



9CFE-1947

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

Organiza





Evaluación del éxito reproductivo a lo largo de varias generaciones en una población en expansión de *Quercus faginea*

LORENTE-CASALINI, O. (1), VILLAR-SALVADOR, P. (1), y REY-BENAYAS, J.M. (1)

(1) Universidad de Alcalá, Forest Ecology and Restoration Group (FORECO), Departamento de Ciencias de la Vida, 28805, Alcalá de Henares, Madrid, España.

Resumen

Pequeñas diferencias en el éxito reproductivo de los progenitores pueden generar grandes diferencias en la estructura genética de las cohortes de juveniles. Las quercíneas presentan una gran variabilidad interindividual en la producción de semillas. Sin embargo, el conocimiento sobre las diferencias en el éxito reproductivo (*i.e.* la capacidad de dejar descendientes en el paisaje) entre individuos y sus consecuencias en el reclutamiento a lo largo de varias cohortes es aún limitado. El objetivo de este estudio es conocer cómo varían los patrones temporales de reclutamiento y evaluar el éxito reproductivo de los individuos reproductores en función de sus rasgos funcionales y su posición en el paisaje en una población de *Quercus faginea*. Se mapearon y genotiparon 265 árboles madre y 850 juveniles, los cuales además fueron datados. El análisis de parentesco se realizó con marcadores moleculares basados en Secuencias Simples Repetidas. Se midieron el tamaño y posición en el paisaje de todos los individuos y rasgos específicos de los árboles madre (índice de competencia conespecífico, decaimiento, producción y tamaño de bellota, y área foliar específica). Presentamos tendencias temporales en la efectividad colonizadora de los individuos reproductores y su relación con sus atributos funcionales y posición en el paisaje.

Palabras clave

Análisis de parentesco, dispersión, quercíneas, reclutamiento, regeneración forestal.

1. Introducción

La expansión de los bosques secundarios es un fenómeno común a lo largo de todo el mundo que se da como consecuencia de los cambios en los usos del suelo (GARCÍA et al. 2020; SHEFFER, 2012). En la cuenca mediterránea, las repoblaciones realizadas durante la segunda mitad del siglo XX, en su mayoría con especies nativas del género *Pinus*, están siendo progresivamente colonizadas por quercíneas (VADELL et al. 2016). Para que se produzca esta colonización es necesario que haya fuentes de semillas presentes en el paisaje (ACÁCIO et al. 2007). En muchos casos, estas fuentes corresponden a remanentes de bosques de quercíneas que, aunque fueron parcialmente roturados para su aprovechamiento agrícola en el pasado, se conservaron durante las plantaciones posteriores y actualmente actúan como fuentes de propágulos (GIL, 2008). Estos remanentes se pueden presentar como individuos aislados o bosquetes, cuya abundancia y extensión puede determinar su capacidad de producir reclutamiento en el paisaje (ANDIVIA et al., 2017). Sin embargo, también se ha observado que una mayor abundancia de remanentes no siempre garantiza una mayor capacidad de reclutamiento (SHEFFER, 2012). Esto puede deberse a factores interespecíficos, que



afectan a la interacción entre distintas especies, e intraespecíficos, relacionados con las características y dinámicas propias de los individuos dentro de una misma especie, que modulan la capacidad de colonización (PLIENINGER et al. 2010). Entre los factores interespecíficos que pueden modular el éxito colonizador de unas especies frente a otras, destacan las diferencias en la producción de semillas (ESPELTA et al. 2009), la distinta respuesta de los juveniles a la facilitación por los arbustos (CRUZ-ALONSO et al. 2020) o diferencias de tolerancia al estrés abiótico. Entre los factores intraespecíficos, se ha documentado la disminución de la producción de semilla de los árboles conforme alcanzan la senescencia (QIU et al. 2021), diferencias en la capacidad de resistencia a factores de estrés (CAREVIC et al. 2010) y la diferencia en el tamaño de las semillas, la fertilidad y la competencia espacial por los recursos entre individuos que forman los bosquetes de remanentes (GERZABECK et al. 2019; WU et al. 2022). De esta forma, existen mecanismos biológicos que producen un sesgo reproductivo entre individuos en la expansión de las poblaciones de árboles (GERZABECK et al. 2017).

Una herramienta útil para evaluar este sesgo reproductivo es el uso de análisis de parentesco genético, que permite relacionar árboles madre con las cohortes de regenerado presentes en el paisaje (JONES et al. 2010; MORAN & CLARK, 2012). En trabajos desarrollados previamente, se ha demostrado que en poblaciones de quercíneas existe una dominancia de ciertos árboles madre frente a otros en el paisaje (GERZABECK et al. 2017; EUSEMANN & LIESEBACH, 2021). Estas diferencias también se han relacionado con ciertos rasgos funcionales como la fecundidad o el tamaño de la bellota (GERZABECK et al. 2019), pero se ha realizado con plántulas cuya edad no supera los 3 años. Por tanto, todavía se desconoce cómo varía el éxito reproductivo y cómo influyen los rasgos funcionales de los árboles madre en su capacidad de colonización a lo largo de varias cohortes generacionales.

2. Objetivos

El objetivo que se plantea en este trabajo es el siguiente:

- Evaluar la influencia de los rasgos funcionales de los árboles madre en su eficacia de colonización a lo largo de distintas cohortes.

3. Metodología

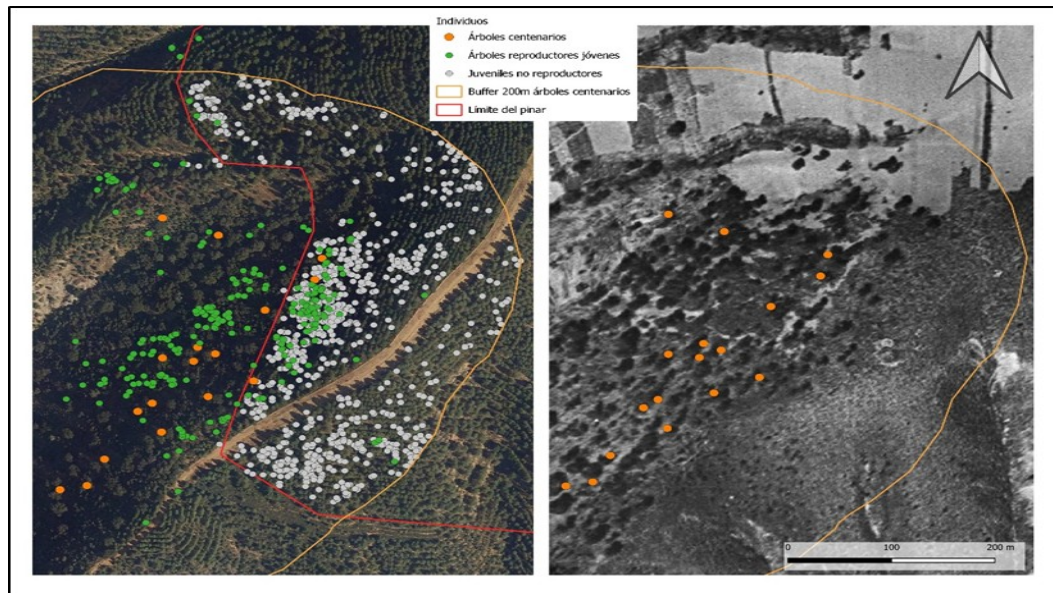
El trabajo se ha realizado en un pinar de repoblación monoespecífico de pino resinero (*Pinus pinaster* Ait.), plantado a finales de los años 60, situado en la Sierra Norte de Guadalajara (40° 60' N, 3° 11' W; zona central de la península ibérica). La densidad media del pinar es de 800 pies/ha. En el sotobosque predominan la jara pringosa (*Cistus ladanifer* L.) y el romero (*Salvia rosmarinus* L.). También se pueden encontrar, en menor cantidad, individuos dispersos de enebro (*Juniperus oxycedrus* L.), jara de montaña (*Cistus laurifolius* L.) y juveniles de encina (*Quercus ilex* L.) y quejigo (*Quercus faginea* Lam.). El clima es mediterráneo continental, caracterizado por inviernos fríos y veranos calurosos con una marcada sequía estival. La temperatura media anual es de 12.4 °C y la precipitación media de 754 mm, concentrada principalmente en otoño e invierno (estación meteorológica de El Vado, localizada a 10 km; período 1942-2022).

En la parte suroeste de la zona de estudio hay un bosquete (~60 ha) de remanentes de encina y quejigo, que actúa como fuente de propágulos hacia el pinar (Figura 1). En esta zona, el arrendajo euroasiático (*Garrulus glandarius* L.) es el responsable



de la mayoría de las dispersiones de bellotas a larga distancia, y a menor escala, una pequeña fracción la realizan roedores como ratones (*Mus* spp., *Apodemus sylvaticus*) y ardillas (*Sciurus vulgaris* L.). En el bosque, entre el conjunto de potenciales árboles madre (i.e. árboles sexualmente maduros), se diferencian claramente dos cohortes por su tamaño: 1) árboles muy grandes, centenarios, establecidos en el paisaje antes de que se realizara la repoblación de pino y que se pueden identificar en ortofotografías históricas del Vuelo Americano Serie B (1956-1958) (Figura 1); 2) árboles de tamaño intermedio y pequeños, no visibles en las fotos del Vuelo Americano y que presumiblemente alcanzaron su capacidad reproductora después de la repoblación. Se delimitó un área circular de 200 m de radio desde todos los árboles centenarios en el paisaje, la cual comprende la zona de transición desde el bosque hacia el pinar. En esta zona se identificaron y geolocalizaron todos los individuos potencialmente reproductores y todos los juveniles. Para los potenciales árboles madre se midió: (i) Diámetro normal (dbh). (ii) Índice de competencia conespecífico mediante el cálculo de la distancia de la copa del individuo hasta el siguiente individuo más cercano, en los cuatro puntos cardinales y calculado como la media entre ellos. (iii) Grado de decaimiento, mediante el conteo de ramas puntisecas y normalizado en función de la proyección de la copa y el área basal de cada individuo. (iv) Producción relativa de bellotas, estimada mediante el conteo de cúpulas bajo la proyección de la copa y normalizada en función del área basal de cada individuo. (v) Tamaño de las bellotas, estimado a través del diámetro de las cúpulas recolectadas, utilizando 20 bellotas (unidades) por árbol madre o la mayor cantidad disponible cuando no se alcanzaba dicho número. (vi) Área foliar específica (SLA: Specific Leaf Area, por sus siglas en inglés), para la que se recogieron 30 hojas en orientación norte de cada individuo. Para los juveniles se midió la: (i) Altura de la parte aérea. (ii) Diámetro en la base del tallo, donde se inserta con la raíz. (iii) Datación de edad, para la que se seleccionó una submuestra de 40 juveniles repartidos en todos los rangos de tamaños identificados y se contaron los anillos de crecimiento para establecer su edad (± 2 años). Con estos datos, se creó un modelo alométrico para estimar la edad de todos los juveniles a partir de su diámetro y establecer una cronosecuencia para inferir los pulsos de colonización del quejigo en el pinar.

Para realizar los análisis de parentesco, se recogieron muestras de hojas de todos los individuos localizados en la zona de estudio delimitada y se secaron y almacenaron a -80°C hasta la extracción de ADN (Qiagen DNEasy96 Plant Kit). Cabe destacar que los individuos de quejigo reproductores más cercanos a nuestra población de estudio se encuentran a más de 1 km. Tanto los árboles madre como los juveniles se genotiparon usando 22 microsatélites nucleares (SSR) (QrZAG112, QrZAG73, QrZAG74, PIE020, PIE039, PIE055, PIE072, PIE100, PIE102, PIE141, PIE172, PIE187, PIE196, PIE198, PIE200, PIE215, PIE236, PIE246, PIE248, PIE271, PIE273) siguiendo el protocolo de LEPAIS et al. (2020).

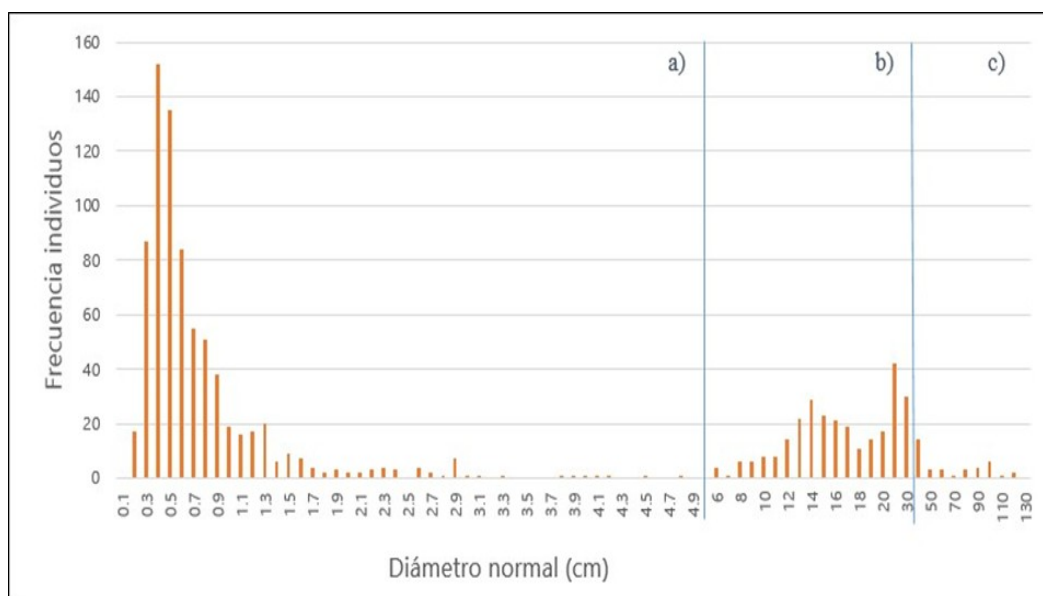


*Figura 1. Mapa de la zona de estudio donde se identifican los potenciales árboles madre y juveniles muestreados, así como los límites del pinar y la zona de muestro de los juveniles de *Q. faginea* (panel izquierdo) y Ortofotografía del Vuelo Americano Serie B (1956-1957), donde se observan los árboles centenarios presentes en el paisaje antes de la repoblación (panel derecho).*

Para el análisis estadístico de comparación de medias para las variables de SLA, grado de decaimiento, fructificación y tamaño de bellota entre grupos de árboles reproductores (jóvenes/centenarios) se empleó el test de Shapiro-Wilk para testar la normalidad de los datos y el test de Levene para la homogeneidad de varianzas. Posteriormente, se realizó la prueba de la *t* de Student en caso de que los datos cumplieran las asunciones paramétricas o la prueba de Wilcoxon para datos no paramétricos. Para el estudio de la estructura genética espacial (SGS: Spatial Genetic Structure, por sus siglas en inglés), dentro de cada cohorte de adultos y juveniles, se calculó el índice de Morán utilizando el coeficiente de relación genética por pares de HARDY & VEKEMANS (1999), promediando en clases de distancia de 10 m para todos los análisis (DEWEY & HEYWOOD, 1988). La significancia estadística se estableció mediante la permutación aleatoria de las posiciones espaciales de todos los individuos con 20000 iteraciones. Todos los cálculos se realizaron utilizando el software SpaGeDi 1.5 (HARDY & VEKEMANS, 2002).

4. Resultados

En total, se identificaron 265 potenciales árboles madre y 850 plántulas y juveniles (individuos no reproductores) de quejigo. De los 265 individuos adultos, 17 árboles centenarios estaban presentes en el paisaje antes de que se realizara la repoblación y que, mediante análisis del Vuelo Americano Serie B, se presuponen árboles que originaron la población de estudio. El resto, 248 individuos, se clasifican como árboles madre reproductores jóvenes. El histograma de frecuencias del dbh de todos los individuos muestreados muestra que existen al menos tres cohortes que mantienen un número significativo de individuos en el paisaje (Figura 2).



*Figura 2. Histograma de frecuencias del dbh (cm) de todos los individuos muestreados. a) Regenerado de juveniles, b) árboles madre reproductores establecidos después de la repoblación de *P. pinaster*, c) árboles madre centenarios presentes en el paisaje antes de la repoblación.*

La datación de edad del regenerado, entendido como todos los individuos que se han establecido en el paisaje después de la plantación, varió desde plántulas de un año hasta árboles jóvenes de 50 años. El SLA en los árboles madre jóvenes fue de $83.1 \pm 10.3 \text{ cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$ (media $\pm$ desviación estándar) y para los árboles madre centenarios $79.2 \pm 7.15 \text{ cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$. La prueba de Wilcoxon arrojó que no existen diferencias significativas entre ambos grupos de árboles reproductores ($W = 2527$, $p = 0.15$). En cambio, para la fructificación, sí se hallaron diferencias significativas entre grupos ($W = 1014$, $p < 0.001$), siendo la producción relativa de bellotas de los árboles centenarios el doble ($14530 \pm 11567 \text{ ud}\cdot\text{cm}^{-2}$) que los árboles reproductores jóvenes ($7061 \pm 11165 \text{ ud}\cdot\text{cm}^{-2}$). Respecto al tamaño de las bellotas producidas, las de los árboles centenarios ($104.0 \pm 23.5 \text{ mm}^2$) también fueron más significativamente más grandes ($W = 870$, $p < 0.001$) que las de los árboles jóvenes ($82.1 \pm 25.4 \text{ mm}^2$). El grado de decaimiento (cantidad relativa de ramas puntisecas) también mostró diferencias significativas entre grupos ($W = 3213$, $p < 0.001$), con los árboles centenarios ($0.86 \pm 0.73 \text{ ud}\cdot\text{cm}^{-2}$) con menor cantidad de ramas puntisecas por superficie que los árboles jóvenes ($1.97 \pm 1.57 \text{ ud}\cdot\text{cm}^{-2}$). Respecto a la SGS de la población, no se detectó ningún tipo de estructura genética espacial entre los árboles centenarios, probablemente debido a su bajo número. Para los árboles reproductores jóvenes se detectó una estructura genética espacial positiva entre individuos hasta los 80 m y para el resto del regenerado, hasta los 150 m.

5. Discusión

La expansión de quercíneas en pinares mediterráneos plantea cuestiones fundamentales acerca de los factores que regulan la regeneración forestal y el mantenimiento de la biodiversidad en estos ecosistemas. El conocimiento de este fenómeno no solo tiene implicaciones ecológicas relacionadas con la dinámica sucesional de los bosques, sino también aplicaciones prácticas en la gestión sostenible de paisajes forestales en respuesta al cambio climático y los cambios en el uso del suelo (MARTÍN-ALCÓN et al. 2015). Los resultados destacan la



producción significativamente mayor de bellotas (tanto en términos absolutos como relativos) en los árboles madre centenarios en comparación con los reproductores jóvenes. Ello sugiere que los individuos centenarios, que probablemente sean remanentes del bosque original de quejigos, todavía pueden desempeñar un papel clave en la regeneración del paisaje, proporcionando una mayor contribución de semillas al banco genético de la población.

El SLA es un rasgo funcional que suele estar relacionado positivamente con la capacidad fotosintética y velocidad de crecimiento (REICH, 2014), y negativamente con la resistencia a factores de estrés abiótico (BARTLETT et al. 2012, GREENWOOD et al. 2017, HARRISON y LAFORGIA 2019) y biótico (HANLEY et al. 2007). La ausencia de diferencias significativas en el SLA entre ambos grupos sugiere que, en términos funcionales, los árboles reproductores centenarios y jóvenes comparten una capacidad similar para captar recursos y resistir factores de estrés, lo que podría estar relacionado con adaptaciones comunes al entorno mediterráneo. Sin embargo, los resultados también muestran que los árboles centenarios presentan un menor grado de decaimiento en comparación con los árboles jóvenes. Esto podría indicar que otros mecanismos estructurales estén influyendo en la longevidad, resistencia y capacidad de resiliencia de estos árboles. Es posible que los árboles centenarios tengan características adicionales, como sistemas radiculares más profundos, o una arquitectura más eficiente en la distribución de recursos, que les permitan afrontar mejor las condiciones adversas y, por tanto, presentar mayor éxito colonizador.

El estudio del dbh y la distribución por edades del regenerado muestra la coexistencia de al menos tres cohortes generacionales, con individuos que abarcan desde plántulas de un año hasta árboles jóvenes de 50 años. Este rango refleja un proceso de regeneración constante a lo largo del tiempo. Sin embargo, se observa una reducción en el número de individuos más jóvenes (cohorte A, localizadas exclusivamente dentro del pinar) con el tiempo. Aunque inicialmente son abundantes, su densidad disminuye progresivamente, lo cual podría atribuirse a procesos de mortalidad denso-dependientes (SHEFFER et al. 2013, FEDRIANI et al. 2015). No obstante, esta hipótesis parece improbable debido a la baja densidad de plántulas observadas en el pinar durante los muestreos. Una explicación alternativa podría ser la mortalidad causada por herbivoría (DAVIS et al. 2011) o por la alta densidad de pinos, lo que podría reducir la viabilidad de plántulas y juveniles (RODRÍGUEZ-CALCERRADA et al. 2008). Por otro lado, los individuos de la cohorte B, que se encuentran mayoritariamente fuera del pinar, reflejan un patrón diferente. Su distribución sugiere un periodo pasado de colonización exitosa con baja mortalidad entre los jóvenes, un fenómeno que no parece replicarse actualmente con los individuos de la cohorte A. Este contraste podría sugerir la existencia de un período de colonización favorecido tras la repoblación inicial, posiblemente asociado a una baja o nula competencia con los pinos adultos, lo que podría haber contribuido a su mayor supervivencia (BENAVIDES et al. 2015, GAVINET et al. 2015).

El análisis genético preliminar aporta información sobre la estructura genética espacial (SGS) de la población. La falta de SGS entre los árboles centenarios, probablemente debido al bajo número de individuos, contrasta con la estructura genética positiva encontrada entre los reproductores jóvenes y el regenerado. Estos resultados sugieren que los procesos de dispersión de semillas y establecimiento están más restringidos espacialmente en las cohortes más recientes. La distancia de hasta 150 m de estructura genética en el regenerado



podría estar influenciada por factores como la dispersión mediada por animales (GELMI-CANDUSSO et al. 2016) o la competencia interespecífica en el pinar (TROUPIN et al. 2006).

Este trabajo explora si las diferencias en el éxito de colonización entre los distintos árboles madre de una población de quejigo en expansión pueden estar determinadas por factores que van más allá del tamaño y la posición de los individuos en el paisaje. Las propiedades funcionales de las madres, como su fertilidad, tamaño de bellota, vigor y tolerancia a factores de estrés también podrían determinar el sesgo reproductivo y las dinámicas de regeneración. La datación de las cohortes y su comparación con los patrones reproductivos de los árboles madre permitirá aportar una dimensión temporal a estos procesos, profundizando en la comprensión de los factores ecológicos y funcionales que subyacen a las diferencias de éxito reproductivo.

6. Conclusiones

Los resultados de este estudio podrían contribuir a la mejora de la gestión de los recursos forestales. Identificar qué individuos dejan mayor descendencia en el paisaje y entender qué mecanismos pueden influir en este proceso, puede ayudar a optimizar la selección de recursos a la hora de diseñar estrategias de restauración. La selección de árboles madre con mayor éxito reproductivo y adaptabilidad permite garantizar una mayor calidad genética de las semillas recolectadas, promoviendo la producción de plantas más resistentes y resilientes ante factores de estrés.

7. Agradecimientos

Agradecemos a Amaia Vieco, Clara Pemau, Fernando Soneira, Loreto Martínez y Pablo Villar su ayuda en los muestreos de campo y procesamiento de muestras en laboratorio. A Céline Lalanne por su paciencia e inestimable ayuda con las extracciones genéticas en laboratorio, así como a Emilie Chancerel, Erwan Guichoux y Adline Delcamp por los consejos aportados. OLC está financiada por el Programa de Contratación de Personal Investigador Predoctoral en Formación de la Comunidad de Madrid (PIPF 2022-PEJ). Este trabajo se ha financiado con los proyectos EVALUAVE (PID2019-106806GB-I00) y QueVADIS (PID2022-141762OB-I00) del Ministerio de Ciencia e Innovación (MICIIN).

8. Bibliografía

- ACÁCIO, V.; HOLMGREN, M.; JANSEN, P.A.; SCHROTTER, O. 2007. Multiple recruitment limitation causes arrested succession in Mediterranean cork oak systems. *Ecosyst* 10(7) 1220-1230.
- ANDIVIA, E.; VILLAR-SALVADOR, P.; TOVAR, L.; RABASA, S.; REY BENAYAS, J.M. 2017. Multiscale assessment of woody species recruitment in Mediterranean shrublands: facilitation and beyond. *J Veg Sci* 28(3) 639-648.
- BARTLETT, M.K.; SCOFFONI, C.; SACK, L. 2012. The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: a global meta-analysis. *Ecol Lett* 15: 393–405.
- BENAVIDES, R.; et al. 2015. Survival vs. growth trade-off in early recruitment challenges global warming impacts on Mediterranean mountain trees. *Perspect*



Plant Ecol 17(5) 369-378.

CAREVIC, F.S.; FERNÁNDEZ, M.; ALEJANO, R.; VÁZQUEZ-PIQUÉ, J.; TAPIAS, R.; CORRAL, E.; DOMINGO, J. 2010. Plant water relations and edaphoclimatic conditions affecting acorn production in a holm oak (*Quercus ilex* L. ssp. *ballota*) open woodland. *Agrofor Syst* 78(3) 299-308.

CRUZ-ALONSO, V.; VILLAR-SALVADOR, P.; RUIZ-BENITO, P.; IBÁÑEZ, I.; REY-BENAYAS, J.M. 2020. Long-term dynamics of shrub facilitation shape the mixing of evergreen and deciduous oaks in Mediterranean abandoned fields. *J Ecol* 108(3) 1125-1137.

DAVIS F.W.; TYLER C.M.; MAHALL B.E. 2011. Consumer control of oak demography in a Mediterranean-climate savanna. *Ecosphere* 2(10) 1-21.

DEWEY, S.E.; HEYWOOD, J.S. 1988. Spatial genetic structure in a population of *Psychotria nervosa*. I. Distribution of Genotypes. *Evol* 42 834-838.

ESPELTA, J.M.; CORTÉS, P.; MOLOWNY-HORAS, R.; RETANA, J. 2009. Acorn crop size and pre-dispersal predation determine inter-specific differences in the recruitment of co-occurring oaks. *Oecologia* 161(3) 559-568.

EUSEMANN, P.; LIESEBACH, H. 2021. Small-scale genetic structure and mating patterns in an extensive sessile oak forest (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.). *Ecol Evol* 11(12) 7796-7809.

FEDRIANI, J.M.; WIEGAND, T.; CALVO, G.; SUÁREZ-ESTEBAN, A.; JACOME, M.; ŻYWIEC, M.; DELIBES, M. 2015. Unravelling conflicting density-and distance-dependent effects on plant reproduction using a spatially explicit approach. *J Ecol* 103(5) 1344-1353.

GARCÍA, C.; ESPELTA, J.M.; HAMPE, A. 2020. Managing forest regeneration and expansion at a time of unprecedented global change. *J Appl Ecol* 57(12) 2310-2315.

GAVINET, J.; VILAGROSA, A.; CHIRINO, E.; GRANADOS, M.E.; VALLEJO, V.R.; PRÉVOSTO, B. 2015. Hardwood seedling establishment below Aleppo pine depends on thinning intensity in two Mediterranean sites. *Ann For Sci* 72 999-1008.

GELMI-CANDUSSO, T.A.; HEYMANN, E.W.; HEER, K. 2017. Effects of zoochory on the spatial genetic structure of plant populations. *Mol Ecol* 26(21) 5896-5910.

GERZABEK, G.; ODDOU-MURATORIO, S.; HAMPE, A. 2017. Temporal change and determinants of maternal reproductive success in an expanding oak forest stand. *J Ecol* 105(1) 39-48.

GERZABEK, G.; KLEIN, E.K.; HAMPE, A. 2019. Drivers of individual oak tree selection by acorn dispersing animals inferred from a genotyped seedling cohort. *bioRxiv* 559179.

GREENWOOD, S., et al. 2017. Tree mortality across biomes is promoted by drought intensity, lower wood density and higher specific leaf area. *Ecol Lett* 20(4) 539-553.

GIL, L. 2008. Pinares y rodinales: la diversidad que no se ve. *Real Acad Ing*, 1-191.

HANLEY, M.E.; B.B. LAMONT; M.M. FAIRBANKS; C.M. RAFFERTY. 2007. Plant structural traits and their role in antiherbivore defence. *Perspect Plant Ecol* 8: 157-178

HARDY, O.J.; VEKEMANS, X. 1999. Isolation by distance in a continuous population: Reconciliation between spatial autocorrelation analysis and population genetics models. *Hered* 83 145-154.



- HARDY, O.J.; VEKEMANS, X. 2002. SPAGeDi: A versatile computer program to analyse spatial genetic structure at the individual or population levels. *Mol Ecol Notes* 2 618–620.
- HARRISON, S.; M. LAFORGIA. 2019. Seedling traits predict drought-induced mortality linked to diversity loss. *PNAS* 116: 5576–5581.
- JONES, A.G.; SMALL, C.M.; PACZOLT, K.A.; RATTERMAN, N.L. 2010. A practical guide to methods of parentage analysis. *Mol Ecol Resour* 10(1) 6-30.
- LEPAIS, O.; CHANCEREL, E.; BOURY, C.; SALIN, F.; MANICKI, A.; TAILLEBOIS, L.; DUTECH, C.; AISSI, A.; BACLES, C.F.E.; DAVERAT, F.; LAUNEY, S.; GUICHOUX, E. 2020. Fast sequence-based microsatellite genotyping development workflow. *PeerJ* 8:e9085.
- MARTÍN-ALCÓN, S.; COLL, L.; SALEKIN, S. 2015. Stand-level drivers of tree-species diversification in Mediterranean pine forest after abandonment of traditional practices. *For Ecol Manag* 353 107-117.
- MORAN, E.V.; CLARK, J.S. 2012. Causes and consequences of unequal seedling production in forest trees: a case study in red oaks. *Ecology* 93(5) 1082-1094.
- PLIENINGER, T.; ROLO, V.; MORENO, G. 2010. Large-scale patterns of *Quercus ilex*, *Quercus suber*, and *Quercus pyrenaica* regeneration in Central-Western Spain. *Ecosyst* 13(5) 644-660.
- QIU, T.; ARAVENA, M.C.; ANDRUS, R.; ASCOLI, D.; BERGERON, Y.; BERRETTI, R.; ... & CLARK, J.S. 2021. Is there tree senescence? The fecundity evidence. *PNAS* 118(34) e2106130118.
- REICH, P.B. 2014. The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. *J Ecol* 102: 275–301.
- RODRÍGUEZ-CALCERRADA, J.; MUTKE, S.; ALONSO, J.; GIL, L.; PARDOS, J.A.; ARANDA, I. 2008. Influence of overstory density on understory light, soil moisture, and survival of two underplanted oak species in a Mediterranean montane Scots pine forest. *For Syst* 17(1) 31-38.
- SHEFFER, E. 2012. A review of the development of Mediterranean pine-oak ecosystems after land abandonment and afforestation: are they novel ecosystems? *Ann For Sci* 69(4) 429–443.
- SHEFFER, E.; CANHAM, C.D.; KIGEL, J.; PEREVOLOTSKY, A. 2013. Landscape-scale density-dependent recruitment of oaks in planted forests: More is not always better. *Ecology* 94(8) 1718–1728.
- TROUPIN, D.; NATHAN, R.; VENDRAMIN, G.G. 2006. Analysis of spatial genetic structure in an expanding *Pinus halepensis* population reveals development of fine-scale genetic clustering over time. *Mol Ecol* 15(12) 3617-3630.
- VADELL, E.; DE-MIGUEL, S.; PEMÁN, J. 2016. Large-scale reforestation and afforestation policy in Spain: A historical review of its underlying ecological, socioeconomic and political dynamics. *Land Use Policy* 55 37-48.
- WU, M.M.; LIANG, Y.; HE, H.S.; LIU, B.; MA, T. 2022. Remnant trees location and abundance play different roles in forest landscape recovery. *For Ecol Manag* 511 120154.