



G. Moreno\*, J.L. Manjón, J. Álvarez-Jiménez

Dpto. Ciencias de la Vida (Botánica), Edificio de Ciencias, Universidad de Alcalá, Alcalá de Henares, 28805, Madrid

\*Correo electrónico: gabriel.moreno@uah.es

# 6

## Los hongos y el cambio climático

### Resultados clave

- Los hongos son organismos muy afectados por el estrés hídrico y por el cambio climático, las modificaciones influyen principalmente en su fenología, productividad total de cuerpos fructíferos y cambio en la composición de la comunidad fúngica.
- Los hongos son sensibles a la alteración de su hábitat por destrucción del medio natural, lo que puede acarrear su desaparición, por ejemplo a través de la modificación de la vegetación dominante.
- Los hongos son testigos del clima y de su variación, muchos han conseguido refugiarse en zonas meridionales con las glaciaciones, adaptándose morfológicamente (secotioides y gastroides) a los cambios climáticos.

### Introducción

Como organismos descomponedores o micorrízicos, las comunidades fúngicas resultan esenciales en los ciclos de la materia y en el suministro de nutrientes y agua para las plantas, y a través de ellas al resto de la comunidad biótica. Es importante entender las respuestas de estos niveles tróficos básicos al cambio climático para entender la evolución futura de los ecosistemas. Adicionalmente, los hongos son también patógenos vegetales susceptibles de modificación por cambio climático (incidencia de infección, relación con hospedadores) y, en algunos casos, son alimento obligatorio para determinados animales.

Los hongos micorrízicos forman parte de un grupo de organismos subterráneos que permiten a las plantas tener acceso a nutrientes limitantes (Smith & Read, 1997) y, por ello, tienen una gran influencia en los ecosistemas. Estos hongos se relacionan con el sistema

radicular de las plantas simbiotes generando unas interacciones positivas y negativas entre ambas partes de la asociación que pueden verse afectadas por cambios ambientales (Wardle et al., 2004). El incremento de nitrógeno, los cambios de uso del suelo o las invasiones biológicas, alteran la composición de la comunidad fúngica (Mummey & Rillig 2006; Opik et al., 2006). Las plantas micorrízicas arbusculares y ectomicorrízicas son afectadas por la deposición del nitrógeno, aunque ello depende de los niveles de fósforo (Egerton-Warburton et al. 2007). En contrapartida, los efectos del incremento de CO<sub>2</sub> resultan opuestos, es decir, favorecen la colonización de hongos ectomicorrízicos (Lukac et al. 2003) y endomicorrízicos (Hu et al. 2005); al igual que sucede con el incremento de temperatura, que a veces se traduce en un aumento del nivel de micorrización (Staddon et al. 2004). De esta manera, las comunidades de hongos ectomicorrízicos responden a las perturbaciones ambientales adaptándose a la disponibilidad de recursos, en términos de composición de especies y de su actividad enzimática (Rineau & Courty 2011). Tylianakis et al. (2008) señalan que los efectos del clima en la simbiosis micorrízica son muy variables. Indican que los efectos directos del CO<sub>2</sub> o de la cantidad de nitrógeno, resultan difíciles de separar de efectos indirectos que pueden influir en el crecimiento de las plantas.

En definitiva, los hongos del suelo juegan un papel fundamental en los procesos biogeoquímicos, afectando a la disponibilidad de agua y nutrientes para las plantas, especialmente a través de la relación micorrízica, lo cual a su vez influye en la productividad del ecosistema (Chapin et al. 2002).

Muchas de estas circunstancias que alteran la micorrizosfera pueden originar debilitamiento del huésped y favorecer la presencia de patógenos (Bever et al. 1997) o incluso provocar la muerte de plantas como sucede con la “seca” de las quercíneas (Corcobado et al.,

2014). Por tanto, las alteraciones en las interacciones bióticas que se generan en la rizosfera pueden originar diferencias cualitativas en la comunidad de plantas y sustituciones de especies a largo plazo (De Deyn et al., 2003 y Packer et al., 2000), así como cambios en la microfauna y en la estructura física y química del suelo como sucede en las plantaciones de *Tuber melanosporum* con buena producción de trufa negra, incluidas las sustituciones a corto plazo (De Deyn et al., 2003; Putten et al., 1993).

De igual manera, los hongos saprófitos, que degradan moléculas complejas (por ejemplo lignina y celulosa), y contribuyen a la biodisponibilidad de nutrientes, pueden quedar también afectados e influir en la productividad de las plantas (Moore et al., 2003).

### Resultados y discusión:

Las interacciones planta-hongo en el contexto de cambio climático son complejas y distan mucho de estar bien dilucidadas. Desde el punto de vista de la comunidad fúngica, es decir, desde los efectos del cambio climático en la microbiota, éstos pueden ser considerados a tres niveles:

#### Nivel 1)

Cambios en la composición y función de la microbiota antes de que se produzcan modificaciones en la distribución o composición en la vegetación. Se trataría de cambios a corto plazo que, en algunos casos, ya estarían teniendo lugar. Las alteraciones más frecuentemente observadas son (Boddy et al. 2014): cambios en la fenología, que es la alteración más documentada, generalmente con retrasos en la fructificación otoñal de setas, adelanto de la primavera o mayor duración de la estación de fructificación (Kausserud et al. 2008, 2010, 2012; Diez et al. 2013; Gange et al. 2007; Sato et al. 2012; Yang et al. 2012); disminución en la productividad total de cuerpos fructíferos (Ogaya & Peñuelas 2005) (a veces aumento como mecanismo de escape al estrés: Yang et al. 2012); cambio en la composición de la comunidad fúngica (Boddy et al. 2014); cambio en la relación con las especies hospedadoras (en parásitos sobre todo: Gange et al. 2011).

Los cambios fenológicos están condicionadas sobre todo por la suavización térmica de las condiciones invernales producida por el cambio climático (Boddy et al. 2014). Algunos cambios fenológicos y las disminuciones de productividad están relacionados con la modificación del régimen de precipitaciones. En el caso de la Cuenca Mediterránea son determinantes la precipitación estival y la que se produce en periodos previos a la fructificación (Bonet et al. 2010; Ogaya & Peñuelas 2005), así como la disponibilidad hídrica general y la evapotranspiración (Martínez de Aragón et al. 2007; De la Varga et al. 2013).

Los cambios en la composición de la comunidad fúngica son menos conocidos debido a la dificultad para realizar seguimientos de campo a largo plazo y a que la mayoría de estudios se realizan con cuerpos fructíferos, que pueden faltar, siendo más costoso y difícil el estudio de la composición a través del micelio (Boddy et al. 2014).

#### Nivel 2)

Cambios derivados de la modificación de las comunidades vegetales debido a la dependencia de los hongos de su hospedador, sea a través de una relación

micorrícica, saprófita o de parasitismo. En ese sentido, hay que tener en cuenta que algunas formaciones vegetales verán disminuida su extensión mientras que otras podrían aumentar su potencialidad, arrastrando en cada caso, en uno u otro sentido, la comunidad micológica asociada. En el caso de la península ibérica, donde se espera una tendencia hacia climas más cálidos y secos, se puede producir el desplazamiento de los tipos de vegetación más xerófilos y termófilos hacia posiciones latitudinal o altitudinalmente más elevadas (Benito Garzón et al. 2008; Ruiz-Labourdette et al. 2012, 2013), con desplazamiento o sustitución por tipos de vegetación de pisos inferiores o de posición actual más meridional. Así, la vegetación que se vería más perjudicada sería la de tipo eurosiberiano o atlántico, en segundo lugar la de tipo subatlántico (o submediterráneo) y en tercer lugar la vegetación genuinamente mediterránea, que podría incluso ver aumentada su área potencial a costa de las formaciones de carácter más méxico (Benito Garzón et al. 2008; De Dios et al. 2009; García-López et al. 2010; Linares et al. 2009; Linares & Tíscar 2010; Martínez et al. 2012; Ruiz-Labourdette et al. 2012, 2013; Sabaté et al. 2002). La bibliografía citada pronostica disminuciones importantes en la extensión de hayedos (*Fagus sylvatica*), robledales atlánticos (*Quercus robur*), pinares albares (*P. sylvestris*), pinares negros (*P. uncinata*) o abetales (*A. alba*); medianas en quejigares (*Quercus faginea* y, probablemente, *Q. pubescens* y *Q. canariensis*), melojares (*Q. pyrenaica*), pinares laricios (*P. nigra*), sabinas albares (*J. thurifera*) o pinsapares (*A. pinsapo*); y pérdidas menores o, más generalmente, aumento de potencialidad en encinares (*Q. ilex*), coscojares (*Q. coccifera*), pinares resineros (*P. pinaster*) y carrascos (*P. halepensis*), etc. Es por tanto esperable, desde el punto de vista de la relación del hongo con la planta y especialmente en especies micorrícicas, que las especies fúngicas propias de formaciones vegetales atlánticas o subatlánticas sufran una disminución acorde a la de la vegetación matriz mientras que los hongos más mediterráneos se vean menos afectados desde el punto de vista de la disponibilidad básica de hábitat, con independencia de los efectos más o menos intensos indicados en el nivel 1 (como se indica más abajo). Casos específicos potencialmente muy afectados por el cambio climático serían los tipos de vegetación asociados a zonas húmedas (turberas, prados húmedos, juncales, etc.) (Brinson & Malvárez 2002; Essl et al. 2012) o la vegetación de alta montaña (enebrales y sabinas rastreros, pastizales alpinizados, etc.) (Benito et al. 2011; Martínez et al. 2012; Ruiz-Labourdette et al. 2013), en ambos casos con fuertes disminuciones de sus áreas potenciales. En este caso de la alta montaña, se esperan pérdidas de hábitat, a final de este siglo, de más del 80% de la superficie original para un porcentaje importante (30-50%) de las especies vegetales alpinas y subalpinas (Engler et al. 2011), entre las que se incluyen algunas de gran importancia para los mixomicetos nivales como son especies arbustivas rastreras de *Juniperus*, arbustos almohadillados (*Cytisus*, *Genista*, *Echinopartum*) u otras de los pastos de alta montaña. Algunas especies de mixomicetos como *Licea alpina* y *Dianema leptotrichum* han sido descritas recientemente sobre *Cytisus balansae* var. *europaeus* (Moreno et al. 2010; 2011).

Los hongos son muy sensibles a la alteración de su hábitat y esta es la amenaza más frecuente por la destrucción del medio natural donde viven, lo que puede acarrear incluso su desaparición. Si algún ecosistema está particularmente amenazado, en grave regresión,

fraccionado o muy limitado, supone que sobre todo los hongos simbióticos o micorrizógenos asociados también están en serio peligro. La pérdida de hongos por la modificación de las comunidades vegetales afectaría a todo el cortejo micológico selectivo de cada tipo de vegetación y estaría más afectado cuanto más especializada fuera su dependencia, por lo que es esperable un cambio en la composición de especies, y se podrían perder los hongos que denominamos como hongos micorrícicos micopioneros selectivos, hongos micotransicionales selectivos y hongos micoclimax selectivos y algunos hongos saprótrofos selectivos que están desfavorecidos ante estos cambios. Los hongos parásitos que se desarrollaran son más amplios y aumentarán su presencia. En el caso de bosques favorecidos por el cambio climático aumentan los hongos saprótrofos y micorrícicos. Indicamos a continuación algunos hongos sensibles a la alteración de su hábitat de diversos tipos de bosque ibérico:

#### **Hayedos:**

Hongos saprótrofos sensibles a la alteración de su hábitat: *Marasmius alliaceus*, *Mycena crocata* y *Oudemansiella mucida*.

Hongos micorrícicos sensibles a la alteración de su hábitat: *Cortinarius cinnabarinus*, *C. humicola*, *Hygrophorus eburneus*, *Lactarius blennius*, *Russula nobilis* y *Tricholoma scioides*.

Hongos parásitos en expansión: *Armillaria* spp.

#### **Abetales:**

Hongos saprótrofos sensibles a la alteración de su hábitat: *Dendrocorticium pinsapineum*, *Guepinia helvellidoes*, *Neolentinus adhaerens*, *Panellus violaceofulvus* y *Xerula melanotricha*.

Hongos micorrícicos sensibles a la alteración de su hábitat: *Hygrophorus pudorinus*.

Hongos parásitos en expansión: *Armillaria* spp.

#### **Sabinares:**

Esta vegetación carece de hongos ectomicorrícicos.

Hongos saprótrofos sensibles a la alteración de su hábitat: *Lenzites oxycedri*, *Marasmiellus phaeomarasmioides*, *Peniophora junipericola*, *Trametes junipericola* y *Xeromphalina junipericola*.

#### **Turberas:**

Esta vegetación carece de hongos ectomicorrícicos.

Hongos saprótrofos sensibles a la alteración de su hábitat: *Arrhenia sphagnicola*, *Galerina paludosa*, *G. sphagnorum*, *G. tibiucystis*, *Hypholoma elongatum*, *H. myosotis*, *Entoloma sphagneti*, *Hygrocybe coccineocrenata* y *Pseudoclitocybe sphagneti*.

Hongos micorrícicos asociados a los árboles próximos a la turbera: *Cortinarius bataillei*, *C. huronensis*, *C. sphagnogenus* y *Lactarius sphagneti*.

#### **Sin embargo otros hongos aumentarán:**

#### **Pinares mediterráneos (su cortejo micológico aumentará considerablemente, no siendo vulnerables):**

Hongos saprótrofos que aumentarán considerablemente: *Baeospora myosura*, *Cystoderma carcharias*, *Galerina badipes*, *Mycena aurantiomarginata*, *M. capillaripes*, *M. rosella*, *M. seynesii*, *Paxillus atrotomentosus*, *Pholiota flammans*, *Pluteus atromarginatus*, *Strobilurus stephanocystis* y *Xeromphalina caudicinalis*.

Hongos micorrícicos que aumentarán considerablemente: *Boletus edulis*, *Lactarius aurantiacus*, *L. deliciosus*, *Russula sanguinaria*, *R. torulosa*, *R. xerampelina*, *Suillus luteus*, *S. bovinus*, *S. mediterraneensis*, *Tricholoma equestre*, *T. focale*, *T. imbricatum* y *T. portentosum*.

Hongos parásitos en expansión: *Armillaria ostoyae* y *Heterobasidion annosum*.

#### **Bosques de Quercus (su cortejo micológico aumentará considerablemente, no siendo vulnerables):**

Hongos saprótrofos que aumentarán considerablemente: *Clitocybe gibba*, *C. geotropa* var. *maxima*, *Coprinus alopecius*, *Dichomitus campestris*, *Marasmius quercophilus*, *Mycena meliigena* y *Peniophora quercina*.

Hongos micorrícicos que aumentarán considerablemente: *Amanita ovoidea*, *A. phalloides*, *A. ponderosa*, *A. verna*, *Boletus aereus*, *B. aestivalis*, *B. permagnificus* (hongo de interés especial), *Hygrophorus cossus*, *H. russula*, *Inocybe rimosa*, *Lactarius chrysorrhoeus*, *L. quietus*, *L. mediterraneensis* (hongo de interés especial), *L. zugazae* (hongo de interés especial), *Leccinum lepidum*, *Scleroderma polyrhizum* y *Tuber melanosporum*.

Hongos parásitos en expansión: *Biscogniauxia mediterranea*.

#### **Nivel 3)**

A largo plazo, es posible pronosticar la pérdida de algunos hábitat interesantes para los hongos como consecuencia de procesos de mayor envergadura planetaria, como es la subida del nivel del mar. En ese sentido, muchas zonas dunares podrían desaparecer bajo los escenarios más intensos de calentamiento para lo que queda de siglo. Según las previsiones actuales (IPCC 2007), con crecimientos de hasta 60 cm del nivel del mar durante el siglo XXI, se verían afectados por este fenómeno importantes y emblemáticos ecosistemas de las costas del Sur y Este de la Península, como las marismas del Guadalquivir, la Albufera de Valencia, el Mar Menor o el Delta del Ebro; con subidas mayores se pondrían en riesgo numerosos enclaves, como: Cabo de Gata, Punta Sabinar, Punta Entinas, dunas de Tarifa, Barbate, marismas de Odíel, zona de Ampurias, marismas de Santoña, Liencres-Suances, San Vicente Barquera, etc. Sin embargo aparecerán nuevas playas que podrían compensar parcialmente este efecto. Algunas especies fúngicas que se verían afectadas serían: *Agaricus devoniensis*, *Conocybe dunensis*, *Gyrophragmium dunalii*, *Hygrocybe conicoides*, *Inocybe*

*arenicola, I. heimii, Lepiota brunneolilacea, Marasmiellus mesosporus, Morchella dunensis, Omphalina galericolor, Peziza ammophila, Psathyrella ammophila y Rhodocybe malenconii.* Hay que resaltar que la totalidad de estas especies ya están actualmente amenazadas por la pérdida de ecosistemas costeros (urbanización, etc.)

### Adaptaciones de los hongos a condiciones de estrés hídrico

Los hongos han sido testigos del clima y de su variación a lo largo de miles de años. Muchas especies han conseguido refugiarse en zonas meridionales con las glaciaciones, adaptándose morfológicamente a los diferentes cambios climáticos que ha sufrido nuestro planeta. Ascomicetos y basidiomicetos presentan adaptaciones morfológicas visibles que ha permitido colonizar ecosistemas esteparios e incluso desérticos. Y que pueden representar un modelo para detectar el

cambio climático, que se podría traducir en el incremento del área de distribución de ciertos hongos con menores requerimientos hídricos y soportar temperaturas más elevadas. Su estudio nos puede aportar datos fisiológicos para comprender este cambio.

Las principales adaptaciones de los ascomicetos y basidiomicetos para colonizar ecosistemas esteparios y desérticos son las siguientes:

1.- Paso de esporas sexuales que se proyectan de los cuerpos fructíferos, y que son muy dependientes de la humedad del medio para su dispersión y germinación, denominadas balitósporas, a esporas que no se proyectan de los cuerpos fructíferos, con menor dependencia de la humedad del medio para su dispersión y germinación, son las estatimósporas. Las primeras están sobre todo presentes en los hongos o setas de nuestros bosques y las segundas son típicas de los hongos de las áreas esteparias, desérticas y mediterráneas. En este segundo grupo de

■ Figura 1



▲ Figura 1. Selección para la reducción de pérdida de agua (paso de hongos agaricoides a hongos secotioides y hongos tuberoideos o gastroides).

Fuente: Elaborado a partir de Moreno et al. (2013).

hongos podemos indicar los trabajos que hemos llevado a cabo en estos últimos años (Alvarado et al., 2011, 2012 y Moreno et al., 2012).

2.- La presencia de formas derivadas de los cuerpos fructíferos agaricoides a formas secotioides y gasteroides o gastroides, nos indican la adaptación de estos hongos al cambio climático que a lo largo de millones de años ha sufrido nuestro planeta (Moreno et al., 2013). Las formas secotioides y gasteroides deben gestionarse como especies de interés especial por su valor científico, ecológico y por su singularidad. (Fig. 1)

3.- La adaptación de los ascomicetos, con cuerpos fructíferos epigeos, cupuliformes o discoideos, y con ascos uniseriados con 8-esporas, a una selección para la reducción de la pérdida de agua, produce una trufa cerrada que cuenta con cámaras de himenio formadas por ascos que son más cortos, menos cilíndricos y más claviformes a

esféricos. La capacidad de proyectar las esporas se pierde y la selección de otros medios de dispersión de esporas se intensifica, llevando a la dispersión de esporas a través de la micofagia animal. El resultado final es una especie de trufa que fructifica bajo tierra y tiene una gleba sólida rellena con ascos esféricos llenos de números irregulares de esporas (Bonito et al., 2013). (Fig. 2)

### Recomendaciones para la gestión

Ante los cambios en la micobiota por el cambio climático se recomiendan las siguientes actuaciones en los ecosistemas donde se desarrollan:

1.- Conservar de forma especial los tipos de hábitat para los hongos más vulnerables al cambio climático, como son: los bosques atlánticos y la vegetación de alta montaña sujeta a periodos obligatorios de innivación.

■ **Figura 2**

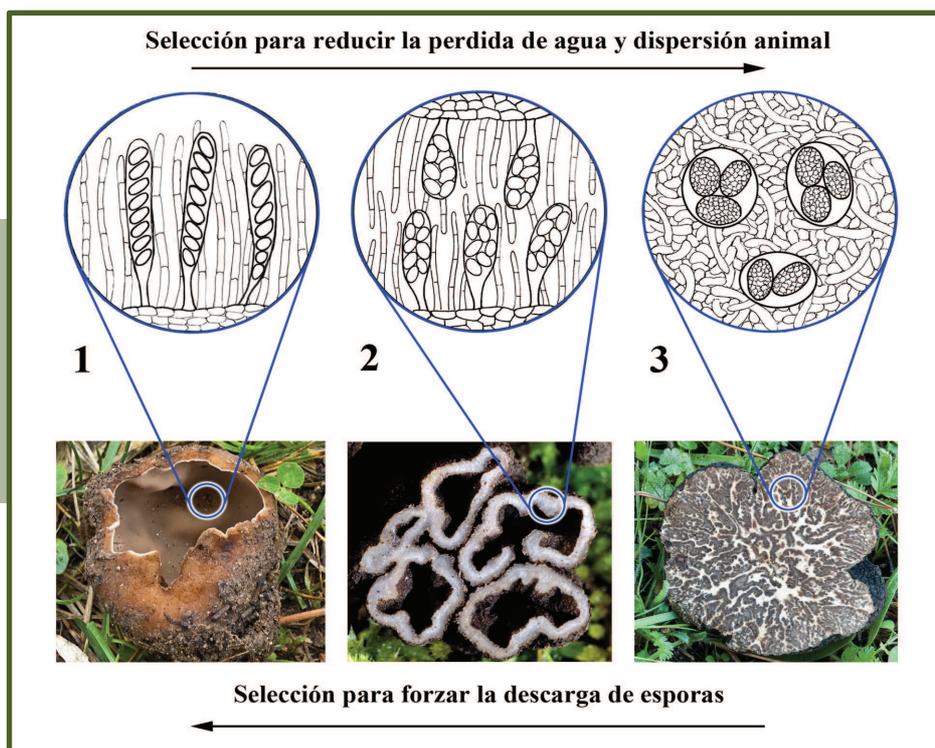


▲ **Figura 2.** Ejemplo de una forma secotioide mediterránea a proteger: *Chlorophyllum agaricoides* (Czern.) Vellinga.  
Fuente: Gabriel Moreno.

2.- Los hongos psammófilos de dunas costeras son especialmente vulnerables debido a la desaparición actual de estas áreas por la influencia antrópica y la futura subida de los niveles del mar. Algunos países están incluyéndolos en sus listados de especies protegidas a nivel de interés especial. No obstante el cambio climático creará nuevos espacios costeros.

3.- Los hongos de carácter más mediterráneo se prevé que sean menos afectados al aumentar sus áreas potenciales. Incluso se beneficiarían los actualmente vulnerables, siempre y cuando otros efectos antrópicos no limiten el desplazamiento de ecosistemas.

■ **Figura 3**



▲ **Figura 3.** Adaptación de los ascomicetos hasta obtener una forma tuberoide.  
Fuente: Elaborado a partir de Bonito et al. (2013).

## ■ Referencias bibliográficas

- Alvarado P, Moreno G, Manjón JL (2012) Comparison between *Tuber gennadii* and *T. oligospermum* lineages reveals the existence of the new species *T. cistophilum* (Tuberaceae, Pezizales). *Mycologia* 104:894-910
- Alvarado P, Moreno G, Manjón JL, Sáenz MA (2011) *Eremiomyces magnisporus* (Pezizales), a new species from central Spain. *Mycotaxon* 118:103-111
- Barroetaveña C, La Manna L, Alonso M V (2008) Variables affecting *Suillus luteus* fructification in ponderosa pine plantations of Patagonia (Argentina). *Forest Ecology and Management* 256:1868-1874
- Benito Garzón M, Sánchez de Dios R, Sainz Ollero H (2008) Effects of climate change on the distribution of Iberian tree species. *Applied Vegetation Science* 11:169-178
- Benito B, Lorite J, Peñas J (2011) Simulating potential effects of climatic warming on altitudinal patterns of key species in Mediterranean-alpine ecosystems. *Climatic change* 108:471-483
- Bever JD, Westover KM, Antonovics J (1997) Incorporating the Soil Community into Plant Population Dynamics: The utility of the feedback approach. *Journal of Ecology* 85:561-573
- Boddy L, Buntgen U, Egli S, Gange A C, Heegaard E, Kirk PM, Mohammad A, Kausarud H (2014) Climate variation effects on fungal fruiting. *Fungal Ecology* 10:20-33
- Bonet JA, Palahí M, Colinas C, Pukkala T, Fischer CR, Miina J, Martínez de Aragón J (2010) Modelling the production and species richness of wild mushrooms in pine forests of the Central Pyrenees in northeastern Spain. *Canadian Journal of Forest Research* 40:347-356
- Bonito G, Smith ME, Nowak M, Healy RA, Guevara G, Cázares E, Kinoshita A, Nouhra ER, Domínguez LS, Tedersoo L, et al. (2013) Historical Biogeography and Diversification of Truffles in the *Tuberaceae* and Their Newly Identified Southern Hemisphere Sister Lineage. *PlosOne* 8:1-15
- Brinson M M, Malvárez AI (2002) Temperate freshwater wetlands: types, status, and threats. *Environmental conservation* 29:115-133
- Chapin FS, Matson PA, Mooney HA (2002) Principles of terrestrial ecosystem ecology. Springer, New York
- Corcobado T, Vivas M, Moreno G, Solla A (2014) Ectomycorrhizal symbiosis in declining and non-declining *Quercus ilex* trees infected with or free of *Phytophthora cinnamomi*. *Forest Ecology and Management* 324:72-80
- De Deyn GB, Raaijmakers CE, Zoomer HR, Berg MP, de Ruiter PC, Verhoef HA, Bezemer TM, van der Putten WH (2003) Soil invertebrate fauna enhances grassland succession and diversity. *Nature* 422:711-713
- De Dios RS, Benito-Garzón M, Sainz-Ollero H (2009) Present and future extension of the Iberian submediterranean territories as determined from the distribution of marcescent oaks. *Plant Ecology* 204:189-205
- De la Varga H, Águeda B, Ágreda T, Martínez-Peña F, Parladé J, Pera J (2013) Seasonal dynamics of *Boletus edulis* and *Lactarius deliciosus* extraradical mycelium in pine forests of central Spain. *Mycorrhiza* 23:391-402
- Diez JM, James TY, McMunn M, Ibáñez I (2013) Predicting species-specific responses of fungi to climatic variation using historical records. *Global Change Biology* 19:3145-3154
- Egerton-Warburton L, Johnson NC, Allen E (2007) Mycorrhizal community dynamics following nitrogen fertilization: a cross-site test in five grasslands. *Ecological Monographs* 77:527-544
- Engler R, Randin CF, Thuiller W, Dullinger S, Zimmermann NE, Araújo MB, Pearman PB, Le Lay G, Piedallu C, Albert CH, et al. (2011) 21st century climate change threatens mountain flora unequally across Europe. *Global Change Biology* 17:2330-2341
- Essl F, Dullinger S, Moser D, Rabitsch W, Kleinbauer I (2012) Vulnerability of mires under climate change: implications for nature conservation and climate change adaptation. *Biodiversity and Conservation* 21:655-669
- Gange AC, Gange EG, Mohammad AB, Boddy L (2011) Host shifts in fungi caused by climate change? *Fungal Ecology* 4:184-190
- Gange AC, Gange EG, Sparks TH, Boddy L (2007) Rapid and recent changes in fungal fruiting patterns. *Science* 316:71-71
- García-López JM, Allué C (2010) Effects of climate change on the distribution of *Pinus sylvestris* L. stands in Spain. A phytoclimatic approach to defining management alternatives. *Forest Systems* 19:329-339
- Hu SJ, Wu JS, Burkey KO, Firestone MK (2005) Plant and microbial N acquisition under elevated atmospheric CO<sub>2</sub> in two mesocosm experiments with annual grasses. *Global Change Biology* 11:213-223
- IPCC (2007) *IPCC Fourth Assessment Report: Climate Change 2007. Synthesis report*. Geneva, Switzerland
- Kausarud H, Heegaard E, Buntgen U, Halvorsen R, Egli S, Senn-Irlet B, Krisai-Greilhuber I, Dämon W, Sparks T, Nordén J, et al. (2012) Warming-induced shift in European mushroom fruiting phenology. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109:14488-14493
- Kausarud H, Heegaard E, Semenov MA, Boddy L, Halvorsen R, Stige LC, Sparks TH, Gange AC, Stenseth NC (2010) Climate change and spring-fruiting fungi. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277:1169-1177

- Kausserud H, Stige LC, Vik JO, Økland RH, Høiland K, Stenseth NC (2008) Mushroom fruiting and climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105:3811-3814
- Linares JC, Tiscar PA (2010) Climate change impacts and vulnerability of the southern populations of *Pinus nigra* subsp. *salzmannii*. *Tree Physiology* 30:795-806
- Linares JC, Camarero JJ, Carreira JA (2009) Interacting effects of changes in climate and forest cover on mortality and growth of the southernmost European fir forests. *Global Ecology and Biogeography* 18:485-497
- Lukac M, Calfapietra C, Godbold DL (2003) Production, turnover and mycorrhizal colonization of root systems of three *Populus* species grown under elevated CO<sub>2</sub> (POPFACE). *Global Change Biology* 9:838-848
- Martínez de Aragón J, Bonet J A, Fischer C R, Colinas C (2007) Productivity of ectomycorrhizal and selected edible saprotrophic fungi in pine forests of the pre-Pyrenees mountains, Spain: predictive equations for forest management of mycological resources. *Forest Ecology and Management* 252:239-256
- Martínez I, González-Taboada F, Wiegand T, Camarero J J, Gutiérrez E (2012) Dispersal limitation and spatial scale affect model based projections of *Pinus uncinata* response to climate change in the Pyrenees. *Global Change Biology* 18:1714-1724
- Moore JC, K McCann H Setälä and PC de Ruiter (2003) Top-down is bottom-up: Does predation in the rhizosphere regulate aboveground production. *Ecology* 84:846-857
- Moreno G, Alvarado P, Manjón JL (2013) Hypogeous Desert Fungi. En: Kagan-Zur V, Sitrit Y, Roth-Bejerano N, Morte A, editores. *Desert Truffles*. Springer Verlag, Berlin
- Moreno G, Lizárraga M, Esqueda M, Galán R Alvarado P (2012) New records of little-known species of *Carbomyces* (*Carbomycetaceae*, *Ascomycota*). *Mycotaxon* 120:89-98
- Moreno G, Sánchez A, Castillo A (2011) *Dianema leptotrichum* sp. nov. a new nivicolous myxomycete from Spain. *Boletín Sociedad Micológica de Madrid* 35:109-117
- Moreno G, Sánchez A, Mitchell DW (2010) A new nivicolous species of *Licea* (*Myxomycetes*) from Spain. *Boletín Sociedad Micológica de Madrid* 34:155-160
- Mummey DL Rillig MC (2006) The invasive plant species *Centaurea maculosa* alters arbuscular mycorrhizal fungal communities in the field. *Plant Soil* 288:81-90
- Ogaya R, Peñuelas J (2005) Decreased mushroom production in a holm oak forest in response to an experimental drought. *Forestry* 78:279-283
- Opik M, Moora M, Liira J Zobel M (2006) Composition of root-colonizing arbuscular mycorrhizal fungal communities in different ecosystems around the globe. *Journal of Ecology* 94:778-790
- Putten WH van der, C van Dijk, BAM Peters (1993) Plant-specific soil-borne diseases contribute to succession in foredune vegetation. *Nature* 363:53-56
- Rineau F, Courty PE (2011) Secreted enzymatic activities of ectomycorrhizal fungi as a case study of functional diversity and functional redundancy. *Annals of Forest Science* 68:69-80
- Ruiz-Benito P, Herrero A, Zavala M A (2013) Vulnerabilidad de los bosques españoles frente al Cambio Climático: evaluación mediante modelos. *Ecosistemas* 22:21-28
- Ruiz-Labourdette D, Nogués-Bravo D, Ollero H S, Schmitz M F, Pineda F D (2012) Forest composition in Mediterranean mountains is projected to shift along the entire elevational gradient under climate change. *Journal of Biogeography* 39:162-176
- Ruiz-Labourdette D, Schmitz M F, Pineda F D (2013) Changes in tree species composition in Mediterranean Mountains under climate change: indicators for conservation planning. *Ecological Indicators* 24:310-323
- Sabaté S, Gracia CA, Sánchez A (2002) Likely effects of climate change on growth of *Quercus ilex*, *Pinus halepensis*, *Pinus pinaster*, *Pinus sylvestris* and *Fagus sylvatica* forests in the Mediterranean region. *Forest Ecology and Management* 162:23-37
- Sato H, Morimoto S, Hattori T (2012) A thirty-year survey reveals that ecosystem function of fungi predicts phenology of mushroom fruiting. *PlosOne* 7: e49777
- Smith SE, Read DJ (1997) *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press, London
- Staddon PL, Gregersen R, Jakobsen I (2004) The response of two *Glomus* mycorrhizal fungi and a fine endophyte to elevated atmospheric CO<sub>2</sub>, soil warming and drought. *Global Change Biology* 10:1909-1921
- Tylianakis JM, Didham RK, Bascompte J, Wardle DA (2008) Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11:1351-1363
- Wardle DA, Bardgett RD, Klironomos JN, Setälä H, van der Putten WH, Wall DH (2004) Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science* 304:1629-1633
- Yang X, Luedeling E, Chen G, Hyde K D, Yang Y, Zhou D, Xu J, Yang Y (2012) Climate change effects fruiting of the prize matsutake mushroom in China. *Fungal Diversity* 56:189-198