelo de random forest para

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.

Grupo	RB	RCP 4.5			RCP 8.5		
		$^{\circ}D$	$^{\circ}D$	$^{\circ}D$	$^{\circ}D$	$^{\circ}D$	$^{\circ}D$
Total	B	NA	NA	NA	-9.8	-11.1	-11.8
	C	NA	NA	NA	-10.7	-9.2	-10.6
	G	NA	NA	NA	-7.3	-10.5	-12.3
	H	NA	NA	NA	NA	-9.0	-09.5
Micorrícicos	B	NA	-1.4	NA	-11.7	-14.9	-12.8
	C	NA	NA	NA	-13.9	-13.2	-11.3
	G	NA	NA	NA	-10.6	-12.2	-11.4
	H	NA	NA	NA	-5.8	-8.6	-7.3
Saprobios	B	NA	NA	NA	-6.2	-5.4	-4.9
	C	NA	NA	NA	NA	NA	NA
	G	NA	0.035	NA	NA	1.2	5.1
	H	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 micorrízicas, 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.

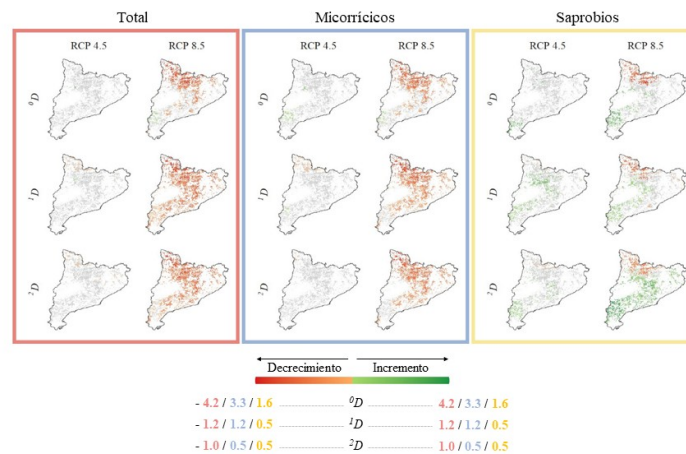


Figura 3. Cambios futuros en la diversidad alfa total, de micorrícicas y de saprobias de macrohongos. Los valores relativos (%) se estimaron según las diferencias entre los valores promedio de diversidad alfa (números de Hill de orden 0, 1 y 2, respectivamente) de los períodos 2023-2060 y 2061-2100. 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.

4.2 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 potencial de cambio dentro de su rango de precipitación (Figura 4).

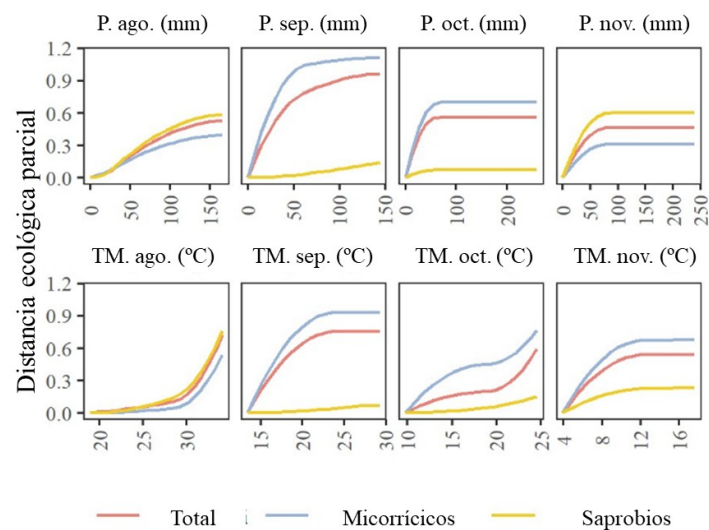


Figura 4. Cambios futuros en la diversidad alfa total, de micorrícicas y de saprobias de macrohongos. Los valores absolutos se estimaron según las diferencias entre los valores promedio de diversidad alfa (números de Hill de orden 0, 1 y 2, respectivamente) de los periodos 2023-2060 y 2061-2100. Las 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.

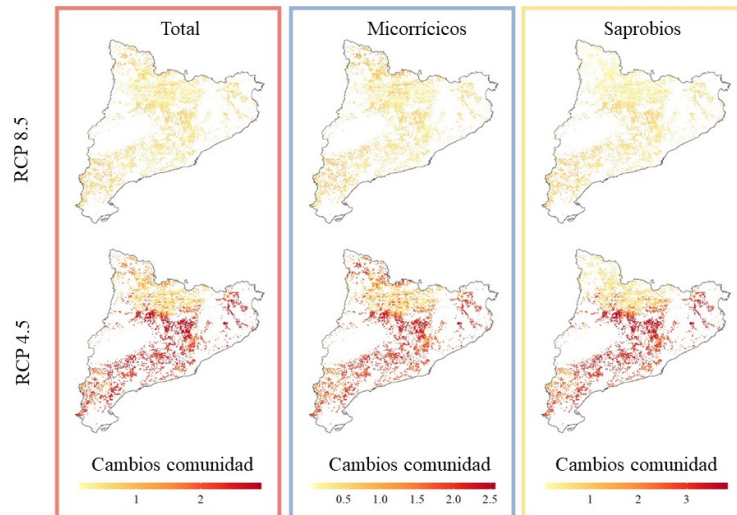
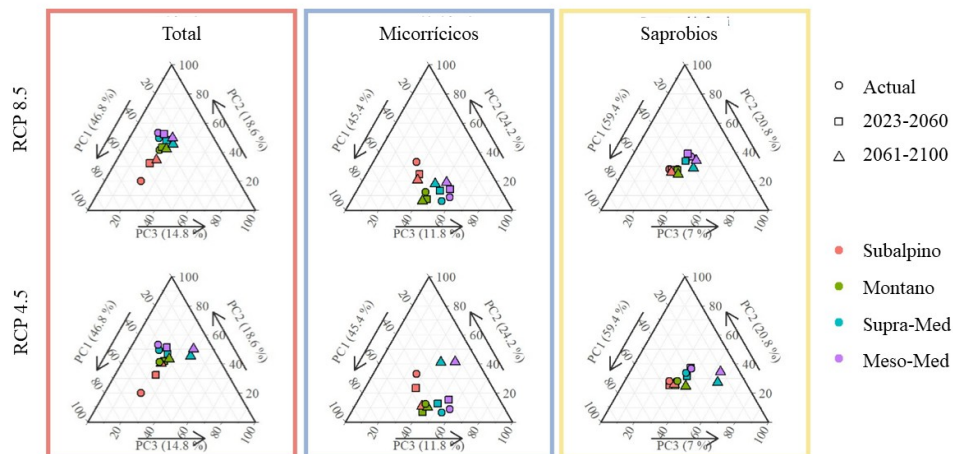


Figura 5. Efecto espacialmente explícito del cambio climático en la composición de las comunidades de macrohongos bajo los escenarios RCP 4.5 y RCP 8.5. Los valores reflejan el cambio en la comunidad entre los períodos 2023-2060 y 2061-2100, basado en la distancia entre la posición de cada píxel en ambos períodos 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; KAUSERUD 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 cómo varía el impacto del cambio climático sobre la diversidad total de macrohongos a lo largo del gradiente altitudinal es complejo. A diferencia de lo observado en plantas, donde los mayores cambios ocurren a baja altitud (BERTRAND et al., 2011; SAATKAMP et al., 2023), en los macrohongos se prevén alteraciones más notables en altitudes elevadas del Mediterráneo, debido a cambios esperados en temperatura y precipitación (KOTLARSKI et al., 2012). Esto se debe a la estrecha relación entre la fructificación fúngica y las condiciones meteorológicas (MORERA et al., 2021). Sin embargo, esta tendencia no es uniforme entre especies, ya que varía según sus requerimientos ecológicos y grupos tróficos.

Además, el cambio climático afecta de forma distinta a la diversidad alfa y beta a lo largo del gradiente altitudinal. La diversidad beta muestra el mayor impacto en zonas bajas, donde la composición de especies cambia significativamente, aunque las pérdidas de riqueza y abundancia sean menores. Estos cambios no solo reflejan diferencias en productividad, sino también un recambio de especies. En altitudes más bajas, con menor diversidad alfa, este recambio implica una sustitución de especies que puede alterar el funcionamiento del ecosistema. Comunidades más diversas suelen mantener funciones ecológicas estables gracias a la complementariedad entre especies dominantes (ALLAN et al., 2011), aunque algunos autores plantean que la riqueza de especies por sí sola podría ser más determinante (ALBRECHT et al., 2021).

Por tanto, entender cómo el recambio y la riqueza afectan el funcionamiento y la estabilidad de los ecosistemas es crucial (EGLI, 2011). Además, este recambio podría explicar los cambios de productividad reportados en estudios previos (KARAVANI et al., 2017; MORERA et al., 2022), no solo por variaciones en el rendimiento de especies presentes, sino por la 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. *Mycol. Prog.*, 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. *Nat. Ecol. & Evo.*, 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. *VZJ*, 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. *Nat.*, 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 Ecol.*, 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/0f65ac7f9def86707f4eaeafa/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. *Environ. Model. Softw.*, 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. *Glob. Chang. Biol.*, 19(10), 3145–3154. <https://doi.org/10.1111/gcb.12278>

EGLI, S. (2011). Mycorrhizal mushroom diversity and productivity—an indicator of forest health? *Ann. For. Sci.*, 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. *Sci.*, 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? *Clim. 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? *Syst. Biol.*, 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. *Nat.*, 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. *J. Veg. Sci.*, 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 Biol. Rev.*, 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. *J. Ecol.*, 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 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*. *Sci. Hort.*, 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., & 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>

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. U.S.A.*, 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. *Clim. 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., & WULFMEYER, V. (2014). Regional climate modeling on European scales: a joint standard evaluation of the EURO-CORDEX RCM ensemble. *Geosci. Model Dev.*, 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., HENGVELD, G. M., NABUURS, G.-J., PFAUTSCH, S., ... REICH, P. B. (2016). Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Sci.*, 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. *For. Ecol. Manag.*, 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>

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

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 Ecol., 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. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 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. *Ecol. 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. *Agricul. For. Meteorol.*, 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. *Appl. Geogr.*, 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., IRŠENAITĖ, 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. *Nat. Rev. Microbiol.*, 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 Phytol.*, 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. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 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. *J. Biogeogr.*, 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. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 111(17), 6341–6346. <https://doi.org/10.1073/pnas.1402584111>

TEDERSOO, L., NAADEL, T., BAHRAM, M., PRITSCH, K., BUEGGER, F., LEAL, M., KÖLJALG, U., & PÖLDMAA, K. (2012). Enzymatic activities and stable isotope patterns of ectomycorrhizal fungi in relation to phylogeny and exploration types in an afrotropical rain forest. *New Phytol.*, 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 Biol. Rev.*, 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., HOBIE, S. E., REICH, P. B., & ZHOU, J. (2015). Fungal Communities Respond to Long-Term CO₂ Elevation by Community Reassembly. *Appl. Environ. Microbiol.*, 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., EICHORN, 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. *Nat.*, 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. *Nat. Microbiol.*, 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 Ecol.*, 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. *Sci. Total Environ.*, 755, 142548. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.142548>

WHITTAKER, R. H. (1960). Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecol. Monogr.*, 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. *J. Stat. Softw.*, 77(1). <https://doi.org/10.18637/jss.v077.i01>