

FACULTAD DE BIOLOGÍA



**VNiVERSIDAD
D SALAMANCA**

CAMPUS DE EXCELENCIA INTERNACIONAL

**DIVERSIDAD MACROFÚNGICA DEL MONTE DE LA ORBADA (SALAMANCA, ESPAÑA),
UN ECOSISTEMA FORESTAL MEDITERRANEO AISLADO Y FRAGMENTADO**

TESIS DOCTORAL

Abel Fernández Ruiz

**DEPARTAMENTO DE BOTÁNICA Y FISIOLÓGÍA VEGETAL
E INSTITUTO HISPANO-LUSO DE INVESTIGACIONES AGRARIAS**

Salamanca, 2019

ÍNDICE

Agradecimientos	
Resumen	
I Introducción	3
• Ecosistemas forestales fragmentados	7
• Validación de un método de recolección	8
• Caracterización de la diversidad macrofúngica	10
II Objetivos	15
III Material y métodos	
• Zona de estudio	
• Diseño experimental	
• Datos meteorológicos	
• Análisis de biodiversidad	
• Tratamiento estadístico	
IV Diversidad macrofúngica del monte de La Orbada.....	
V Consideraciones metodológicas	
VI Aproximación estadística a la diversidad macrofúngica	
VII Discusión	
VIII Conclusiones	19
IX Bibliografía	23
Anexos	
• Anexo I: Índice de figuras	
• Anexo II: Medidas de protección del monte de La Orbada	
• Anexo III: Datos meteorológicos	
• Anexo IV: Transectos semanales	

RESUMEN

La transformación agrícola ha llevado a la pérdida y fragmentación de los bosques mediterráneos con efectos desconocidos sobre la diversidad de los hongos que albergan. El monte de La Orbada, situado en el Centro-oeste de la Península Ibérica, es una formación forestal dominada por la encina (*Quercus ilex* L. subsp. *ballota* (Desf.) Samp.) que se encuentra amenazado por varios factores: la fragmentación del hábitat, los posibles efectos de barrera causados por el aislamiento geográfico y la presión humana y ganadera. Con el fin de evaluar el estado de conservación de la comunidad macrofúngica del ecosistema, su integridad ecológica y sus patrones de comportamiento se estudiaron los cuerpos fructíferos de los macromicetos epígeos durante una serie cronológica de cinco años (2009-2013), se relacionaron con las principales variables meteorológicas y se realizó un análisis estadístico.

Se identificaron ciento ochenta y nueve especies, dominando los Basidiomycota (Tricholomataceae, Cortinariaceae y Russulaceae). Los datos obtenidos indican una mayor diversidad de hongos que en otros ecosistemas mediterráneos y un buen grado de conservación, sin signos de efectos barrera o borde. Identifican, además, una parcela como lugar de especial singularidad en lo referente a la biodiversidad macrofúngica.

Los resultados permiten establecer un patrón de comportamiento de la fructificación anual e inferir una posible evolución ante el cambio climático. Evidencian que existe fructificación a lo largo de todo el año, con un retraso de la fructificación otoñal, que se une a la de primavera, y diferencias significativas entre los años, meses y semanas estudiados; lo que implica una variación en el desarrollo de cuerpos fructíferos a lo largo de los períodos anuales analizados y diferencias en los momentos de mayor diversidad de esporocarpos, tanto en su duración como en el número de especies. Todo ello parece indicar que una metodología para la determinación de la diversidad fúngica en zonas forestales mediterráneas ha de basarse en una recolección semanal ininterrumpida a lo largo de un periodo mínimo de 2 años.

También se han considerado los principales factores que amenazan el área y se han propuesto medidas de conservación.

ABSTRACT

Agricultural transformation has led to scarcity and fragmentation of Mediterranean forests with unknown effects on the fungal diversity they harbour. La Orbada forest is an isolated holm-oak (*Quercus ilex* L. subsp. *ballota* (Desf.) Samp.), in the province of Salamanca, in western Iberian Peninsula. This forest is threatened by various factors, mainly: habitat fragmentation, the possible barrier effects caused by geographical isolation and pressure from humans and livestock. In order to assess the state of conservation of the ecosystem's macrofungal community and its ecological integrity, the fruitbodies of epigeous macromycetes were studied over a five year time series (2009-2013), correlating the latter to the main meteorological variables and a statistical analysis was carried out.

One hundred and eighty-nine species were identified, dominating Basidiomycota (Tricholomataceae, Cortinariaceae and Russulaceae). The data obtained indicates a greater fungi diversity than in other Mediterranean ecosystems and a good degree of conservation, without signs of barrier or forest edge effects. One plot has been identified as a macrofungal biodiversity hotspot

Results acquired allow to establish a behavioral pattern of annual fruiting and infer a possible evolution in the face of climate change. These results show fruiting throughout the year, with delays in autumn growing, which joins spring fruiting, and significant differences between the years, months and weeks studied. The last-mentioned implies a variation in the development of fruiting bodies throughout the annual periods analyzed and differences in the moments of greatest diversity of sporocarps, both in duration and in the number of species. Allegedly, this seems to indicate that a methodology to determine the fungal diversity in Mediterranean forest areas must be based on an uninterrupted weekly collection over a minimum period of 2 years.

The main factors threatening the area have been analysed and conservation measures proposed.

I

INTRODUCCIÓN

ECOSISTEMAS FORESTALES FRAGMENTADOS

Los ecosistemas mediterráneos presididos por la encina (*Quercus ilex* L. subsp. *ballota* (Desf.) Samp.) situados en el Suroeste de la cuenca del Duero, han sufrido una fragmentación progresiva, debido, principalmente, a las labores agrícolas (Ramos Santos 2005), que han provocado la desaparición de muchos de los hábitats naturales o la formación de bosques islas, reductos parcelados, subdivididos en fragmentos separados unos de otros y rodeados por cultivos muy pobres en biodiversidad. Formaciones forestales que, aunque capaces de sostener una alta biodiversidad, se ven amenazadas por la progresiva extensión de la agricultura, por la escasez de hábitat, por el efecto borde o por la llegada de especies alóctonas entre otras causas (Morera et al. 2007), como ocurre con el monte de La Orbada, situado en el Noreste en la provincia de Salamanca, objeto de esta tesis.

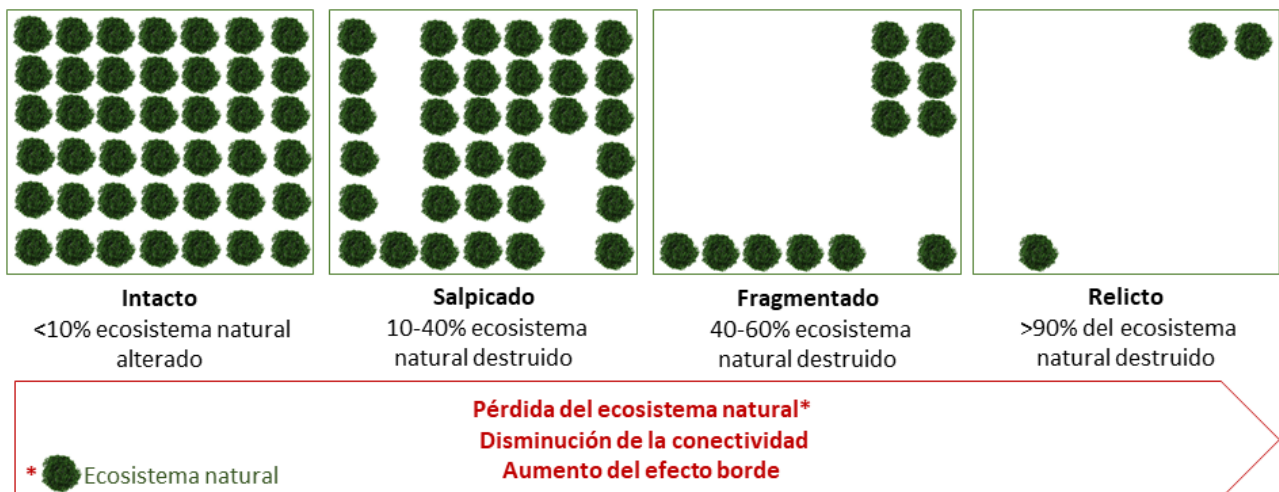


Figura 1: Estadios de perturbación de un ecosistema forestal conforme a su fragmentación

(Adaptado de Morera et al. 2007).

Los bosques fragmentados y aislados son muy comunes en los ecosistemas mediterráneos (Scarascia-Mugnozza et al. 2000), representan restos dispersos del paisaje potencial en áreas que han sufrido una fragmentación debido a la actividad humana, principalmente como resultado de la agricultura. Este proceso

comprende varios estadios de perturbación (Figura 1) que pueden dar lugar, a su vez, a múltiples respuestas, con transiciones críticas, transiciones graduales o respuestas locales confinadas (Zelnik et al. 2016).

La fragmentación y pérdida de hábitat pueden influir en los patrones locales y regionales de diversidad biológica de diversas maneras, incluida la pérdida de microhábitats, los cambios asociados en los patrones de dispersión y migración, el aislamiento del hábitat y la erosión de los suelos a pequeña y gran escala (Soulé & Kohm 1989).

Una progresiva reducción y fragmentación del ecosistema original aumenta el aislamiento de los hábitats que lo constituyen favoreciendo la aparición de efectos barrera (Seiler 2002) y la pérdida de especies, pudiendo afectar a la viabilidad de las poblaciones, efecto mayor cuanto menor son las parcelas potenciales, cuando las poblaciones son demasiado pequeñas o cuando son amenazadas por una extinción local o más regional (Opdam et al. 2002). Por otra parte, en hábitats demasiado pequeños puede producirse un efecto ojo, una disminución de la homeostasis climática asociada a cambios en las condiciones bióticas y abióticas, con la aparición de zonas con condiciones más extremas (temperatura, humedad, luz) en las que pueden desaparecer especies adaptadas al interior del bosque (Brunialti et al. 2012).

Los hongos actúan como indicadores del estado de salud, conservación y funcionamiento de la mayoría de los ecosistemas del mundo. Son actores clave en los ciclos del carbono, nitrógeno y agua; como principales descomponedores de la materia orgánica y como simbiontes micorrízicos que sostienen plantas leñosas y herbáceas (Fricker et al. 2008; Smith & Read 2008; Chapin et al. 2011). La diversidad de especies de hongos está relacionada con la capacidad de resiliencia de un ecosistema dado y puede usarse para estimar su grado de conservación (Heilmann-Clausen et al. 2015). El monte de La Orbada es un ecosistema amenazado del que se desconoce su diversidad fúngica y su posible grado de afectación. Elementos que nos permiten obtener un conocimiento básico sobre cualquier ecosistema forestal al jugar los hongos un papel esencial, ya actúen como descomponedores, parásitos, patógenos o simbiontes (Perotto et al. 2013).

VALIDACIÓN DE UN MÉTODO DE RECOLECCIÓN

Se estima entre 2.2 y 3.8 millones el número de especies de hongos en la Tierra (Hawksworth & Luecking 2017), pero se sabe poco sobre la composición y la estructura de las comunidades fúngicas en los bosques dominados por encina que aún dominan buena parte del paisaje occidental de la cuenca mediterránea (Richard et al. 2011). A la razón principal, que los estudios al respecto requieren varios años de trabajo debido a la influencia en la fructificación fúngica de las variaciones meteorológicas (Parker-Rhodes 1951), hay que sumar la heterogeneidad en los métodos empleados, con épocas de muestreo y períodos de tiempo diferentes, que dificultan la comparación de resultados.

En cuanto a la época de muestreo, Grainger (1946) fiel al método científico, realizó un estudio de observación detallada y semanal durante cuatro años, contando cada fructificación fúngica. No recogió ningún taxón desde mediados de diciembre hasta mediados de abril y observó que la fructificación fúngica se

concentraba en otoño. Parker-Rhodes (l.c.), por su parte, realizó un estudio a lo largo de cuatro años durante los meses de septiembre. Los datos que obtuvo no pueden ser comparados directamente con los de Grainger (l.c) ya que, como él mismo indicaba, muchas especies se escapaban del inventario. Décadas más tarde, Richardson (1970) efectuó un estudio cuantitativo (tenía en cuenta el porcentaje de cada taxón recogido en la recolección total) recomendando concentrar el esfuerzo de estimación en las épocas de máxima producción, al poder registrar, con una frecuencia semanal, el 75% de la producción total.

La mayoría de los estudios sobre la diversidad fúngica en ecosistemas mediterráneos se fundamentan en resultados obtenidos para ecosistemas templados: en Grainger, en el método de Parker-Rhodes (observación en otoño) o en las recomendaciones de Richardson (estimación en épocas de máxima producción), mientras que otros se basan en observaciones personales no basadas en hipótesis de trabajo previas, que restringen las recolecciones a determinadas épocas del año: Zervakis et al. (2002), Richard et al. (2004), Vázquez-Gassibe et al. (2013), Hernández-Rodríguez et al. (2013) o Dimou et al. (2016). Hemos de tener en cuenta que las conclusiones obtenidas para ecosistemas templados, con veranos e inviernos suaves y pluviosidad elevada (Capel Molina 1988), pueden no ser premisas para los ecosistemas mediterráneos, con veranos calientes y secos e inviernos húmedos y fríos (Cowling et al. 1996), al igual que la metodología usada en estudios cuantitativos, basados en la producción fúngica, puede no ser adecuada para estudios cualitativos de ausencia o presencia de taxones.

Los estudios de Parker-Rhodes (l.c.), Richardson (l.c.) o Grainger (l.c) tenían en cuenta unas condiciones meteorológicas que podían producir cambios significativos en el ciclo biológico de los hongos, en la composición de la comunidad y en las fluctuaciones estacionales de aparición de los cuerpos fructíferos a lo largo del año, llegando, incluso, a no producirse (Parker-Rhodes l.c.; Hering 1966; Richard et al. 2011). Las condiciones meteorológicas han variado significativa y sucesivamente en el planeta durante las últimas décadas debido a un rápido cambio climático antropogénico (IPCC 2007), que ha provocado un retraso en la fructificación otoñal, un adelanto primaveral y una menor duración de las fructificaciones (Kausrud et al. 2008, 2009, 2012). Sin embargo, la mayoría de los estudios de diversidad macrofúngica para comunidades vegetales con dominio de *Quercus ilex* en el área mediterránea siguen concentrándose en una época del año predeterminada; el otoño, considerada de máxima fructificación fúngica. No evalúan si las nuevas condiciones meteorológicas repercuten sobre el periodo de fructificación y prestan poca atención a los ejemplares recolectados en los meses de verano e invierno. La metodología empleada podría ser refutada, parcial o totalmente, en detrimento de los resultados obtenidos.

La heterogeneidad en los métodos de muestreo es debida también al diferente número de años invertidos en su realización y a su nivel de intensidad. Los patrones de variación en la distribución fúngica latitudinal, su abundancia y los posibles impulsores de estos patrones son insuficientemente conocidos (Martiny et al. 2006; Taylor et al. 2014), con una composición específica bastante variable en distancias pequeñas (Bahnmann et al. 2018). Estimar la diversidad fúngica de un ecosistema es un proceso costoso y lento, que requiere varios años para registrar la mayoría de las especies presentes (Hering 1966; Durall et al. 2006; Gabel & Gabel 2007; Halme et al. 2012), hasta que la curva de acumulación de especies alcance un equilibrio (Langer et al. 2014).

El número de años empleado en los trabajos revisados para ecosistemas mediterráneos difiere: desde un año (Clavería & de Miguel 2005, Angelini et al. 2016), pasando por dos (Salerni et al. 2002), tres (Sánchez Martínez et al. 2012), cuatro (Zervakis et al. l.c., Vázquez-Gassibe et al. l.c., Hernández-Rodríguez et al. l.c., Richard et al. l.c., y Azul et al. 2009); hasta doce (Dimou et al. l.c.). Pero, ¿son suficientes? Watling (1995) analizó las recolecciones realizadas durante 30 años en un ecosistema templado encontrando que la curva de acumulación de especies comenzaba a nivelarse después de aproximadamente 6 años, crecía luego más lentamente, y se estabilizaba, alcanzando una meseta, después 19 años. Se estimaría así que son necesarios unos 20 años para conseguir conocer la biodiversidad fúngica de un ecosistema templado. Independientemente de las diferencias entre ecosistemas mediterráneos y templados (y las particularidades pluviométricas de los ecosistemas mediterráneos), constituye un coste económico demasiado elevado para realizar cualquier estudio. Por todo ello es conveniente establecer un método de muestreo factible para realizar una aproximación a la diversidad fúngica en ecosistemas mediterráneos. Un método de recolección que se sustente en dos pilares, la reproducibilidad y la refutabilidad, que permita la comparación de resultados y que no sea considerado como absolutamente verdadero, sino como no refutado.

CARACTERIZACIÓN DE LA DIVERSIDAD MACROFÚNGICA

Estimar la diversidad fúngica es fundamental para conocer el funcionamiento de un ecosistema forestal, pero es solo un punto de partida. Llegar a comprender cómo funciona un ecosistema requiere, además, evaluar la relación de las distintas especies fúngicas según su forma de nutrición, las competencias que se producen entre los hongos, su dinámica de fructificación a lo largo del año y qué factores y cómo influyen en su desarrollo.

La dinámica de los ecosistemas es a menudo compleja y no lineal, con realimentaciones entre los diferentes componentes que lo integran (Bel et al. 2012). La formación de cuerpos fructíferos para un determinado ecosistema varía a lo largo del tiempo, pero el cómo y por qué aún no está del todo definido. Son múltiples los factores que pueden modificar la diversidad macrofúngica, como pueden ser la destrucción del hábitat (Opdam et al. 2002; Beule et al. 2017), el tipo de vegetación y la composición del bosque (Shi et al. 2014; Angelini et al. 2016), la disponibilidad de carbohidratos y otros nutrientes (Lauber et al. 2008; Hawkes et al. 2011; Kjølner et al. 2012), el pH del suelo (Bååth et al. 2003; Delgado & Gallardo 2008; Bahnmann et al. 2018), la presión humana (Egli et al. 2006), la presión ganadera (Sánchez-Martínez et al. 2012, Angelini et al. 2016) o la contaminación (Sun et al. 2017). Parecen ser los factores climáticos los principales responsables de las variaciones anuales al provocar competencias y equilibrios entre los hongos. Unas condiciones meteorológicas adversas pueden afectar al ciclo biológico de los hongos y modificar la aparición de los cuerpos fructíferos a lo largo del año (Kausrud et al. 2008, 2009, 2012; Jang et al. 2015; Barnes et al. 2018). Los hongos ayudan a sus hospedadores a adaptarse a los cambios climáticos, siendo conveniente evaluar la influencia de las condiciones meteorológicas en la fructificación fúngica para comprender cómo se adaptan estos al ecosistema.

Evaluar la variabilidad interanual en la formación de cuerpos fructíferos de macromicetos epigeos, obtener criterios de su comportamiento estacional y anual, comprender la ecología de los patrones de fructificación de diferentes especies y el posible efecto de las variables meteorológicas en la fructificación fúngica, podrá servir como base para el desarrollo de modelos de predicción sobre la evolución de la diversidad fúngica y su variación fenológica, de gran utilidad en la gestión y conservación de estos ecosistemas.

OBJETIVOS

Las zonas con clima mediterráneo ocupan algo menos del 5% de la superficie terrestre albergando casi el 20% de las plantas vasculares (Cowling 1996), sin embargo, no son muchos los estudios sobre la dinámica de aparición de cuerpos fructíferos en estos ecosistemas ni se ha definido una metodología de recolección concreta que optimice protocolos de muestreo repetibles y comparables (Cannon 1997). Esto mismo ocurre en el Suroeste de la cuenca del Duero, donde los ecosistemas forestales han sido destruidos y fragmentados progresivamente por las labores agrícolas (Ramos Santos 2005) convirtiéndose en ecosistemas amenazados, aislados por una matriz de monocultivos inadecuada para la dispersión de taxones.

OBJETIVOS GENERALES

OG1

Conocer la diversidad macrofúngica, obtener criterios de su comportamiento estacional y anual, y contribuir a la conservación y mejora de la diversidad en un ecosistema mediterráneo dominado por la encina: El monte de La Orbada.

OG2

Obtener una metodología de muestreo, que pueda ser utilizada en la caracterización de la diversidad macrofúngica en zonas mediterráneas presididas por la encina.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

OE1: Conocer la diversidad Alfa de los macromicetos epígeos, la relación de los taxones recolectados y la frecuencia semanal acumulada para las distintas familias, considerando el número de veces que se recolectaron a lo largo del estudio.

OE2: Conocer la Diversidad Beta: Analizar la similitud de taxones dentro de La Orbada, así como con otros ecosistemas mediterráneos dominados por especies de *Quercus*.

OE3: Contribuir al conocimiento de la ecología de los macromicetos epígeos: Evaluar la variabilidad interanual en la formación de cuerpos fructíferos, obtener criterios de su comportamiento estacional y anual,

comprender la ecología de los patrones de fructificación de diferentes especies y el efecto de las variables meteorológicas en la fructificación fúngica.

OE4: Evaluar el estado de conservación del ecosistema a partir de los índices de Sorensen obtenidos dentro de la zona de estudio, la presencia de especies micorrizógenas primarias y la relación entre los taxones recolectados conforme a su tipo de nutrición.

OE5: Estimar un número de años de recolección mínimo para elaborar un catálogo de macromicetos epígeos, necesario para poder conocer y comparar la biodiversidad fúngica del ecosistema.

OE6: Comprobar si los muestreos restringidos al otoño son capaces de caracterizar la biodiversidad fúngica.

OE7: Proponer una época de muestreo que elimine sesgos de recolección.

OE8: Recomendaciones para fines de conservación: Elaborar una serie de medidas para evitar la progresiva fragmentación y destrucción del monte de La Orbada.

VIII

CONCLUSIONES

Del estudio micológico realizado desde febrero de 2009 a junio de 2013 en el monte de La Orbada pueden extraerse las siguientes conclusiones:

Primera: El número total de especies identificadas, teniendo en cuenta los ejemplares recogidos durante la temporada 2003, fue de 189 taxones. En los 230 transectos realizados en la parcela 1 se determinaron 173, por su parte, en la parcela 2, se encontraron 161 especies. Los distintos taxones determinados muestran una clara dominancia de los Basidiomycota, y dentro de este grupo, tres familias ectomicorrícicas: Tricholomataceae R. Heim ex Pouzar, Cortinariaceae R. Heim ex Pouzar y Russulaceae Lotsy. La familia saprotrófica más recolectada fue Marasmiaceae Roze ex Kühner.

Segunda: Las especies más abundantes, recolectadas en más de 40 semanas, fueron *Astraeus hygrometricus* (Pers.) Morgan, *Stereum hirsutum* (Willd.) Pers, *Leccinellum lepidum* (H. Bouchet ex Essette) Bresinsky & Manfr. Binder, *Clitocybe gibba* (Pers.) P. Kumm., *Laccaria laccata* (Scop.) Cooke, *Lepista nuda* (Bull.) Cooke y *Russula fragilis* Fr.

Tercera: La diversidad específica dentro de las parcelas que conforman el monte de La Orbada es muy similar. Los índices de similitud de Sorensen obtenidos al comparar las especies recolectadas entre parcelas y entre estas con el total de La Orbada han sido superiores a 0.8.

Cuarta: El monte de La Orbada presenta mayor diversidad macrofúngica que otros ecosistemas mediterráneos dominados por especies de *Quercus* (Foros y la Reserva Biológica Campanarios de Azaba), con un distanciamiento de poblaciones.

Quinta: Se identifica una parcela, con presencia de humedales, con una mayor concentración de especies (coordenadas WGS84 zona 30 X: 293.696 Y: 4.555.600). Se trata de una zona que, con frecuencias de recolección irregulares en el tiempo y un número mucho menor de transectos, 25, presenta un índice de Sorensen de 0.92, muy similar al obtenido en las parcelas de recolección semanal, en las que se realizaron 230 transectos.

Sexta: La fructificación fúngica tiene lugar durante todos los meses del año, con un periodo de mayor formación de esporocarpos que se extiende desde el otoño hasta la primavera. Se distingue una sucesión circular con cuatro grupos de fructificación con grandes diferencias en el número de especies recolectadas: un grupo otoño-hipernal, el más numeroso en especies, unido parcialmente a un segundo grupo primaveral, el

segundo más numeroso, y dos grupos que fructifican durante la estación seca, el primero en la intersección de primavera y verano y el segundo durante agosto, septiembre y octubre. Aparecen además una serie de taxones capaces de fructificar en más de un grupo, como *Stereum hirsutum* (Willd.) Pers., *Leccinellum lepidum* (H. Bouchet ex Essette) Bresinsky & Manfr. Binder, *Astraeus hygrometricus* (Pers.) Morgan. o *Macrolepiota procera* (Scop.) Singer.

Séptima: Se produce una fluctuación interanual, pudiendo variar de un año a otro el momento de aparición de los grupos de fructificación, su duración y el número de especies que las componen.

Octava: Conforme a las precipitaciones se distinguen cuatro grupos de taxones: otoño-hipernales, con especies que necesitarían precipitaciones acumuladas altas, hiberno-primaverales, que se asociarían con precipitaciones puntuales abundantes, primavera-estivales, relacionados con precipitaciones acumuladas medias, y estivo-otoñales, relacionados con precipitaciones bajas, seguramente tormentas.

Novena: El ecosistema presenta un buen grado de conservación fúngica: muestra un alto porcentaje de taxones saprófitos y micorrícicos (56% saprófitos, 43% simbióticos y 1% parásitos) y en la zona de estudio se han recogido anualmente especies de hongos micorrizógenos primarios pertenecientes al género *Pisolithus* Alb. & Schwein. *Laccaria* Berk. & Broome o *Scleroderma* Pers.

Décima: Los cuerpos fructíferos saprófitos son mucho más abundantes que los simbióticos en primavera, lo que asociamos a la aparición de los Ascomycetes, desapareciendo en los meses centrales del año. Los hongos simbióticos resisten mejor las circunstancias ambientales adversas de finales de primavera y del verano y dominan durante este periodo. Las especies recolectadas en julio y agosto son todas micorrícicas y pertenecen a los géneros *Russula* Pers., *Suillellus* Murrill y *Boletus* L.

Decimoprimera: Los muestreos restringidos al otoño no son capaces de caracterizar la biodiversidad fúngica al existir fructificación a lo largo de todo el año y aparecer la mayoría de las especies en un único grupo estacional. Cualquier método de recolección, diseñado para conocer y comparar la diversidad fúngica de un ecosistema mediterráneo con dominio de la encina, requiere prospectar durante todos los meses del año y durante un periodo mínimo de dos años, aunque muchas de las cuestiones relativas a la estimación de diversidad puedan quedar sin contestar.

Decimosegunda: El monte de La Orbada es un ecosistema relicto formado por parches intercalados con áreas de perturbación, en el que aún predominan los procesos ecológicos de los hongos, con el tamaño y la calidad suficiente para acomodar especies que puedan dispersarse hacia afuera en una estructura nodal, dependiendo la integridad ecológica y conservación del ecosistema de la protección de las parcelas existentes. Se proponen una serie de medidas para conservarlas (Anexo II).

BIBLIOGRAFIA

- Anderson MJ. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, **26**:32-46.
- Agencia Estatal de Meteorología. Valores climatológicos normales. Salamanca Aeropuerto. Periodo 1981-2010. Ministerio de Agricultura Alimentación y Medio Ambiente. <http://www.aemet.es/es/serviciosclimaticos/datosclimatologicos/valoresclimatologicos?l=2867&k=c> le (consultado 21/01/2019)
- Agencia Estatal de Meteorología. 2012. *Avance climatológico mensual. Agosto 2012*. Ministerio de Agricultura Alimentación y Medio Ambiente. Delegación Territorial de Castilla y León. Valladolid.
- Agencia Estatal de Meteorología. 2014. *Resumen anual climatológico 2013*. Ministerio de Agricultura Alimentación y Medio Ambiente.
- Angelini P, Compagno R, Arcangeli A, Bistocchi G, Gargano M, Venanzoni G, Venturella R. 2016. Macrofungal diversity and ecology in two Mediterranean forest ecosystems. *Plant Biosystem* **150**(3):540-549.
- Azul AM, Castro P, Sousa JP, Freitas H. 2009. Diversity and fruiting patterns of ectomycorrhizal and saprobic fungi as indicators of land-use severity in managed woodlands dominated by *Quercus suber* - a case study from southern Portugal. *Canadian journal of forest research*, **39**(12):2404-2417.
- Bååth E, Anderson TH. 2003. Comparison of soil fungal/bacterial ratios in a pH gradient using physiological and PLFA-based techniques. *Soil Biology and Biochemistry*, **35**(7):955-963.
- Bahnmann B, Mašínová T, Halvorsen R, Davey ML, Sedlák P, Tomšovský M, Baldrian P. 2018. Effects of oak, beech and spruce on the distribution and community structure of fungi in litter and soils across a temperate forest. *Soil Biology and Biochemistry*, **119**:162-173.
- Barnes CJ, Van der Gast CJ, McNamara NP, Rowe R, Bending GD. 2018. Extreme rainfall affects assembly of the root-associated fungal community. *New Phytologist*, **220** (4):1172-1184.
- Bel G, Hagberg A, Meron E. 2012. Gradual regime shifts in spatially extended ecosystems. *Theoretical Ecology*, **5**(4):591-604.
- Beule L, Grüning M, Karlovsky P, IM-Arnold A. 2017. Changes of Scots pine phyllosphere and soil fungal communities during outbreaks of defoliating insects. *Forests*, **8**(9):316.
- Bolton J. 1788. *An History of Fungusses, Growing about Halifax*. (Vol. 1). Author and sold in Halifax.
- Brandrud TE, Lindström H, Marklund H, Melot J, Muskos J. 2014. *Cortinarius Flora Photographica*. S-Härnösand: Hemströms Tryckeri.
- Breitenbach J, Kränzlin F. 1984. *Champignons de Suisse Tome 1. Les ascomycètes*. Lucerne: Mykologia, Société Mycologique Lucerne. French.

- Breitenbach J, Kränzlin F. 1986. *Champignons de Suisse Tome 2. Champignons sans lames*. Lucerne: Mykologia, Société Mycologique Lucerne. French.
- Breitenbach J, Kränzlin F. 1991. *Champignons de Suisse Tome 3. Bolets et champignons à lames: Première partie*. Lucerne: Mykologia, Société Mycologique Lucerne. French.
- Breitenbach J, Kränzlin F. 1995. *Champignons de Suisse Tome 4. Champignons à lames: Deuxième partie*. Lucerne: Mykologia, Société Mycologique Lucerne. French.
- Breitenbach J, Kränzlin F. 2000. *Champignons de Suisse Tome 5. Champignons à lames: Troisième partie*. Lucerne: Mykologia, Société Mycologique Lucerne. French.
- Brunialti G, Frati L, Loppi S. 2012. Fragmentation of Mediterranean oak forests affects the diversity of epiphytic lichens. *Nova Hedwigia*, 96:265-278.
- Cannon PF. 1997. Strategies for rapid assessment of fungal diversity. *Biodiversity & Conservation*, 6(5):669-680.
- Capel Molina JJ. 1981. *Los climas de España* (Vol. 8). Oikos-tau. S.A. Barcelona.
- Capel Molina JJ. 1988. *Anotaciones sobre el clima europeo: singularidades termométricas*. Agencia Estatal de Meteorología.
- Clavería V, de Miguel AM, 2005. Diversidad ectomicorrícica en una formación natural de carrasca (*Quercus ilex* L. Subsp. *Ballota*-Desf.-Samp.). In *Congresos Forestales*.
- Ceballos A, Morán-Tejeda E, Quirós M. 2007. Evolución de las temperaturas y precipitaciones en las capitales de Castilla y León en el periodo 1961-2006. *Polígonos. Revista de Geografía*, 17:59-81.
- Chapin FS, Matson PA, Vitousek PM. 2011. *Principles of terrestrial ecosystem ecology*, 2nd ed. New York (NY): Springer.
- Clarke KR. 1993. Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18:117-143.
- Cowling R.M, Rundel P.W, Lamont B.B, Arroyo M.K, Arianoutsou M. 1996. Plant diversity in Mediterranean-climate regions. *Trends in Ecology & Evolution*, 11(9):362-366.
- Crusafont M, Truyols J. 1957. Algunas precisiones sobre la edad y extensión del Paleógeno de las provincias de Salamanca y Zamora. *Cursillos y Conferencias Del Instituto Lucas Mallada*. 4:83-85.
- De Haan A, Walley R. 2002. *Studies in Galerina Pars XXXIII* Fungi no deliniati. Alassio: Edizioni Candusso.
- Delgado M, Gallardo A. 2008. Nitrógeno orgánico disuelto en comunidades vegetales del SO de la Península Ibérica. *Actas de la II Reunión Sobre Suelos Forestales: Nuevas Perspectivas en las Relaciones Suelo-árbol*: Salamanca, Octubre de 2007, 153-159.
- Dimou DM, Polemis E, Konstantinidis G, Kaounas V, Zervakis GI. 2016. Diversity of macrofungi in the Greek islands of Lesvos and Agios Efstratios, NE Aegean Sea. *Nova Hedwigia*, 102(3-4):439-475.
- Durall DM, Gamiet S, Simard SW, Kudrna L, Sakakibara SM. 2006. Effects of clearcut logging and tree species composition on the diversity and community composition of epigeous fruit bodies formed by ectomycorrhizal fungi. *Botany*, 84:966-980.

- Eberhardt U, Beker HJ, Vila J, Vesterholt J, Llimona X, Gadjieva R. 2008. *Hebeloma* species associated with *Cistus*. *Mycological research*, **113**(Pt 1):153-162.
- Egli S, Peter M, Buser C, Stahel W, Ayer F. 2006. Mushroom picking does not impair future harvests—results of a long-term study in Switzerland. *Biological conservation*, **129**(2):271-276.
- Fogel R, Trappe JM. 1978. Fungus consumption (mycophagy) by small animals. *Northwest Science*, **52**:1-31.
- Fricker MD, Bebbler D, Boddy L. 2008. Mycelial networks: structure and dynamics. In: Boddy L, Frankland JC, Van West P, editors. *Ecology of saprotrophic basidiomycetes*. Amsterdam: Academic Press, Elsevier, 3-18.
- Gabel AC, Gabel ML. 2007. Comparison of diversity of macrofungi and vascular plants at seven sites in the Black Hills of South Dakota. *The American Midland Naturalist*, **157**:258-296.
- Garbaye J, Le Tacon F. 1986. Effets de la mycorhization contrôlée après transplantation. *Revue Forestière Française*, **38**(3):258-263.
- Gange AC, Gange EG, Sparks TH, Boddy L. 2007. Rapid and recent changes in fungal fruiting patterns. *Science*, **316**(5821):71-71.
- García-Rodríguez A, Forteza J, Prat-Pérez L, Gallardo JF, Lorenzo-Martín LF. 1979. Estudio integrado y multidisciplinario de la dehesa salmantina 1. *Estudio fisiográfico descriptivo*. Fascículo 3. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Salamanca-Jaca. Spanish.
- Gómez-Gutiérrez JM. 1991. Orígenes del monte adhesado y situación actual. In Gómez-Gutiérrez JM, editor. *El libro de las dehesas salmantinas*. Consejería de Medio Ambiente y Conservación del Territorio. Junta Castilla y León, Salamanca, 23-33.
- Grainger J. 1946. Ecology of the larger fungi. *Transactions of the British Mycological Society*, **29**(1-2):52-63.
- Halme P, Heilmann-Clausen J, Rämä T, Kosonen T, Kunttu P. 2012. Monitoring fungal biodiversity – Towards an integrated approach. *Fungal Ecology*, **5**:750-758.
- Hawkes CV, Kivlin SN, Rocca JD, Huguet V, Thomsen MA, Suttle KB. 2011. Fungal community responses to precipitation. *Global Change Biology*, **17**(4):1637-1645.
- Hawksworth DL, Luecking R. 2017. Fungal Diversity Revisited: 2.2 to 3.8 Million Species. *Microbiology spectrum*, **5**(4).
- Heilmann-Clausen J, Barron ES, Boddy L, Dahlberg A, Griffith GW, Nordén J, Ovaskainen O, Perini C, Senn-Irlet B, Halme P. 2015. A fungal perspective on conservation biology. *Conservation biology*, **29**(1):61-68.
- Hering TF. 1966. The terricolous higher fungi of four lake district woodlands. *Transactions of the British Mycological Society*, **49**:369-383.
- Hernández-Rodríguez M, Santos-Del-Blanco L, Oria de Rueda JA, Martín Pinto P. 2013. Sucesión fúngica tras un incendio en un ecosistema Mediterráneo dominado por *Cistus ladanifer* L. In *Actas del 6º Congreso Forestal Español*. Sociedad Española de Ciencias Forestales.
- Index Fungorum <http://www.indexfungorum.org/> The Royal Botanic Gardens Kew, Landcare Research-NZ, Institute of Microbiology, Chinese Academy of Science (custodians) (consultado 20.06.19)

- Jang SK, Kim SW. 2015. Relationship between Ectomycorrhizal Fruiting Bodies and Climatic and Environmental Factors in Naejangsan National Park. *Mycobiology*, **43**(2):122-134.
- Jiménez E. 1970. *Estratigrafía y Paleontología del borde SW de la Cuenca del Duero*. Dissertation. Universidad de Salamanca. Spanish.
- IPCC (2007) *Climate change 2007: the physical science basis*. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge.
- Langer E, Langer G, Striegel M, Riebesehl J, Ordynets A. 2014. Fungal diversity of the Kellerwald-Edersee National Park—indicator species of nature value and conservation. *Nova Hedwigia*, **99**(1-2):129-144.
- Le Tacon F, Lamoure D, Guimberteau J, Fiket C. 1984. Les symbiotes mycorrhiziens de l'Épicéa commun et du Douglas dans le Limousin. *Revue forestière française*. **36**(4):325-338.
- Lauber CL, Strickland MS, Bradford MA, Fierer N. 2008. The influence of soil properties on the structure of bacterial and fungal communities across land-use types. *Soil Biology and Biochemistry*, **40**(9):2407-2415.
- Kausrud H, Stige LC, Vik JO, Økland RH, Høiland K, Stenseth NC. 2008. Mushroom fruiting and climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105**(10):3811-3814.
- Kausrud H, Heegaard E, Semenov MA, Boddy L, Halvorsen R, Stige LC, Stenseth NC. 2009. Climate change and spring-fruited fungi. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **277**(1685):1169-1177.
- Kausrud H, Heegaard E, Büntgen U, Halvorsen R, Egli S, Senn-Irlet B, Høiland K. 2012. Warming-induced shift in European mushroom fruiting phenology. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **109**(36):14488-14493.
- Kirk PM, Cannon P, Minter D, Stalpers J. 2008. *Dictionary of the Fungi*, 10th ed. Wallingford: CAB International.
- Kirschbaum MU. 2000. Forest growth and species distribution in a changing climate. *Tree physiology*, **20**(5-6):309-322.
- Kjøller R, Nilsson LO, Hansen K, Schmidt IK, Vesterdal L, Gundersen P. 2012. Dramatic changes in ectomycorrhizal community composition, root tip abundance and mycelial production along a stand-scale nitrogen deposition gradient. *New phytologist*, **194**(1):278-286.
- Kränzlin F. 2005. *Champignons de Suisse Tome 6. Russulaceae. Lactaires. Russules*. Lucerne: Mykologia, Société Mycologique Lucerne. French.
- Martin F, Cullen D, Hibbett D, Pisabarro A, Spatafora JW, Baker SE, Grigoriev IV. 2011. Sequencing the fungal tree of life. *New Phytologist*, **190**(4):818-821.
- Martiny JBH, Bohannan BJ, Brown JH, Colwell RK, Fuhrman JA, Green JL, Morin PJ. 2006. Microbial biogeography: putting microorganisms on the map. *Nature Reviews Microbiology*, **4**(2):102.
- Magurran AE. 2013. *Measuring biological diversity*. John Wiley & Sons.
- Mehus H. 1986. Fruit body production of macrofungi in some North Norwegian forest types. *Nordic journal of botany*, **6**(5):679-702.

- Miquel N. 1906. Restos fósiles de vertebrados encontrados en San Morales (Salamanca). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, **6**:352-357.
- Morera C, Pintó J, Romero M. 2007. Paisaje, procesos de fragmentación y redes ecológicas: aproximación conceptual. In: Chassot O, Morera C, editors. *Corredores Biológicos: Acercamiento conceptual y experiencia en América*. San José: Imprenta Nacional, 11-47. Spanish.
- Myers N, Nittermeier RA, Nittermeier CG, Da Fonseca GAB, Kent J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*. **403**:853-858.
- Neville P, Poumarat S. 2004. *Amanitae*. Fungi Europaei. Alassio: Edizioni Candusso. French.
- Noordeloos ME. 2004. *Entoloma s.l.* Fungi Europaei. Alassio: Edizioni Candusso.
- Opdam P, Wiens JA. 2002. Fragmentation, habitat loss and landscape management. In Norris K, Pain DJ, editors. *Conserving bird biodiversity: General principles and their application*. Cambridge (UK): Cambridge University Press, 202-223.
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlinn D, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Szoecs E, Wagner H. 2016. R *Package Version 2.4-0*. *vegan: Community Ecology Package*
- Parker-Rhodes AF. 1951. The Basidiomycetes of Skokholm Island VII. Some floristic and ecological calculations. *New Phytologist*, **50**(2):227-243.
- Parra LA. 2008. *Agaricus s.l. Volume 1*. Fungi Europaei. Alassio: Edizioni Candusso.
- Parra LA. 2013. *Agaricus s.l. Volume 2*. Fungi Europaei. Alassio: Edizioni Candusso.
- Perotto S, Angelini P, Bianciotto V, Bonfante P, Girlanda M, Kull T. 2013. Interaction of fungi with other organisms. *Plant Biosystem*, **147**:208-218.
- Peter M, Ayer F, Egli S, Honegger R. 2001. Above- and below-ground community structure of ectomycorrhizal fungi in three Norway spruce (*Picea abies*) stands in Switzerland. *Canadian Journal of Botany*, **79**(10):1134-1151.
- Pickles BJ, Egger KN, Massicotte HB, Green DS. 2012. Ectomycorrhizas and climate change. *Fungal Ecology*, **5**(1):73-84.
- R Core Team (2016). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Ramos Santos JM. 2005. Intervención humana y transformación de los paisajes forestales en la Cuenca del Duero durante la Edad Moderna. *Papeles de geografía*, 41-42.
- Red de sistema infoRiego de castilla y León.
<http://www.inforiego.org/opencms/opencms/estaciones/listado/index.html> (Consultado 10/01/2015)
- Reverchon F, del Ortega-Larrocea PM, Pérez-Moreno J. 2010. Saprophytic fungal communities change in diversity and species composition across a volcanic soil chronosequence at Sierra del Chichinautzin, Mexico. *Annals of Microbiology*, **60**(2):217-226.

- Richard F, Moreau PA, Selosse MA, Gardes M. 2004. Diversity and fruiting patterns of ectomycorrhizal and saprobic fungi in an old-growth Mediterranean forest dominated by *Quercus ilex* L. *Canadian Journal of Botany*, **82**(12):1711-1729.
- Richard F, Roy M, Shahin O, Sthultz C, Duchemin M, Joffre R, Selosse MA. 2011. Ectomycorrhizal communities in a Mediterranean forest ecosystem dominated by *Quercus ilex*: seasonal dynamics and response to drought in the surface organic horizon. *Annals of Forest Science*, **68**(1):57-68.
- Richardson M. 1970. Studies of *Russula emetica* and other agarics in a Scots pine plantation. *Transactions of the British Mycological Society*, **55**:217-229.
- Salerni E, Laganà A, Perini C, Loppi S, Dominicis VD. 2002. Effects of temperature and rainfall on fruiting of macrofungi in oak forests of the Mediterranean area. *Israel Journal of Plant Sciences*, **50**(3):189-198.
- Sánchez-Agudo JA, Rodríguez-de la Cruz D, Sánchez J. 2012. *Inventario de macromicetos de la Reserva Biológica Campanarios de Azaba* (151especies). Sala-Fungi Botanical Herbarium: University of Salamanca.
- Sánchez Martínez C, Benito Peñil D, García de Enterría S, Barajas Castrol, Martín Herrero N, Pérez Ruiz C, Sánchez Sánchez J, Sánchez Agudo JA, Rodríguez de la Cruz D, Galante Patiño E, Marcos García MA, Micó Balaguer E. 2012. *Manual de gestión sostenible de bosques abiertos mediterráneos*. Fundación Naturaleza y Hombre Castilla Tradicional.
- Sarrionandía-Areitia E. 2006. *Estudio de las micocenosis de macromicetos de los encinares del País Vasco* [dissertation]. Universidad del País Vasco.
- Scarascia-Mugnozza G, Oswald H, Piussi P, Radoglou K. 2000. Forests of the Mediterranean region: gaps in knowledge and research needs. *Forest Ecology and Management*, **132**(1):97-109.
- Seiler A. 2002. Effects of infrastructure on nature. In: Trocmé M, Cahill S, De Vries JG, Farrall H, Folkesson L, Fry G, Hicks C, Peymen J, editors. *Habitat fragmentation due to transportation infrastructure, The European Review*. Luxemburg: Office for Official Publications of the European Communities, 31-50.
- Scariot A. 1999. Forest fragmentation effects on palm diversity in central Amazonia. *Journal of Ecology*, **87**(1):66-76.
- Shi LL, Mortimer PE, Slik JF, Zou XM, Xu J, Feng WT, Qiao, L. 2014. Variation in forest soil fungal diversity along a latitudinal gradient. *Fungal Diversity*, **64**(1):305-315.
- Smith SE, Read D. 2008. *Mycorrhizal symbiosis*. New York (NY): Academic Press, Elsevier.
- Soulé ME, Kohm KA. 1989. *Research priorities for conservation biology* (Vol. 1). Washington DC: Island Press.
- Sun Q, Liu Y, Yuan H, Lian B. 2017. The effect of environmental contamination on the community structure and fructification of ectomycorrhizal fungi. *Microbiology Open*, **6**(1):e00396.
- Taylor AFS. 2002. Fungal diversity in ectomycorrhizal communities: sampling effort and species detection. *Plant Soil*. **244**(1/2):19-28.
- Taylor DL, Hollingsworth TN, McFarland JW, Lennon NJ, Nusbaum C, Ruess RW. 2014. A first comprehensive census of fungi in soil reveals both hyperdiversity and fine-scale niche partitioning. *Ecological Monographs*, **84**(1):3-20.

- Vásquez-Gassibe P, Fraile Fabero R, Hernández-Rodríguez M, Oria-De-Rueda JA. 2013. Sucesión fúngica post-fuego en masas de *Pinus pinaster* del Noroeste de la Península Ibérica. In *Actas del 6º Congreso Forestal Español*. Sociedad Española de Ciencias Forestales.
- Vicente-Villardón JL. 2016. MultBiplot(R): *Multivariate Analysis using Biplots*. R package version 0.3.3. <http://biplot.usal.es/classicalbiplot/multbiplot-in-r/>
- Vicente-Villardón J.L. 2016. MULTBIPLLOT: *A package for Multivariate Analysis using Biplots*. Departamento de Estadística. Universidad de Salamanca. (<http://biplot.usal.es/ClassicalBiplot/index.html>).
- Wildi O. 2017. *Data analysis in vegetation ecology*. CABI.
- Vogt KA, Bloomfield J, Ammirati JF, Ammirati SR. 1992. Sporocarp production by basidiomycetes, with emphasis on forest ecosystems. In: Carroll GC, Wicklow DT, editors. *The fungal community. Its organization and role in the ecosystem*. New York (NY): Marcel Dekker Inc. 563–581.
- Watling R. 1995. Assessment of fungal diversity: macromycetes, the problems. *Canadian Journal of Botany*, **73**(Suppl. 1):S515-S524.
- Wegner A, Moore SA, Bailey J. 2005. Consideration of biodiversity in environmental impact assessment in Western Australia. *Environmental impact assessment review*, **25**(2):143-162.
- Wilkins WH, Patrick SHM. 1939. The ecology of the larger fungi. III. Constancy and frequency of grassland species with special reference to soil types. *Annals of Applied Biology*, **26**(1):25-46.
- Zelnic YR, Meron E, Bel G. 2016. Localized states qualitatively change the response of ecosystems to varying conditions and local disturbances. *Ecological complexity*, **25**:26-34.
- Zervakis GI, Polemis E, Dimou DM. 2002. Mycodiversity studies in selected ecosystems of Greece: III. Macrofungi recorded in Quercus forests from southern Peloponnese. *Mycotaxon*, **84**:141-162.

