

El milagro de regenerar en especies mediterráneas de *Quercus*. ¿Cómo serán los bosques del futuro?

I.M. Pérez-Ramos ^{1,*}

(1) Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología de Sevilla (IRNAS, CSIC), Apartado de correos 1052, Sevilla 41080, España.

* Autor de correspondencia: I.M. Pérez-Ramos [imperez@irnase.csic.es]

> Recibido el 24 de febrero de 2014, aceptado el 22 de mayo de 2014.

Pérez-Ramos, I.M. 2014. El milagro de regenerar en especies mediterráneas de *Quercus*. ¿Cómo serán los bosques del futuro?. *Ecosistemas* 23(2):13-17. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-2.03

Las especies de *Quercus* son especialmente vulnerables durante las fases iniciales de su ciclo regenerativo debido a la limitación impuesta por un conjunto de factores, que podrían llegar a poner en riesgo la persistencia de sus poblaciones y alterar la dinámica de las comunidades de las que forman parte. En este artículo he sintetizado los principales factores que dificultan el reclutamiento en especies mediterráneas de *Quercus*, he discutido el papel que juega en este proceso la heterogeneidad de microhábitats, y he revisado los efectos ecológicos del esperable incremento de aridez sobre la regeneración natural de estas especies. Entre los principales factores que limitan el reclutamiento de estas especies se encuentran: (i) las altas tasas de depredación post-dispersiva de semillas; (ii) los efectos negativos sobre adultos y plántulas ocasionados por la invasión de oomicetos patógenos, y (iii) la fuerte dependencia de la planta al régimen de precipitaciones, tanto para la producción de semillas como para el establecimiento exitoso de plántulas. El éxito en la regeneración de especies de *Quercus* está fuertemente condicionado por el tipo de microhábitat al que es dispersada la semilla, con importantes diferencias a lo largo de la ontogenia de la planta (por ejemplo, cuando se comparan las fases de semilla y plántula). En un contexto de cambio climático, sería esperable que el aumento de aridez limite aún más la capacidad de reclutamiento natural de estas especies, altere sus patrones de abundancia relativa en la comunidad y potencie el papel facilitador del matorral como elemento clave para el establecimiento exitoso de plántulas y brinzales.

Palabras clave: cambio climático; conflicto ontogenético; ecosistema mediterráneo; estrés hídrico; microhábitat; reclutamiento

Pérez-Ramos, I.M. 2014. The miracle of regenerating in *Quercus* species. How will be oak forests in future?. *Ecosistemas* 23(2):13-17. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-2.03

Quercus species are particularly vulnerable during their early life-history stages due to the negative effects of several factors, which could potentially put in risk the persistence of their populations and alter plant community dynamics. In this paper I have synthesized the main factors limiting the recruitment process in mediterranean *Quercus* species, I have discussed the role of microhabitat heterogeneity on this process, and I have reviewed the ecological effects of the expected increasing aridity on natural oak regeneration. Results from this review indicate that the main factors limiting oak recruitment are: (i) the high rates of post-dispersal seed predation; (ii) the negative effects caused by the invasion of soil-borne pathogens on adults and seedlings; and (iii) the strong dependence of plants on precipitation patterns for both the occurrence of large seed crop sizes and a successful seedling establishment. The success of oak regeneration is strongly conditioned by the microhabitat type where the seed is dispersed, with remarkable differences along plant ontogeny (for example, when seed and seedling stages are compared). In a time of climate change, it would be expected that ongoing increasing aridity exacerbates recruitment limitation in oak species, alters their relative abundances within plant communities, and intensifies the facilitative effect of nurse shrubs as key components for a successful establishment of seedlings and saplings.

Key words: climate change; ontogenetic conflict; mediterranean ecosystem; water stress; microhabitat; recruitment

Introducción

El género *Quercus* reúne algunas de las especies de árbol más importantes en todo el hemisferio Norte, no sólo por su amplia distribución espacial y su relevante papel ecológico en los ecosistemas de los que forman parte, sino también por la diversidad de servicios ecosistémicos que proporcionan (culturales, secuestro de carbono o aprovisionamiento) (Marañón et al. 2012). En los últimos años, algunos factores promovidos por la acción del hombre, como el cambio de usos en el suelo, la invasión de especies exóticas, el notable incremento de la presión de herbívoros y el aumento de aridez derivado de las excesivas emisiones de CO₂, están poniendo en riesgo la persistencia de algunas de sus poblaciones (Bermejo et al. 2011, Urbieta et al. 2011). La ac-

ción individual o simultánea de algunos de estos factores puede llegar a generar un declive poblacional en las especies afectadas, acelerando la tasa de mortalidad de individuos adultos ("decaimiento"), y/o dificultando el proceso de incorporación de nuevos individuos en la población ("reclutamiento"). En este artículo de revisión me he centrado en los factores que limitan el proceso de regeneración natural (a partir de semillas) en especies mediterráneas de *Quercus*, analizando las principales dificultades a las que tienen que enfrentarse a lo largo de sus ciclos regenerativos en ambientes espacialmente heterogéneos. Finalmente, he revisado la literatura para identificar las principales consecuencias de los desequilibrios entre mortalidad y reclutamiento en un contexto de cambio climático y tratar de predecir cómo serán los bosques mediterráneos de *Quercus* en el futuro.

¿Por qué les cuesta tanto regenerar a las especies de *Quercus*?

Las especies de *Quercus* son especialmente vulnerables durante las fases iniciales de su ciclo regenerativo debido a la limitación impuesta por un conjunto de factores, que podrían llegar a poner en riesgo la persistencia de sus poblaciones en algunas especies [ej: encina (*Q. ilex*) o alcornoque (*Q. suber*)] y sistemas concretos (Pérez-Ramos 2007).

En primer lugar, los adultos de *Quercus* presentan una alta variabilidad inter-anual en la producción de semillas (fenómeno conocido como “vecería”), que se traduce en la ocurrencia de años ocasionales de súper-producción de semillas seguidos por años de cosecha muy baja o incluso nula (Silvertown 1980). Aunque existe una fuerte controversia sobre la identidad de los factores que condicionan esta fuerte variabilidad temporal (Kelly et al. 2013), parece ser que el régimen de precipitaciones está jugando un papel crítico en ambientes donde la disponibilidad de recursos del suelo es más limitada, como es el caso de los ecosistemas mediterráneos (e.g. Espelta et al. 2008; Pérez-Ramos et al. 2010). Esto supone una primera traba para el reclutamiento de estas especies mediterráneas de *Quercus*, cuyo *input* inicial de semillas dependerá de la ocurrencia de años especialmente lluviosos donde la súper-abundancia de semillas pueda saciar a los depredadores que se alimentan de ellas.

En segundo lugar, las semillas de *Quercus* son especialmente apetitosas para una gran diversidad de animales debido a su gran tamaño y al elevado contenido nutricional que poseen. Así, una alta proporción de las bellotas recién caídas al suelo son devoradas por diferentes animales antes de que puedan llegar a emerger como plántulas. Aunque cualitativamente la acción de algunos de estos consumidores potenciales de bellotas, como roedores (Gómez et al. 2008), arrendajos (Kollmann y Schill 1996) o incluso escarabajos (Pérez-Ramos et al. 2013a) puede llegar a ser crucial para que ocurra una dispersión efectiva de sus semillas, desde un punto de vista cuantitativo la depredación post-dispersiva de bellotas ha sido identificada como uno de los principales “cuellos de botella” en especies de *Quercus* (Pulido y Díaz 2005; Pausas et al. 2009; Pérez-Ramos et al. 2012).

En tercer lugar, el establecimiento exitoso de plántulas de *Quercus* es fuertemente dependiente del contenido hídrico del suelo. Por un lado, las semillas de *Quercus* son altamente recalcitrantes, por lo que requieren un nivel mínimo de humedad en el suelo para conservar su viabilidad y poder emitir su radícula (Borchert et al. 1989; Finch-Savage 1992). Por otro lado, una vez superadas las fases de germinación y emergencia, las plántulas de *Quercus* son también muy sensibles al contenido de humedad en el suelo, resaltando el caso de las especies mediterráneas que sufren altas tasas de mortalidad durante el periodo estival (Pulido y Díaz 2005; Pérez-Ramos y Marañón 2012). La mayor vulnerabilidad al estrés hídrico que presentan las plántulas en comparación con los adultos puede ser debida, en gran parte, al menor desarrollo de sus sistemas radiculares, que les dificulta el acceso al agua en capas más profundas del suelo (Nicotra et al. 2002; Paz 2003). Sin embargo, la germinación y posterior emergencia de plántulas pueden verse limitadas no sólo por un problema de déficit de agua sino también por un exceso de la misma, tal y como ha sido documentado en algunos bosques sub-húmedos del sur de España (Gómez-Aparicio et al. 2008; Urbieta et al. 2008). El exceso de agua durante periodos prolongados de tiempo puede generar eventos de encharcamiento, que dificultan el aporte de oxígeno a la raíz y consecuentemente el desarrollo normal de la radícula y el tallo (Schmull y Thomas 2000; Pérez-Ramos y Marañón 2009).

Finalmente, los adultos de algunas especies de *Quercus* están sufriendo un problema creciente de decaimiento (fenómeno conocido localmente como “la seca”), que está poniendo en serio peligro la persistencia de sus poblaciones. Algunas especies de *Quercus*, como es el caso del alcornoque (*Q. suber*) o la encina (*Q. ilex*), están sufriendo unas tasas de mortalidad muy por encima de los

valores poblacionales esperados debido al efecto combinado del aumento de aridez y la invasión de determinados grupos de oomicetos patógenos exóticos, especialmente aquéllos pertenecientes a los géneros *Phytophthora* y *Phytium* (Pautasso et al. 2010; Garbelotto y Pautasso 2012). Además del fuerte impacto ocasionado sobre los individuos adultos, un estudio reciente en bosques mixtos del sur de España ha demostrado que una mayor abundancia de patógenos en el suelo también puede afectar negativamente al establecimiento exitoso de plántulas, al reducir tanto la emergencia como la posterior supervivencia de plántulas de alcornoque (Gómez-Aparicio et al. 2012).

Teniendo en cuenta todas estas adversidades a las que tienen que enfrentarse las especies de *Quercus* para poder regenerar de manera eficiente, el reclutamiento exitoso de las quercíneas podría considerarse un hecho casi “milagroso” (Fig. 1). Sin embargo, tanto la identidad como la importancia relativa de los factores que limitan el reclutamiento en especies de *Quercus* son fuertemente dependientes de la especie y del ecosistema considerado. Así, por ejemplo, en sistemas forestales mediterráneos, la alta proporción de semillas que no logran escapar de los depredadores (fundamentalmente roedores) y las elevadas tasas de mortalidad que sufren las plántulas debido al estrés hídrico impuesto por la sequía estival han sido identificadas como las principales causas que limitan el reclutamiento en especies de *Quercus* (Pulido 2002; Pulido y Díaz 2005; Pérez-Ramos et al. 2012). En sistemas de “dehesas”, sin embargo, la falta de regeneración de estas especies ha sido atribuida a la ausencia de dispersores efectivos de semillas así como a la escasez de manchas de matorral en el sotobosque, que son necesarias por su reconocido papel facilitador en el establecimiento de plántulas y brinzales (Díaz 2014).



Figura 1. Cuadro resumen de los principales factores que limitan el reclutamiento en especies de *Quercus*. Autores fotografías: Ignacio M. Pérez-Ramos (fotos 1, 3 y 4) y Ramón Perea (foto 2).

Figure 1. Summary overview of the main factors limiting plant recruitment in *Quercus* species. Photographs' authors: Ignacio M. Pérez-Ramos (photographs 1, 3 y 4) and Ramón Perea (photograph 2).

¿Cuáles son los micrositios más idóneos para el reclutamiento de especies mediterráneas de *Quercus*?

La adecuación de un micrositio para el reclutamiento exitoso de una especie determinada es el resultado del balance entre los detrimentos y los beneficios que aporta dicho micrositio a lo largo de las diferentes fases del ciclo regenerativo de la planta (Grubb 1977). Dado que los micrositios más aptos para una fase demográfica no tienen por qué ser los más apropiados para otras, la caracterización del grado de idoneidad de los distintos micrositios que ofrece un sistema determinado requiere una aproximación multifase, donde el reclutamiento sea explorado a lo largo de la ontoge-

nia de la planta (Clark et al. 1999). Este tipo de estudios son especialmente relevantes en el caso de especies mediterráneas de *Quercus*, que muestran patrones fuertemente discordantes cuando se comparan las fases de semilla y plántula (*seed-seedling conflicts*; Schupp 1995; Fig. 2), así como las fases de plántula y brinjal (Espelta et al. 1995). El conflicto entre las fases de semilla y plántula acontece porque los micrositios con mayor riesgo de depredación de semillas (generalmente aquéllos localizados bajo matorral) reúnen condiciones abióticas más favorables para el posterior establecimiento de plántulas, y viceversa (e.g. Herrera et al. 1994; Rey y Alcántara 2000). A modo de ejemplo, en un estudio demográfico realizado en bosques mixtos del sur de España, detectamos conflictos ontogenéticos entre las fases de semilla y plántula a lo largo de un gradiente continuo de cubierta vegetal (Pérez-Ramos et al. 2012). Por una parte, la supervivencia de semillas disminuyó de manera acusada con la cubierta vegetal, probablemente como consecuencia de la mayor actividad de forrajeo que muestran los roedores en este tipo de microhábitats más cubiertos (Pérez-Ramos y Marañón 2008; Pérez-Ramos et al. 2008). Por el contrario, los procesos de germinación, emergencia y supervivencia de plántulas se vieron mermaados en los micrositios más abiertos, debido en gran parte a la mayor ocurrencia de eventos temporales de encharcamiento (Urbieta et al. 2008). Esta información fue posteriormente utilizada para calcular la probabilidad acumulada de reclutamiento en ambas especies de *Quercus*, registrándose los picos máximos de reclutamiento en micrositios abiertos (en el caso del alcornoque) o de media sombra (en el caso del quejigo) (Pérez-Ramos et al. 2012). Estos resultados aportaron evidencias interesantes no sólo desde una perspectiva de ciencia básica al permitirnos caracterizar nichos de regeneración en especies coexistentes de *Quercus*, sino también desde un punto de vista aplicado para la gestión y manejo del bosque al aportarnos información relevante sobre las condiciones más óptimas en las que regeneran las diferentes especies. Este tipo de trabajos resalta la necesidad de llevar a cabo estudios multi-fase, donde la adecuación para el reclutamiento de los diferentes microhábitats sea abordada considerando las probabilidades de transición de las diferentes fases demográficas. Así, aquellos trabajos que sólo consideran una pequeña porción del ciclo regenerativo de la especie pueden llevar a conclusiones incompletas o incluso erróneas (Fig. 2), con importantes consecuencias para la comprensión de la dinámica poblacional y los patrones espaciales de regeneración de las especies estudiadas así como para su potencial aplicación como herramienta útil en la gestión y manejo de los sistemas de estudio.

¿Son vulnerables las especies mediterráneas de *Quercus* a los riesgos derivados del cambio climático?

En el contexto actual de cambio climático, existe un interés creciente en conocer y tratar de predecir las respuestas de las comunidades de plantas a las variaciones ambientales pronosticadas por los modelos de cambio global (Vitousek 1994; Alonso y Valladares 2007). En este sentido, los estudios centrados en las fases iniciales del ciclo de vida de la planta son especialmente útiles para detectar alteraciones en la dinámica y composición de las comunidades de plantas debido a su mayor vulnerabilidad a las variaciones climatológicas (Silvertown y Charlesworth 2001; Jump et al. 2007). Existen diferentes aproximaciones para inferir los cambios potenciales en la composición de especies de la comunidad en respuesta a diferentes perturbaciones, como aquéllas derivadas del cambio climático. Una aproximación sencilla consiste en cuantificar las abundancias relativas en el banco de plántulas de las especies coexistentes y posteriormente compararlas con sus respectivas abundancias relativas en el dosel arbóreo. Como ejemplo de esta aproximación cabe destacar un estudio observacional que llevamos a cabo en bosques del sur de España, donde detectamos un fuerte desacople entre las fases de adulto y de plántula en el conjunto de especies que constituían la comunidad (Pérez-Ramos y Marañón 2012). Los resultados de este estudio sugieren un futuro reemplazamiento de algunas de las especies que dominan hoy día en el dosel arbóreo, como *Quercus suber* o *Arbutus unedo*, por otras especies arbustivas con menos restricciones en su reclutamiento. Otra aproximación más directa e intuitiva de evaluar los efectos del cambio climático sobre la dinámica de la vegetación es a través de experimentos manipulativos de exclusión de agua o incremento de temperatura, que desafortunadamente escasean debido al enorme coste que conlleva su implementación y mantenimiento. Los pocos estudios experimentales llevados a cabo en ecosistemas forestales mediterráneos sugieren que las especies de *Quercus* son más vulnerables al incremento de aridez que al aumento de temperatura pronosticado por los modelos de cambio climático (Lloret et al. 2009). Algunos estudios manipulativos recientes sugieren que el aumento de aridez limitará aún más la capacidad de reclutamiento de estas especies, al agravar los efectos negativos del estrés hídrico sobre sus diferentes fases demográficas, como la producción de semillas (Pérez-Ramos et al. 2010), la germinación (Lloret et al. 2004), o la emergencia y supervivencia de plántulas (Lloret et al. 2009; Matías et al. 2011; Pérez-Ramos et al. 2013b).

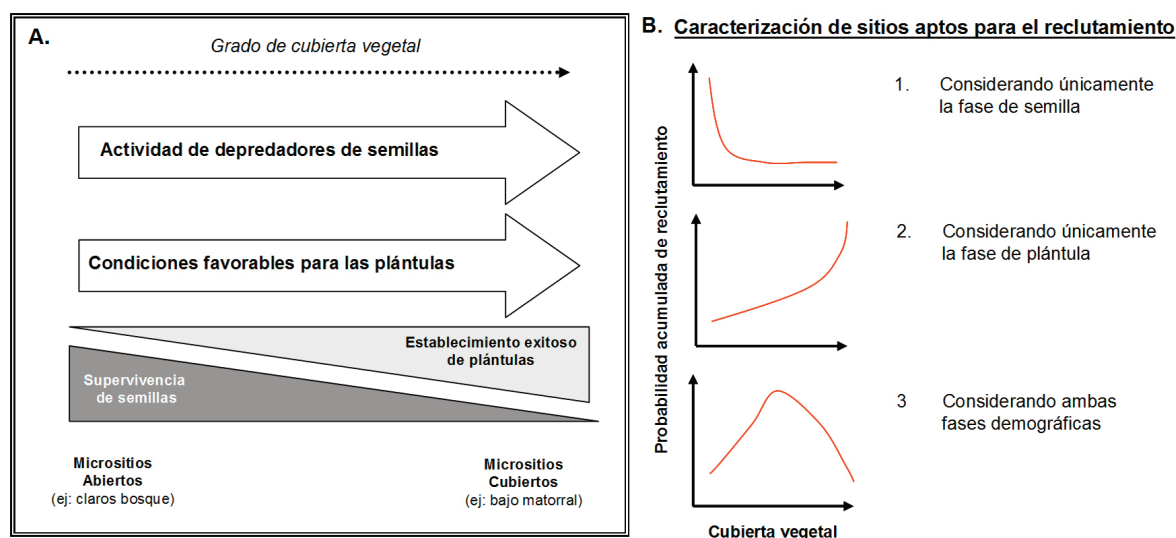


Figura 2. (A) Esquema conceptual de la ocurrencia de conflictos demográficos entre las fases de semilla y plántula a lo largo de un gradiente de cubierta vegetal; y (B) caracterización de sitios aptos para el reclutamiento según se considere únicamente una de estas dos fases demográficas (fase de semilla: caso 1, ó fase de plántula: caso 2) o se consideren las dos fases conjuntamente (caso 3).

Figure 2. (A) Summary diagram for the occurrence of demographic conflicts between the seed and seedling stages along a plant cover gradient; and (B) characterization of safe sites for recruitment considering only one of these two demographic stages (seed stage: case 1; and seedling stage: case 2) or considering jointly both stages (case 3).

Sin embargo, en términos relativos, no está muy claro cómo el incremento de aridez favorecerá o desfavorecerá a las especies de *Quercus* en comparación con otras especies coexistentes de plantas. Así, aunque algunos estudios observacionales sugieren una disminución de la abundancia relativa de los *Quercus* como consecuencia de la expansión de especies de matorral más resistentes a la sequía (Acácio et al. 2007; Mendoza et al. 2009; Pérez-Ramos y Marañón 2012), otros estudios manipulativos recientes pronostican una mayor ventaja relativa para determinadas especies de *Quercus* con gran capacidad para tolerar altos niveles de estrés hídrico, como es el caso de la encina (Lloret et al. 2009; Matías et al. 2012). Probablemente, los efectos del cambio climático sobre la dominancia relativa de este género tan diverso de plantas serán fuertemente dependientes del tipo de sistema así como de las características funcionales de las especies de *Quercus* consideradas. Esto resalta la necesidad de llevar a cabo más estudios manipulativos de exclusión de lluvia a nivel de comunidad para poder inferir los cambios potenciales en la composición de especies en respuesta al cambio climático y tratar de predecir cómo serán los bosques del futuro.

Además de los efectos potenciales sobre su capacidad de reclutamiento y su abundancia relativa en la comunidad, el aumento de aridez pronosticado por los modelos de cambio climático podría alterar los patrones espaciales de regeneración en especies de *Quercus*. Como ejemplo de ello, en un estudio manipulativo llevado a cabo en encinares del sur de Francia, demostramos que la reducción de lluvia desplazó el pico máximo de reclutamiento hacia microhábitats de mayor cubierta vegetal, lo cual sugiere una mayor dependencia del matorral como elemento facilitador del reclutamiento en plántulas de encina (Pérez-Ramos et al. 2013b). A mayor escala espacial, algunos estudios previos en bosques mediterráneos o templados han detectado cambios altitudinales en la distribución de algunas especies europeas de *Quercus*, como es el caso de la encina en el noreste de España (Peñuelas y Boada 2003) o de *Q. petraea* en los Alpes suizos (Vitasse et al. 2012), probablemente como consecuencia del incremento de temperaturas derivado del cambio climático. Conocer cómo las comunidades dominadas por especies de *Quercus* responderán a las nuevas condiciones climáticas proporciona una información interesante no sólo desde una perspectiva de ciencia básica sino también desde un punto de vista aplicado a la gestión forestal. Así, la información recabada en este tipo de estudios podría ser utilizada como herramienta útil para ser incorporada en los planes de restauración y reforestación con el fin último de incrementar la resiliencia de los ecosistemas terrestres y potenciar su adaptación a las nuevas condiciones climáticas (Lloret 2012).

Agradecimientos

La discusión y conclusiones resaltadas en este artículo de revisión han sido construidas, en gran parte, gracias a las ideas y opiniones intercambiadas desde hace años con otros colegas que han dedicado parte de su investigación a las especies de *Quercus*, destacando especialmente a Teodoro Marañón, Rafael Villar, Lorena Gómez-Aparicio, Luis Ventura García, Miguel Ángel Zavala, Itziar R. Urbieto, Maite Domínguez y Jesús Rodríguez-Calcerrada. Los estudios realizados por el autor han sido posibles gracias a la financiación de los proyectos Heteromed (REN2002-4041-C02-02), Dinamed (CGL2005-5830-C03-01), Interbos (CGL2008-04503-C03-01) y Anasínque (PE2010-RNM-5782).

Referencias

- Acácio, V., Holmgren, M., Jansen, P.A., Schrotter, O. 2007. Multiple recruitment limitation causes arrested succession in Mediterranean cork oak systems. *Ecosystems* 10:1220–1230.
- Alonso, A., Valladares, F., 2007. International efforts on global change research. En: Chuvieco, E. (eds.), *Earth Observation of Global Change*. Springer, pp. 1–22. Dordrecht, Holanda.
- Bermejo, D., Cáceres, F., Moreira, J.M. 2011. Medio siglo de cambios en la evolución de usos del suelo en Andalucía, pp. 1956–2007. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla, España.
- Borchert, M.I., Davis, F.W., Michaelsen, J., Oyler, L.D. 1989. Interactions of factors affecting seedling recruitment of blue oak (*Quercus douglasii*) in California. *Ecology* 70:389–404.
- Clark, J.S., Beckage, B., Camill, P., Cleveland, B., Hille Ris Lambers, J., Lichter, J., Mclachlan, J., Mohan, J., Wyckoff, P. 1999. Interpreting recruitment limitation in forests. *American Journal of Botany* 86:1–16.
- Díaz, M. 2014. Distribución del arbolado y persistencia a largo plazo de las dehesas: patrones y procesos. *Ecosistemas* 23(2):5–12. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-2.02.
- Espelta, J.M., Riba, M., Retana, J., 1995. Patterns of seedling recruitment in West-Mediterranean *Quercus ilex* forests influenced by canopy development. *Journal of Vegetation Science* 6:465–472.
- Espelta, J.M., Cortés, P., Molowny-Horas, R., Sánchez-Humanes, B., Retana, J. 2008. Mast seeding mediated by summer drought reduces acorn predation in Mediterranean oak forests. *Ecology* 89:805–817.
- Finch-Savage, W.E. 1992. Embryo water status and survival in the recalcitrant species *Quercus robur* L: Evidence for a critical moisture content. *Journal of Experimental Botany* 43, 663–669.
- Garbelotto, M., Pautasso, M. 2012. Impacts of exotic forest pathogens on Mediterranean ecosystems: four case studies. *European Journal of Plant Pathology* 133:101–116.
- Gómez, J.M., Puerta-Piñero, C., Schupp, E.W. 2008. Effectiveness of rodents as local seed dispersers of Holm Oaks. *Oecologia* 155:529–537.
- Gómez-Aparicio, L., Pérez-Ramos, I. M., Mendoza, I., Matías, L., Quero, J. L., Castro, J., Zamora, R., Marañón, T. 2008. Oak seedling survival and growth along resource gradients in Mediterranean forests: implications for regeneration in current and future environmental scenarios. *Oikos* 117:1683–1699.
- Gómez-Aparicio, L., Ibáñez, B., Serrano, M. S., De Vita, P., Ávila, J. M., Pérez-Ramos, I. M., García, L. V., Sánchez, M. E., Marañón, T. 2012. Spatial patterns of soil pathogens in declining Mediterranean forests: implications for species regeneration. *New Phytologist* 194:1014–1024.
- Grubb, P.J. 1977. Maintenance of species-richness in plant communities: importance of regeneration niche. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 52:107–145.
- Herrera, C.M., Jordano, P., López-Soria, L., Amat, J.A. 1994. Recruitment of a mast-fruited, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs* 64:315–344.
- Jump, A., Hunt, J.M., Peñuelas, J. 2007. Climate relationships of growth and establishment across the altitudinal range of *Fagus sylvatica* in the Montseny Mountains, NE Spain. *Ecoscience* 14:507–518.
- Kelly, D., Geldenhuys, A., James, A., Holland, E.P., Plank, M.J., Brockie, R.E., Cowan, P.E., Harper, G.A., Lee, W.G., Maitland, M.J., Mark, A.F., Mills, J.A., Wilson, R.P., Byrom, A.E. 2013. Of mast and mean: differential temperature cue makes mast-seeding insensitive to climate change. *Ecology Letters* 16:90–98.
- Kollmann, J., Schill, H.P. 1996. Spatial patterns of dispersal, seed predation and germination during colonization of abandoned grassland by *Quercus petraea* and *Corylus avellana*. *Vegetatio* 125:193–205.
- Lloret, F. 2012. Vulnerability and resilience of forest ecosystems to extreme drought episodes. *Ecosistemas* 21(3):85–90.
- Lloret, F., Peñuelas, J., Estiarte, M. 2004. Experimental evidence of reduced diversity of seedlings due to climate modification in a Mediterranean-type community. *Global Change Biology* 10:248–258.
- Lloret, F., Peñuelas, J., Prieto, P., Llorens, L., Estiarte, M. 2009. Plant community changes induced by experimental climate change: seedling and adult species composition. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 11:53–63.
- Marañón, T., Ibáñez, B., Anaya-Romero, M., Muñoz-Rojas, M., Pérez-Ramos, I. M. 2012. Oak trees and woodlands providing ecosystem services in southern Spain. En: Roterham, I. D. et al. (eds.), *Trees Beyond the Wood. An exploration of concepts of woods, forests and trees*, pp. 369–378. Wildtrack Publishing, Venture House, Sheffield, Reino Unido.
- Matías, L., Zamora, R., Castro, J. 2011. Repercussions of simulated climate change on the diversity of woody-recruit bank in a Mediterranean-type ecosystem. *Ecosystems* 14:672–682.
- Matías, L., Zamora, R., Castro, J. 2012. Sporadic rainy events are more critical than increasing of drought intensity for woody species recruitment in a Mediterranean community. *Oecologia* 169:833–844.

- Mendoza, I., Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Matías, L. 2009. Recruitment limitation in a degraded Mediterranean landscape. *Journal of Vegetation Science* 20:367–376.
- Nicotra, A.B.N., Babicka, N., Westoby, M. 2002. Seedling root anatomy and morphology: An examination of ecological differentiation with rainfall using phylogenetically independent contrasts. *Oecologia* 130:136-145.
- Pausas, J.G., Marañón, T., Caldeira, M., Pons, J. 2009. Natural regeneration. Cork Oak Woodlands on the Edge. En: Aronson, J., Pereira, J.S., Pausas, J. (eds.) *Ecology, Adaptive Management and Restoration*, pp. 115–124. Island Press, Washington, DC, USA.
- Pautasso, M., Dehnen-Schmutz, K., Holdenrieder, O., Pietravalle, S., Salama, N., Jeger, M. J., Lange, E., Hehl-Lange, S. 2010 Plant health and global change - some implications for landscape management. *Biological Reviews* 85:729-755.
- Paz, H., 2003. Root/shoot allocation and root architecture in seedlings: variation among forest sites, microhabitats, and ecological groups. *Biotropica* 35:318-332.
- Peñuelas, J., Boada, M., 2003. A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology* 9:131–140.
- Pérez-Ramos, I. M. 2007. Factores que condicionan la regeneración natural de especies leñosas en un bosque mediterráneo del sur de la Península Ibérica. *Ecosistemas* 16 (2):131-136.
- Pérez-Ramos, I. M., Marañón, T. 2008. Factors affecting post-dispersal seed predation in two coexisting oak species: Microhabitat, burial and exclusion of large herbivores. *Forest Ecology and Management* 255:3506-3514.
- Pérez-Ramos, I. M., Marañón, T. 2009. Effects of waterlogging on seed germination of three Mediterranean oak species: Ecological implications. *Acta Oecologica* 35:422-428.
- Pérez-Ramos, I. M., Marañón, T. 2012. Community-level seedling dynamics in Mediterranean forests: uncoupling between the canopy and the seedling layers. *Journal of Vegetation Science* 23:526-540
- Pérez-Ramos, I. M., Urbietta, I. R., Marañón, T., Zavala, M. A., Kobe, R. K. 2008. Seed removal in two coexisting oak species: ecological consequences of seed size, plant cover and seed-drop timing. *Oikos* 117:1386-1396.
- Pérez-Ramos, I. M., Ourcival, J. M., Limousin, J. M., Rambal, S. 2010. Mast seeding under increasing drought: results from a long-term data set and from a rainfall exclusion experiment. *Ecology* 91: 3057-3068.
- Pérez-Ramos, I. M., Urbietta, I. R., Zavala, M. A., Marañón, T. 2012. Ontogenetic demographic conflicts and rank reversals in two Mediterranean oak species: implications for coexistence. *Journal of Ecology* 100:267-277.
- Pérez-Ramos, I. M., Verdú, J. R., Numa, C., Marañón, T., Lobo, J. M. 2013a. The comparative effectiveness of rodents and dung beetles as local seed dispersers in Mediterranean oak forests. *PLoS One* 8(10):e77197.
- Pérez-Ramos, I. M., Rodríguez-Calcerrada, J., Ourcival, J.M., Rambal, S. 2013b. *Quercus ilex* recruitment in a drier world: A multi-stage demographic approach. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 15:106-117.
- Pulido, F.J. 2002. Biología reproductiva y conservación: el caso de la regeneración de bosques templados y subtropicales de robles (*Quercus* spp.). *Revista Chilena de Historia Natural* 75:5–15.
- Pulido, F.J., Díaz, M. 2005. Regeneration of a Mediterranean oak: a whole-cycle approach. *Écoscience* 12:92–102.
- Rey, P., Alcántara, J.M. 2000. Recruitment dynamics of a fleshy-fruited plant (*Olea europaea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. *Journal of Ecology* 88:622-633.
- Schmull, M., Thomas, F.M. 2000. Morphological and physiological reactions of young deciduous trees (*Quercus robur* L., *Q. petraea* Liebl., *Fagus sylvatica* L.) to waterlogging. *Plant and Soil* 225:227-242.
- Schupp, E.W. 1995. Seed seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* 82:399-409.
- Silvertown, J. 1980. The evolutionary ecology of mast-seeding in trees. *Biological Journal of the Linnean Society* 14:235-250.
- Silvertown, J., Charlesworth, D. 2001. Introduction to Plant Population Biology. Blackwell Science, Oxford, Reino Unido.
- Urbietta, I. R., García, L.V., Zavala, M.A., Marañón, T. 2011. Mediterranean pine and oak distribution in southern Spain: Is there a mismatch between regeneration and adult distribution? *Journal of Vegetation Science* 22:18-31.
- Urbietta, I. R., Pérez-Ramos, I. M., Zavala, M. A., Marañón, T., Kobe, R. K. 2008. Soil water heterogeneity and emergence time control seedling establishment in three coexisting oaks species. *Canadian Journal of Forest Research* 38 (9):2382-2393.
- Vitasse, Y., Hoch, G., Randin, C.F., Lenz, A., Kollas, C., Korner, C. 2012. Tree recruitment of European tree species at their current upper elevational limits in the Swiss Alps. *Journal of Biogeography* 39: 1439–1449.
- Vitousek, P.M. 1994. Beyond global warming: ecology and global change. *Ecology* 75:1861–1876.