2025 | **16-20**
GIJÓN | **JUNIO**

9º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

9CFE-1864

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

Organiza

Análisis a medio-largo plazo de la recuperación de hongos ectomicorrícicos y su efecto en la regeneración natural de *Pinus pinaster* tras un incendio forestal extremo.

TURIEL-SANTOS, S. (1), CALVO, L. (1), y TABOADA, A. (1, 2)

(1) Área de Ecología, Departamento de Biodiversidad y Gestión Ambiental, Universidad de León, E-24070 León, España.

(2) Instituto de Investigación del Medio Ambiente (IMA), Universidad de León, E-24007 León, España.

Resumen

El objetivo es analizar la recuperación de hongos ectomicorrícicos diez años tras un incendio forestal extremo (año 2012) y sus efectos en la regeneración natural de los pinos de *Pinus pinaster*. Se analizó el efecto del fuego en el número total de ectomicorrizas (ECM) y por tipos y en el porcentaje de micorrización en 20 transectos en la zona quemada y 5 en una zona no quemada (control). Se determinó la relación entre estas variables de micorrización y las variables morfológicas y de floración de los pinos. Los resultados señalan que, aunque existe una mayor abundancia de ECM en la zona control, no se encontraron diferencias significativas en el porcentaje de micorrización ni en la abundancia de ECM por tipos; excepto en las ECM simples, que fueron más numerosas en la zona control. Se observó una correlación positiva y significativa entre las variables micorrizógenas y el desarrollo de los pinos (altura, edad y grosor del tronco) en la zona quemada en el tercer año de crecimiento. El porcentaje de micorrización se relacionó positivamente con el número de piñas producidas. Se confirma la recuperación post-fuego de los hongos ectomicorrícicos y su relación con la regeneración natural de los pinos.

Palabras clave

Crecimiento, ectomicorrizas, pinos, post-fuego.

1. Introducción

Durante las últimas décadas, los regímenes históricos de incendios forestales han cambiado debido a múltiples interacciones entre los impulsores del cambio global relacionados con el abandono rural masivo, la falta de uso de los sistemas forestales y el cambio climático (PAUSAS & FERNÁNDEZ-MUÑOZ, 2012; SAYEDI et al., 2024). En términos globales, se ha observado un aumento en el número de eventos extremos de incendios forestales de alta severidad (RUFFAULT et al., 2020; DROBYSHEV et al., 2021), así como un aumento en la proporción de áreas quemadas afectadas por incendios de alta severidad (FERNÁNDEZ-GARCÍA et al., 2023; CUNNINGHAM et al., 2024).

Los cambios en los parámetros del régimen de incendios forestales, como el aumento de la severidad del fuego y la mayor extensión de la superficie quemada (MARCOS et al., 2024), representan una de las principales amenazas para los ecosistemas mediterráneos, afectando a miles de hectáreas y provocando catástrofes humanas con graves efectos ecológicos y socioeconómicos. Estos cambios ponen en peligro la provisión de bienes y servicios ecosistémicos para la

sociedad (LEVERKUS et al., 2020; MOGHLI et al., 2021; TABOADA et al., 2021). Además, la recurrencia de los incendios forestales (número de incendios forestales en un periodo determinado) es uno de los componentes esenciales del régimen de incendios forestales que influye significativamente en la regeneración natural post-incendio (FERNÁNDEZ-GUISURAGA et al., 2023). Esta recurrencia compromete la resiliencia de los ecosistemas en áreas históricamente alteradas, modificando las características estructurales y funcionales del ecosistema e impactando en los procesos ecológicos que soportan (MOGHLI et al., 2021). Los pinares mediterráneos propensos al fuego dominados por *Pinus pinaster* Aiton proporcionan múltiples servicios y bienes ecosistémicos a la sociedad, como el suministro de agua, la mitigación de la erosión del suelo, la producción de madera, el valor recreativo, etc. (ROCES-DÍAZ et al. 2018; MORÁN-ORDÓÑEZ et al. 2020; TURIEL-SANTOS et al., 2024, 2025). Estos ecosistemas han desarrollado adaptaciones al fuego que favorecen su regeneración natural (FERNÁNDEZ-GARCÍA et al., 2020; HUERTA et al., 2021) tales como: (i) desarrollo de cortezas más gruesas, (ii) aumento en la proporción de conos serótimos, y (iii) reducción de la edad necesaria para producir semillas viables (TAPIAS et al., 2004; SÁNCHEZ, 2005). Estas adaptaciones posibilitan un grado de regeneración que permite mantener las poblaciones de pino, siempre y cuando las nuevas plántulas alcancen la madurez sexual y produzcan suficientes conos con semillas viables antes de que se produzca un nuevo incendio (TAPIAS et al., 2001, 2004). Sin embargo, los pinares de pino marítimo (*Pinus pinaster*), en las últimas décadas, se están viendo muy afectados por la intensificación del régimen de incendios forestales que amenaza la regeneración natural de los árboles (GONZÁLEZ-DE-VEGA et al. 2016; FERNÁNDEZ-GARCÍA et al. 2019, 2020) con una regresión de la estructura de la vegetación y un retraso de los procesos de sucesión debido a la proliferación de arbustos mediterráneos (TABOADA et al., 2017, 2018).

En estas circunstancias, se necesita una mejor comprensión de los procesos cambiantes de regeneración para promover el establecimiento y supervivencia de plántulas de pino. Se sabe que la regeneración de los pinos dura más de dos años tras el incendio (LUIS-CALABUIG et al., 2002), y que el desarrollo de las plántulas no depende exclusivamente de los factores ambientales posteriores (PAUSAS et al., 2004), sino también de las asociaciones simbióticas que estas formen con hongos ectomicorrízicos (TAYLOR & BRUNS, 1999). *Pinus pinaster*, al igual que el resto de especies del género *Pinus*, está ecológicamente obligado a formar relaciones micorrizógenas, que dependen directamente de la presencia del inóculo fúngico para su establecimiento y supervivencia (SMITH & READ, 1997).

Las asociaciones micorrízicas, que incluyen hongos micorrízicos de diferentes gremios, por ejemplo, hongos micorrízicos ectomicorrízicos, ericoides y arbusculares, benefician a la mayoría de las plantas terrestres al proporcionar un mejor acceso a los nutrientes y tolerancia al estrés abiótico y biótico (SMITH & READ, 2010; RASMANN et al., 2017). A través de estas funciones, los simbiontes de la raíz micorrízica impulsan los rasgos subterráneos de las plantas (MCCORMACK, et al., 2017), regulan las interacciones planta-planta (BEVER et al., 2010) y alteran los procesos del ecosistema (TEDERSOO, et al., 2019) junto con otros impulsores bióticos y abióticos. Al afectar las habilidades competitivas de los individuos de las plantas, las asociaciones micorrízicas impulsan la población de plantas y la dinámica de la comunidad (TEDERSOO et al., 2016, 2019), lo que los convierte en un determinante potencialmente crítico de las respuestas del ecosistema a las perturbaciones causadas por los incendios.

Los incendios forestales extremos afectan negativamente a la comunidad fúngica en los pinares mediterráneos dominados por *Pinus pinaster*, con efectos adversos que persisten durante más de 20 años tras el fuego (TURIEL-SANTOS et al., 2024). La capacidad de recuperación de la comunidad fúngica está relacionada con la capacidad de regeneración de las especies dominantes arbóreas dominantes en estos sistemas forestales (PÉREZ-IZQUIERDO et al., 2021; TURIEL-SANTOS et al., 2024) y con los cambios en las propiedades fisicoquímicas y biológicas del suelo tras los incendios forestales (FERNÁNDEZ-GARCÍA et al., 2019, 2021; FERNÁNDEZ-GUISURAGA et al., 2023).

A pesar de que varios estudios sugieren que la diversidad de hongos y plantas micorrízicas están relacionadas positivamente (HIESALU et al., 2014; TEDERSOO et al., 2016) y que los cambios en las comunidades de hongos micorrízicos inducidos por la intensificación de los regímenes de incendios podrían tener consecuencias importantes para la multifuncionalidad de los ecosistemas (DELGADO-BAQUERIZO et al., 2016; EMMETT DUFFY et al., 2017; DEVAN et al., 2023), se sabe relativamente poco sobre el papel de los hongos micorrízicos en la formación de las comunidades vegetales (TEDERSOO et al., 2020), especialmente en el caso de los grandes incendios forestales que afectan a la región Mediterránea (BUSCARDO et al., 2010).

2. Objetivos

El objetivo general es analizar la recuperación de hongos ectomicorrízicos diez años tras un gran incendio forestal y qué efectos tienen estos en la recuperación natural post-fuego de los ecosistemas de pinar de *Pinus pinaster* de la Sierra del Teleno (León). Para alcanzar este objetivo general, se abordaron los siguientes objetivos específicos:

- Analizar el efecto del gran incendio forestal en la abundancia de ectomicorrizas y el porcentaje de micorrización de las raíces de los pinos. Se espera que el fuego afecte negativamente a la abundancia de ectomicorrizas y al porcentaje de micorrización (ALLEN, 1991; AMARANTHUS, 1992; HEWITT et al., 2022).
- Analizar el efecto del gran incendio forestal en la abundancia de ectomicorrizas según su tipología. Se espera que el fuego afecte de manera diferente a las distintas tipologías de ramificación de ectomicorrizas, favoreciendo los tipos más simples (es decir, ectomicorrizas no ramificadas y dicotómicas) frente a los más complejos en la zona quemada (BUSCARDO et al., 2010).
- Determinar la posible influencia de las ectomicorrizas en la recuperación post-fuego del pinar a partir del estudio de la relación entre la abundancia de ectomicorrizas (total y por tipo) y el porcentaje de micorrización con variables morfológicas de crecimiento y de floración temprana de los pinos. Se espera que las ectomicorrizas afecten positivamente al desarrollo de los pinos diez años después del fuego (TEDERSOO et al., 2019, 2020).

3. Metodología Diseño experimental y muestreo de campo

El estudio se realizó en la Sierra del Teleno, situada en la parte noroccidental de la provincia de León (España; 42°15'34"N - 06°12'13"W; 915 - 1200 m s.n.m.). El clima es mediterráneo con precipitaciones medias anuales entre 650 - 900 mm, temperatura media anual de 10 °C, y 2-3 meses de sequía estival. Los suelos se desarrollan sobre litologías silíceas, muy arenosos y ácidos (pH = 5,21 ± 0,25 SD),

con bajo contenido en materia orgánica.

El paisaje está dominado por bosques de pino marítimo (*Pinus pinaster* Aiton), con un sotobosque arbustivo formado por especies leñosas como *Erica australis* L., *Genista tridentata* L., *Halimium lasianthum* spp. *alyssoides* (Lam.) Greuter, y *Calluna vulgaris* (L.) Hull. Históricamente, los incendios forestales han sido muy frecuentes en la zona, generalmente causados por tormentas secas (Santamaría, 2015), pero también inducidos por el hombre (FERNÁNDEZ-GARCÍA et al., 2018). Así, las principales estrategias de adaptación al fuego de los pinos son la floración temprana y los altos niveles de serotonina (es decir, más del 95% de los árboles portan conos serotinos que pueden persistir en el banco de copas hasta 40 años, almacenando semillas viables y proporcionando una defensa mecánica y térmica eficaz de las semillas durante incendios de alta severidad) (TAPIAS et al., 2004). Sin embargo, en las últimas décadas se han producido cambios significativos en el régimen de incendios que afecta a la zona, caracterizado por una mayor recurrencia y severidad de los mismos. Esto se ha traducido en un menor reclutamiento y crecimiento de plántulas de pino que dificulta la regeneración arbórea natural y en una recuperación del matorral favorecida en las primeras etapas de la sucesión post-incendio (TABOADA et al., 2017).

En agosto de 2012, un gran incendio forestal de alta severidad quemó 11.891 ha en el área de estudio (QUINTANO et al., 2017) consumiendo la mayoría de las copas de los árboles y destruyendo el sotobosque. Diez años después del incendio de 2012, establecimos 25 unidades experimentales en total, 20 a lo largo del área quemada y 5 en un área adyacente de bosque natural de *P. pinaster* no quemada en los últimos 40 años (es decir, área de control) separados cada uno 60 metros dentro de cada zona. El bosque no quemado estaba dominado por árboles de *P. pinaster* [10-17 m de altura; media ($\pm$ SD) diámetro a la altura del pecho = $1,32 \pm 0,22$ m; media ($\pm$ SD) porcentaje de cobertura = $15,33 \pm 30,32$ %] y especies leñosas [*E. arborea* ($20,33 \pm 28,19$ %) y *E. australis* ($10,00 \pm 22,99$ %)]. Durante el mes de mayo de 2022, se recogieron muestras para el estudio de ectomicorrizas (ECM). Para ello, en cada unidad experimental se eligieron de forma aleatoria dos pinos de tamaño superior a 0,5 m, con el requisito de estar a cierta distancia de otros individuos para asegurar de que se extraen micorrizas de un único ejemplar. Una vez seleccionados los 50 pinos en total, se tomaron dos muestras de suelo por pino, correspondientes a las medidas de 20 x 20 x 12 cm, una en orientación sur y otra en orientación norte.

Las muestras de suelo fueron llevadas al laboratorio, se dejaron secar, se extendieron sobre papel de filtro, y se extrajeron las raíces para cada ejemplar de pino, utilizando un tamiz y una bandeja con agua caliente para eliminar la tierra adherida. Las raíces se introdujeron en tubos Falcon con alcohol de 70°, asegurando así su conservación, para la posterior determinación de presencia o no de ectomicorrizas. Las ectomicorrizas presentes fueron caracterizadas y cuantificadas, según su morfología externa, con ayuda de un microscopio.

Para el estudio de las ectomicorrizas en cada raíz se siguió el método de cuadrículas descrito por GIOVANNETTI & MOSSE (1980) en el cual se miden todas las raíces (con ayuda de una plantilla cuadrículada pegada a la placa Petri). Para las raíces micorrizadas, se contabilizó el número de puntas micorrizadas y se clasificó la tipología de ramificación de cada una de las ectomicorrizas presentes, según AGERER (1987-1998), pudiendo ser: (i) no ramificada, (ii) monopodial pinnada, (iii) monopodial piramidal, (iv) dicotómica, (v) irregular pinnada, (vi)

coraloide, o (vii) tuberosa. Para calcular el porcentaje de colonización micorrizógena (% M) de cada ejemplar de pino, se realizó el promedio de la aplicación del Método de Intersección (BRUNDRETT et al., 1996) para cada una de las raíces muestreadas de cada ejemplar. Este método asume que la presencia de una punta micorrizada genera una intersección nueva en la raíz, con lo cual el porcentaje se calcula dividiendo el número de intersecciones micorrizadas entre el número total de intersecciones existentes, de acuerdo con la fórmula:

$$\% M = (N_{im} / N) * 100$$

donde:

N_{im} = N.º de intersecciones micorrizadas

N = N.º total de intersecciones

Para poder contrastar los efectos que tienen estas ectomicorrizas en la recuperación natural post-fuego de los ecosistemas de pinar, se recogieron datos de las características morfológicas de los 40 ejemplares de pinos seleccionados para la recogida de muestras de suelo en la zona quemada. Para cada individuo de pino se determinó su edad con el método de TAPIAS et al., (2001), contando el número de verticilos de cada ejemplar. En cuanto a variables de crecimiento, se midieron: (i) la altura total (cm), (ii) la longitud (cm) y (iii) el grosor (mm) del fragmento de tronco correspondiente al tercer año de crecimiento, con ayuda de una cinta métrica y un calibre electrónico. Se eligió este año de crecimiento para medir estas dos últimas variables dado que es momento en el que se produce mayor competencia por recursos (agua, nutrientes) con los arbustos vecinos (CALVO et al., 2008; TABOADA et al., 2017). También se tomaron datos de variables de floración temprana como: (i) el número de piñas total de cada individuo de pino y, (ii) su primer año con piña, según el verticilo donde aparezca.

Análisis de datos

Se comprobaron las diferencias en el número total de ectomicorrizas (ECM) y el porcentaje de colonización micorrizógena entre los tratamientos control y quemado a través de un Análisis de la Varianza (ANOVA) de una vía. La comprobando previamente la normalidad del conjunto de datos se comprobó con el test de Shapiro-Wilk y la homocedasticidad de varianzas, con el test de Levene.

Del mismo modo, se comprobaron las diferencias entre los tratamientos quemado y control, y el tipo de ECM, realizando un Análisis de la Varianza (ANOVA) de dos vías; teniendo en cuenta el número de ECM de cada tipo (no ramificada, monopodial pinnada, monopodial piramidal, dicotómica, irregular pinnada, coraloide y tuberosa). Igualmente, se comprobó la normalidad del conjunto de datos, con el test de Shapiro-Wilk y la homocedasticidad de varianzas, con el test de Levene. En aquellos casos en los que se detectaron diferencias significativas ($p < 0,05$) en el tipo de ECM se llevó a cabo una prueba Post-hoc de Tukey para las comparaciones entre pares.

Posteriormente, en la zona quemada, se analizaron las correlaciones entre las características morfológicas y de floración temprana de los ejemplares de pino (altura, edad, longitud del tercer año de crecimiento y grosor del tercer año de crecimiento, número total de piñas y año de la primera piña) y las variables micorrizógenas estudiadas (número total de ECM, porcentaje de colonización y número de ECM por tipo), utilizando el coeficiente de correlación de Pearson dado que los datos tienen distribución normal. También, mediante el programa

informático Excel, se representó gráficamente la relación positiva o negativa entre cada par de variables, calculando la recta de regresión, su ecuación, y la bondad de ajuste (R^2) de la recta a los datos.

Todos los análisis de datos se realizaron con el programa PAST 4.14 (HAMMER et al., 2001).

4. Resultados

Abundancia de ectomicorrizas y porcentaje de colonización micorrizógena

Se detectaron diferencias estadísticamente significativas ($F=14,54$; $p<0,001$) entre la zona quemada y la zona control, habiendo más ectomicorrizas en las raíces de los pinos de los transectos control que en los quemados (Figura 1).

Figura 1. Abundancia total de ectomicorrizas (ECM) (media y desviación estándar) en los tratamientos control y quemado. Los valores con letras distintas son significativamente diferentes.

En cuanto al porcentaje de colonización micorrizógena, se comprobó que no existen diferencias significativas entre tratamientos control y quemado ($F=1,09$; $p=0,303$) (Figura 2).

Figura 2. Porcentaje de colonización micorrizógena (media y desviación estándar) en los tratamientos control y quemado. Los valores con letras distintas son significativamente diferentes.

Tipología de las ectomicorrizas

Las diferentes tipologías de ramificación de ectomicorrizas no se comportaron del mismo modo. Se observaron diferencias estadísticamente significativas ($p < 0,05$) entre los tipos de ectomicorrizas, no ramificada y dicotómica entre los tratamientos quemado y control, respecto a los demás. Se encontró un mayor número de ectomicorrizas de estas dos tipologías que del resto, presentando siempre mayor cantidad en el tratamiento control que en el quemado (Figura 3).

Figura 3. Abundancia de ectomicorrizas (ECM) (media y desviación estándar) por tipos (No ramificada, monopodial pinnada, monopodial piramidal, dicotómica, irregular pinnada, coraloide y tuberosa) en los dos tratamientos, control y quemado.

Los valores con letras distintas son significativamente diferentes.

Relación entre las variables de micorrización y las variables morfológicas de los pinos

En general, de acuerdo con los resultados del cálculo del coeficiente de correlación de Pearson, se obtuvo un gran número de correlaciones estadísticamente significativas positivas entre las variables de micorrización y las variables morfológicas y de floración temprana de los pinos en la zona quemada (Tabla 1). En particular, cabe destacar que se obtuvieron correlaciones significativas y positivas entre todas las variables del pino analizadas con el número de ECM de tipo coraloide (Tabla 1).

Tabla 1. Valores de correlación *r* de Pearson entre las variables de micorrización (abundancia total de ectomicorrizas (ECM), porcentaje de micorrización, abundancia por tipo de ECM (no ramificada, monopodial pinnada, monopodial piramidal, dicotómica, irregular pinnada, coraloide y tuberosa) y las características morfológicas (altura, edad, longitud y grosor en el tercer año) y de floración temprana (número total de piñas y año de la primera piña) de los pinos. Los números en negrita indican un efecto significativo ($p < 0,005$).

Altura (cm)	Edad	Longitud (cm)		Grosor (mm)		N.º total piñas		Primer año piña				
		r2	p value	r2	p value	r2	p value	r2	p value	r2	p value	
N.º total ECM	0,525	< 0,001	0,482	< 0,001	0,336	0,0017	0,498	< 0,001	0,263	0,065	-0,09	0,534
% colonización micorrizogena	0,192	0,181	0,121	0,402	0,243	0,162	0,261	0,333	0,018	-0,129	0,373	
No ramificada	0,354	0,001	0,326	0,021	0,230	0,107	0,333	0,018	0,158	0,272	-0,032	0,825
Monopodial pinnada	0,32	0,024	0,301	0,034	0,157	0,275	0,314	0,026	0,265	0,0063	0,084	0,56
Monopodial piramidal	0,451	0,001	0,424	0,002	0,257	0,072	0,429	0,002	0,306	0,03	-0,094	0,518
Dicotómica	0,554	< 0,001	0,52	< 0,001	0,338	0,016	0,535	< 0,001	0,320	0,024	-0,142	0,324
Irregular pinnada	0,48	< 0,001	0,429	0,002	0,276	0,053	0,441	0,001	0,195	0,174	-0,027	0,857
Coraloi de	0,755	< 0,001	0,652	< 0,001	0,631	< 0,001	0,708	< 0,001	0,475	< 0,001	-0,312	0,027
Tuberosa	0,412	0,003	0,395	0,005	0,175	0,225	0,397	0,004	0,072	0,617	-0,057	0,693

En el caso de las variables morfológicas analizadas, la altura y la edad de los pinos se correlacionaron positiva y significativamente con el número total de ECM (Figura 4 y 5) y con el número de ECM de los siete tipos estudiados (no ramificada, monopodial pinnada, monopodial piramidal, dicotómica, irregular pinnada,

coraloide y tuberosa) (ver Tabla 1).

Figura 4. Correlación entre la altura (cm) de los pinos y la abundancia total de ectomicorrizas (ECM).

Figura 5. Correlación entre la edad de los pinos y la abundancia total de ectomicorrizas (ECM).

El mismo resultado se obtuvo para el grosor del tronco en el tercer año de crecimiento, que se correlacionó positiva y significativamente con el número total de ECM (Figura 6) y con el número de ECM de los siete tipos estudiados (ver Tabla 1).

Figura 6. Correlación entre el grosor (mm) del tronco de los pinos en el tercer año de crecimiento y la abundancia total de ectomicorrizas (ECM).

Por último, la longitud del tronco en el tercer año de crecimiento se correlacionó positivamente con el número total de ECM (Figura 7) y el número de ECM de tipo dicotómica y coraloide (ver Tabla 1).

Figura 7. Correlación entre la longitud (cm) de los pinos en el tercer año de crecimiento y la abundancia total de ectomicorrizas (ECM).

En el caso de las variables de floración temprana estudiadas, las correlaciones estadísticamente significativas y positivas encontradas fueron entre el número total de piñas y el porcentaje de micorrización (Figura 8) y el número de ECM de

tres tipos: monopodial piramidal, dicotómica y coraloide (ver Tabla 1), mientras que el año en el que se produce la primera piña sólo se correlacionó positivamente con el número de ECM de tipo coraloide (ver Tabla).

Figura 8. Correlación entre el número total de piñas y el porcentaje de colonización micorrizógena.

5. Discusión

La recuperación natural de las plántulas y su establecimiento después de los incendios forestales están influenciados por una serie de variables ambientales y biológicas, dentro de estas últimas, la relación entre la recuperación de hongos ectomicorrícicos y de la vegetación es una cuestión de gran importancia (TURIEL-SANTOS et al., 2024), y pone en valor el papel que realizan las 3 micorrizas para reestablecer los ecosistemas tras estas perturbaciones (HEWITT et al., 2022). La mayoría de los estudios sobre hongos ectomicorrícicos tras incendios se han realizado en bosques boreales (OLCHOWIK et al., 2021; HEWITT et al., 2022), mientras que existen pocos estudios en bosques mediterráneos (TORRES & HONRUBIA, 1997; DE ROMÁN & DE MIGUEL, 2005). Los ecosistemas mediterráneos se diferencian por su adaptación histórica a los incendios, siendo el fuego un factor especialmente importante en la dinámica de los pinares mediterráneos (BARBÉRO et al., 1998).

El fuego provoca una menor abundancia de micorrizas en los ecosistemas a los que afecta que en los que no han sufrido ninguna perturbación (ALLEN, 1991; AMARANTHUS, 1992). De acuerdo con lo esperado, el incendio forestal extremo tuvo un efecto negativo en la abundancia total de ectomicorrizas (HEWITT et al., 2022), con menor número de ectomicorrizas en los pinos regenerados tras el fuego, en comparación con la zona no quemada.

La mayoría de los experimentos en suelos quemados apuntan a una disminución de los porcentajes de ectomicorrizas, aunque en algunos estudios como HERR et al. (1994) obtuvieron porcentajes más elevados de ectomicorrizas en suelos quemados.

Los resultados obtenidos indican que, contrario a lo esperado, en general, no

existen diferencias en la abundancia de ectomicorrizas analizada por tipos morfológicos, entre la zona quemada y la zona control. De hecho, se encontró un mayor número de ectomicorrizas de los tipos más simples, es decir, no ramificadas y dicotómicas, en las raíces de los pinos de la zona control que en los de la zona quemada. Algunos autores, como TORRES & HONRUBIA (1997), obtuvieron resultados similares para pinares mediterráneos de *Pinus halepensis*, donde se encontraron mayor número de tipos morfológicos en las zonas control, pero sin diferencias significativas respecto a las quemadas; y el tipo morfológico más frecuente fue el simple y dicotómico. En este sentido, JONSSON et al. (1999) ya afirmó que, después de un incendio, más que producirse un cambio en las especies de hongos micorrícicos, y, por ello, de tipos morfológicos, que aparecen en la zona, se produce un cambio en su frecuencia de aparición.

Mayoritariamente, la abundancia total y por tipos de ectomicorrizas en las raíces de los pinos regenerados en la zona quemada se relacionaron positivamente con las variables morfológicas medidas en estos árboles (TEDERSOO et al., 2019, 2020), en concreto, con la altura total, la edad y el grosor del tronco en el tercer año de crecimiento. Cabe señalar que el número de ectomicorrizas de tipo coraloide se relacionaron positiva y significativamente con todas las variables morfológicas y de floración temprana de los pinos resineros. Esto puede ser debido a la relación simbiótica que se da entre los hongos ectomicorrícicos y los ejemplares jóvenes; la cual mejora la fotosíntesis de la planta, aumentando su producción de biomasa considerablemente y favoreciendo su desarrollo, sobre todo en los primeros estadios de vida (RODRÍGUEZ BARREAL, 1989). Sin embargo, en otros estudios (BUSCARDO et al., 2010) no se encontraron correlaciones entre el rendimiento de las plantas y la diversidad de hongos ectomicorrícicos.

Los resultados de este trabajo son, por tanto, de gran utilidad para conocer el papel de los hongos ectomicorrícicos en la recuperación de ecosistemas de pinares afectados por incendios forestales extremos, ya que indican que su presencia favorece el desarrollo morfológico en los primeros años. No obstante, la relación positiva entre la abundancia de ectomicorrizas y la floración temprana de los pinos resineros tras el incendio solamente se confirmó en el caso del número total de piñas y el porcentaje de micorrización de las raíces.

De esta manera, sugerimos la necesidad de observaciones y experimentos de campo que apoyen esta investigación y poder comprender las interacciones entre los hongos asociados a las raíces y las plantas para predecir los impactos de los incendios forestales extremos en los patrones de recuperación de la vegetación y la función en el ecosistema.

6. Conclusiones

- La zona control, no quemada en los últimos 40 años, se caracterizó por una mayor abundancia total de ectomicorrizas en comparación con la zona quemada hace diez años por el gran incendio forestal; mientras que no se encontraron diferencias significativas entre zonas en el porcentaje de micorrización de las raíces de los pinos resineros.
- No se encontraron diferencias estadísticamente significativas en la abundancia de ectomicorrizas clasificadas por tipos morfológicos entre la zona control y quemada, excepto en el caso de las ectomicorrizas simples, de tipo no ramificado y dicotómico, que fueron más numerosas en la zona control.

- En cuanto a la influencia de la cantidad de ectomicorrizas en las variables morfológicas que definen el desarrollo de los pinos resineros en la zona quemada, diez años después del fuego, se observó una correlación positiva y estadísticamente significativa entre la altura, la edad y el grosor del tronco en el tercer año de crecimiento y la abundancia total de ectomicorrizas, así como la abundancia de ectomicorrizas de los siete tipos morfológicos estudiados (es decir, no ramificada, monopodial pinnada, monopodial piramidal, dicotómica, irregular pinnada, coraloide y tuberosa).
- El efecto positivo de la presencia de ectomicorrizas en las variables de floración temprana de los pinos resineros en la zona quemada fue menor, ya que principalmente se encontraron relaciones significativas entre el número total de piñas producidas y el porcentaje de micorrización de las raíces y el número de ectomicorrizas de tipo monopodial piramidal, dicotómica y coraloide.
- En general, los resultados encontrados confirman la recuperación post-fuego de los hongos ectomicorrícicos de los ecosistemas de *Pinus pinaster* diez años tras el incendio forestal extremo. Por último, esta recuperación de la abundancia de ectomicorrizas se asoció positivamente con la regeneración natural de los pinos jóvenes, especialmente al favorecer su crecimiento en altura y durante el tercer año de desarrollo, cuando la competencia por recursos con otras especies es mayor.

7. Agradecimientos

Este estudio ha sido financiado por el Ministerio de Ciencia e Innovación de España en el marco del proyecto LANDSUSFIRE (PID2022-139156OB-C21) dentro del Programa Nacional de Fomento de la Investigación Científico-Técnica (2021-2023), junto con Next-Generation Funds de la Unión Europea (UE) en el marco del proyecto FIREMAP (TED2021-130925B-I00), y por la Junta de Castilla y León, España en el marco del proyecto IA-FIREXTCyL (LE081P23) y en el marco del proyecto WUIFIRECYL (LE005P20). Sara Turiel-Santos recibió el apoyo de un contrato predoctoral de la Consejería de Educación de la Junta de Castilla y León, España cofinanciada por el Fondo Social Europeo (EDU/601/2020).

8. Bibliografía

- AGERER, R. (ed.). 1987–1998. Colour atlas of ectomycorrhizae. 1st–11th ed. Einhorn: Schwäbisch Gmünd.
- ALLEN, M. F. 1991. The ecology of mycorrhizae. Cambridge: Cambridge University Press.
- AMARANTHUS, M. P. 1992. "Mycorrhizas, forest disturbance and regeneration in the Pacific Northwestern United States", en: Read, D. J., Lewis, D. H., Fitter, A. H. y Alexander, I. J. (eds.) Mycorrhizas in ecosystems. Wallingford: C.A.B. International, pp. 202-207.
- BARBÉRO, M., LOISEL, R., QUÉZEL, P., RICHARDSON, D. M. Y ROMANE, F. 1998. "Pines of the Mediterranean Basin", en: Richardson, D. M. (ed.) Ecology and Biogeography of Pinus. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 153–170.
- BEVER, J. D., DICKIE, I. A., FACELLI, E., FACELLI, J. M., KLIRONOMOS, J., MOORA, M., & ZOBEL, M. 2010. Rooting theories of plant community ecology in microbial

interactions., *Trends Ecol. Evol.* 25(8), 468-478.

BRUNDRETT, M., BOUGHER, N., DELL, B., GROVE, T. Y MALAJCZUK, N. 1996. *Working with Mycorrhizas in Forestry and Agriculture*. Canberra: Australian Centre for International Agricultural Research.

BUSCARDO, E., RODRÍGUEZ-ECHEVERRÍA, S., MARTÍN, M.P., DE ANGELIS, P. 2010. "Impact of wildfire return interval on the ectomycorrhizal resistant propagules communities of a Mediterranean open forest", *Fungal Biol Rev*, 114, pp. 628-636.

CALVO, L., SANTALLA, S., VALBUENA, L., MARCOS, E. 2008. "Post-Fire Natural Regeneration of a Pinus Pinaster Forest in NW Spain", *Ecology*, 197(1), pp. 81-90.

CUNNINGHAM, C.X., WILLIAMSON, G.J., BOWMAN D.M.J.S. 2024. Increasing frequency and intensity of the most extreme wildfires on Earth. *Nat. Ecol. Evol.* 8: 1420-1425.

DE ROMÁN, M. Y DE MIGUEL, A. M. 2000. Identificación y descripción de las ectomicorrizas de *Quercus ilex* L. subsp. *Ballota* (desf.) samp. En una zona quemada y una zona sin alterar del carrascal de Nazar (Navarra)", *Publicaciones de Biología, Universidad de Navarra, Serie Botánica*, 13, pp. 1-42.

DE ROMÁN, M. Y DE MIGUEL, A. M. 2005. "Post-fire seasonal and annual dynamics of the ectomycorrhizal community in a *Quercus ilex* L. Forest over a 3-year period", *Mycorrhiza*, 15(6), pp. 471-482.

DELGADO-BAQUERIZO, M., MAESTRE, F. T., REICH, P. B., JEFFRIES, T. C., GAITAN, J. J., ENCINAR, D., BERDUGO, M., CAMPBELL, C. D. Y SINGH, B. K. 2016. "Microbial diversity drives multifunctionality in terrestrial ecosystems", *Nat. Commun.* 7.

DEVAN, M. R., JOHNSTONE, J. F., MACK, M. C., HOLLINGSWORTH, T. N. Y TAYLOR, D. L. 2023. "Host identity affects the response of mycorrhizal fungal communities to high severity fires in Alaskan boreal forests", *Fungal Ecol.* 62.

DROBYSHEV, I., RYZHKOVA, N., EDEN, J., KITENBERGA, M., PINTO, G., LINDBERG, H., KRIKKEN, F., YERMOKHIN, M., BERGERON, Y., & KRYSHEN, A. 2021. Trends and patterns in annually burned forest areas and fire weather across the European boreal zone in the 20th and early 21st centuries. *Agric. For. Meteorol.* 306: 108467.

EMMETT DUFFY, J., GODWIN, C. M. Y CARDINALE, B. J. 2017. "Biodiversity effects in the wild are common and as strong as key drivers of productivity", *Nature*. 549(7671), pp. 261-264.

FERNÁNDEZ-GARCÍA, V., CALVO, L., SÚAREZ-SEOANE, S., MARCOS, E. 2023. Remote Sensing Advances in Fire Science: From Fire Predictors to Post-Fire Monitoring. *Remote Sens. Environ.* 15(20): 4930.

FERNÁNDEZ-GARCÍA, V., FULÉ, P.Z., MARCOS, E., CALVO, L. 2019. The role of fire frequency and severity on the regeneration of Mediterranean serotinous pines under different environmental conditions. *For Ecol Manage.* 444, 59-68.

FERNÁNDEZ-GARCÍA, V., MARCOS, E., FULÉ, P.Z., REYES, O., SANTANA, V.M., CALVO, L. 2020. Fire regimes shape diversity and traits of vegetation under different climatic conditions. *Sci. Tot. Environ.* 716: 137137.

FERNÁNDEZ-GARCÍA, V., MARCOS, E., HUERTA, S., CALVO, L. 2021. Soil-vegetation relationships in Mediterranean forests after fire. *Forest Ecosyst.* 8, 18.

FERNÁNDEZ-GARCÍA, V., SANTAMARTA, M., FERNÁNDEZ-MANSO, A., QUINTANO, C., MARCOS, E. 2018. Burn severity metrics in fire-prone pine ecosystems along a

climatic gradient using Landsat imagery. *Remote Sens. Environ.* 206, 205-217.

FERNÁNDEZ-GUISURAGA, J.M., MARCOS, E., SÁENZ DE MIERA, L.E., ANSOLA, G., PINTO, R., CALVO, L. 2023. Short-term responses of ecosystem multifunctionality to fire severity are modulated by fire-induced impacts on plant and soil microbial communities. *Sci. Tot. Environ.* 898: 165477.

GIOVANNETTI, M. Y MOSSE, B. 1980. "An evaluation of techniques for measuring vesicular arbuscular mycorrhizal infection roots", *New Phytol.* 84, pp. 489-500.

GONZÁLEZ-DE-VEGA, S., DE LAS HERAS, J., MOYA, D. 2016. Resilience of Mediterranean terrestrial ecosystems and fire severity in semiarid areas: responses of Aleppo pine forests in the short, mid and long term. *Sci. Tot. Environ.* 573, 1171-1177.

HAMMER, Ø., HARPER, D.A.T. Y RYAN, P.D. 2001. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis (Versión 4.14) [Programa de ordenador]. Naturhistorik Museum: University of Oslo.

HERR, D.G., DUCHESNE, L.C., TELLIER, R., MCALPINE, R.S. Y PETERSON, R.L. 1994. "Effect of prescribed burning on the ectomycorrhizal infectivity of a forest soil", *Int. J. Wildland Fire*, 4(2), pp. 95-102.

HEWITT, R. E., DAY, N. J., DEVAN, M. R., & TAYLOR, D. L. 2023. Wildfire impacts on root-associated fungi and predicted plant-soil feedbacks in the boreal forest: research progress and recommendations. *Funct. Ecol.* 37(8), 2110-2125.

HIIESALU, I., PÄRTEL, M., DAVISON, J., GERHOLD, P., METSIS, M., MOORA, M., & WILSON, S. D. 2014. Species richness of arbuscular mycorrhizal fungi: associations with grassland plant richness and biomass. *New Phytol.* 203(1), 233-244.

HUERTA, S., FERNÁNDEZ-GARCÍA, V., MARCOS, E., SUÁREZ-SEOANE, S., CALVO, L., 2021. Physiological and Regenerative Plant Traits Explain Vegetation Regeneration under Different Severity Levels in Mediterranean Fire-Prone Ecosystems. *Forests* 12 (2), 149.

JONSSON, L. DAHLBERG, A., NILSSON, T., ZACKRISSON, T. Y KAREN, O. 1999. "Ectomycorrhizal fungal communities in late-successional swedish boreal forests, and their composition after wildfire", *Mol Ecol.* 8(2), pp. 205-215.

LEVERKUS, A.B., GUSTAFSSON, L., LINDENMAYER, D.B. 2020. Salvage logging effects on regulating ecosystem services and fuel loads. *Front Ecol Environ.* 18: 391-400.

LUIS-CALABUIG, E., TORRES, O., VALBUENA, L., CALVO L. Y MARCOS, E. 2002. "Impact of large fires on a community of *Pinus pinaster*". En: Trabaud L y Prodon R (eds) *Fire and biological processes*. Backhuys Publishers, Leiden, pp. 1-12.

MARCOS, E., FERNÁNDEZ-GUISURAGA, J. M., FERNÁNDEZ-GARCÍA, V., FERNÁNDEZ-MANSO, A., QUINTANO, C., SUÁREZ-SEOANE, S., CALVO, L. 2024. Fire Severity as a Determinant of the Socioeconomic Impact of Wildfires. In *Fire Hazards: Socio-economic and Regional Issues* pp. 153-166. Cham: Springer International Publishing.

MCCORMACK, M. L., GUO, D., IVERSEN, C. M., CHEN, W., EISSENSTAT, D. M., FERNANDEZ, C. W., & ZANNE, A. 2017. Building a better foundation: improving root-trait measurements to understand and model plant and ecosystem processes. *New Phytol.* 215(1), 27-37.

MOGHLI, A., SANTANA, V.M., BAEZA, M.J., PASTOR, E., SOLIVERES, S. 2021. Fire

Interact to Determine the Supply of Multiple Ecosystem Services by Mediterranean Forest Ecosyst. 25: 1358–1370.

MORÁN-ORDÓÑEZ, A., AMEZTEGUI, A., DE CÁCERES, M., DE-MIGUEL, S., LEFÈVRE, F., BROTONS, L., COLL, L. 2020. Future trade-offs and synergies among ecosystem services in Mediterranean forests under global change scenarios. *Ecosyst. Serv.* 45, 101174.

OLCHOWIK, J., HILSZCZAŃSKA, D., STUDNICKI, M., MALEWSKI, T., KARIMAN, K., & BOROWSKI, Z. 2021. Post-fire dynamics of ectomycorrhizal fungal communities in a Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) forest of Poland. *PeerJ*, 9, e12076.

PAUSAS, J.G. 2004. “Changes in Fire and Climate in the Eastern Iberian Peninsula (Mediterranean Basin)”, *Clim. Change*. 63, pp. 337–350.

PAUSAS, J.G., FERNÁNDEZ-MUÑOZ, S. 2012. Fire regime changes in the Western Mediterranean Basin: from fuel-limited to drought-driven fire regime. *Clim. Change*. 110:215–226.

PÉREZ-IZQUIERDO, L., CLEMMENSEN, K.E., STRENGBOM, J., GRANATH, G., WARDLE, D.A., NILSSON, M-C., LINDAHL, B.D. 2020. Crown-fire severity is more important than ground-fire severity in determining soil fungal community development in the boreal forest. *J. Ecol.* 109:504-518.

QUINTANO, C., FERNÁNDEZ-MANSO, A., ROBERTS, D.A. 2017. Burn severity mapping from Landsat MESMA fraction images and land surface temperature. *Remote Sens. Environ.* 190, 83-95.

RASMANN, S., BENNETT, A., BIÈRE, A., KARLEY, A., & GUERRIERI, E. 2017. Root symbionts: Powerful drivers of plant above-and belowground indirect defenses. *Insect Sci.* 24(6), 947-960.

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

RODRIGUES, M., CUNILL CAMPRUBÍ, Á., BALAGUER-ROMANO, R., COCO MEGÍA, C.J., CASTAÑARES, F., RUFFAULT, J., FERNANDES, P.M., RESCO DE DIOS, V. 2023. Drivers and implications of the extreme 2022 wildfire season in Southwest Europe. *Sci. Tot. Environ.* 859: 160320.

RODRIGUEZ BARREAL, J. A. 1989. “Importancia de la micorrización artificial de diversas especies forestales españolas”, *Bol. San. Veg. Plagas*, 15, pp. 33-41.

RUFFAULT, J., CURT, T., MORON, V., TRIGO, R. M., MOUILLOT, F., KOUTSIAS, N., PIMONT, F., MARTIN-STPAUL, N., BARBERO, R., DUPUY, J. L., RUSSO, A., & BELHADJ-KHEDHER, C. 2020. Increased likelihood of heat-induced large wildfires in the Mediterranean Basin. *Sci Rep.* 10(1): 1–9.

SÁNCHEZ, P. (2005) “Gestión de las masas de pinus pinaster de la sierra del teleno. evolución histórica y situación actual”, *Restauración de Áreas Afectadas Por Grandes Incendios. El Caso Particular Del Teleno*, January 2005, pp. 43–54.

SAYEDI, S. S., ABBOTT, B. W., VANNIÈRE, B., LEYS, B., COLOMBAROLI, D., ROMERA, G. G., & DANIAU, A. L. 2024. Assessing changes in global fire regimes. *Fire Ecol.* (1):1-22.

SMITH, S. E., & READ, D. J. 2010. *Mycorrhizal symbiosis*. Academic press.

SMITH, S.E. Y READ, D. 1997. Mycorrhizal symbiosis. 2ªed. Academic Press. San Diego.

TABOADA, A., FERNÁNDEZ-GARCÍA, V., MARCOS, E., CALVO, L. 2018. Interactions between large high-severity fires and salvage logging on a short return interval reduce the regrowth of fire-prone serotinous forests. *For Ecol Manage.* 414:54–63.

TABOADA, A., GARCÍA-LLAMAS, P., FERNÁNDEZ-GUISURAGA, J.M., CALVO, L. 2021. Wildfires impact on ecosystem service delivery in fire-prone maritime pine dominated forests. *Ecosyst Serv.* 50: 101334.

TABOADA, A., TÁRREGA, R., MARCOS, E., VALBUENA, L., SUÁREZ-SEOANE, S., CALVO, L. 2017. Fire recurrence and emergency post-fire management influence seedling recruitment and growth by altering plant interactions in fire-prone ecosystems. *For Ecol Manage.* 402: 63–75.

TAPIAS, R., CLIMENT, J., PARDOS, J. A. Y GIL, L. 2004. “Life histories of Mediterranean pines”, *Plant Ecol.* 171(1–2), pp. 53–68.

TAPIAS, R., GIL, L., FUENTES-UTRILLA, P. Y PARDOS, J. A. 2001. “Canopy seed banks in Mediterranean pines of southeastern Spain: A comparison between *Pinus halepensis* Mill., *P. pinaster* Ait., *P. nigra* Arn. and *P. pinea* L”, *J. Ecol.* 89(4), pp. 629–638.

TAYLOR, D. L. Y BRUNS, T. D. 1999. “Community structure of ectomycorrhizal fungi in a *Pinus muricata* forest: Minimal overlap between the mature forest and resistant propagule communities”, *Mol Ecol.* 8(11), pp. 1837–1850.

TEDERSOO, L. Y BAHRAM, M. 2019. “Mycorrhizal types differ in ecophysiology and alter plant nutrition and soil processes”, *Biol Rev.* 94, pp. 1857-1880.

TEDERSOO, L., BAHRAM, M. Y ZOBEL, M. 2020. “How mycorrhizal associations drive plant population and community biology”, *Scien.* 367.

TEDERSOO, L., BAHRAM, M., CAJTHAML, T., PÖLME, S., HIIESALU, I., ANSLAN, S., & ABARENKOV, K. 2016. Tree diversity and species identity effects on soil fungi, protists and animals are context dependent. *The ISME journal*, 10(2), 346-362.

TORRES, P. Y HONRUBIA, M. 1997. “Changes and effects of a natural fire on ectomycorrhizal inoculum potential of soil in a *Pinus halepensis* forest”, *For. Ecol. Man.* 96(3), pp: 189-196.

TURIEL-SANTOS, S., CALVO, L., KOTZE, D. J., TABOADA, A. 2025. Long-term impact of an extreme wildfire and salvage logging legacies on ecosystem services provision: Decomposition and nutrient cycling in fire-prone Mediterranean pine forests. *For Ecol Manage.* 576: 122381.

TURIEL-SANTOS, S., CALVO, L., MARTÍN PINTO, P., TABOADA, A. 2024. Large wildfires alter the potential capacity of fire-prone Mediterranean pine forests to provide wild edible mushrooms over the long term. *Trees For. People.* 100658.

ÚBEDA, X., MATAIX-SOLERA, J., FRANCOS, M., & FARGUPELL, J. 2021. Grandes incendios forestales en España y alteraciones de su régimen en las últimas décadas. *Geografía, Riscos e Proteção Civil. Homenagem ao Professor doutor Luciano Lourenço*, 2.

WATTS, A. C. 2020. “Fire as a fundamental ecological process: Research advances and frontiers”, *J. Ecol.* 108(5), pp. 2047–2069.