Evaluación del papel de la urraca en la regeneración natural de *Quercus ilex* en campos agrícolas abandonados.

Máster Universitario en Restauración de Ecosistemas

Presentado por:
Dª Sofía Aguirre Iglesias

Directora académica:
Dra. Mª Mercedes Uscola Fernández
En Alcalá de Henares, a 26 de octubre de 2016

Índice

Resumen 1

Introducción 3

Material y métodos 7

Área de estudio 7

Ambientes y microambientes seleccionados 9

Material vegetal y diseño experimental 10

Mediciones de caracterización de ambiente 13

Emergencia, supervivencia y desarrollo de las plantas 14

Análisis estadísticos 16

Resultados 16

Caracterización del ambiente en cada tratamiento 16

a) Caracterización de parámetros físicos del ambiente 16

b) Caracterización de parámetros químicos del ambiente 17

c) Caracterización biótica del ambiente 18

Reclutamiento de primer año de plantas de *Q. ilex* en función de los ambientes 20

a) Emergencia, supervivencia y crecimiento de las plantas 20

b) Estado fisiológico de las plantas a mitad de verano 21

Discusión 23

Reclutamiento de primer año 23

Implicaciones prácticas: la urraca como elemento de potenciación del reclutamiento de primer año en campos agrícolas abandonadas 26

Conclusiones 28

Agradecimientos 29

Bibliografía 29

Material suplementario 35

Resumen

Los campos agrícolas abandonados ocupan una gran superficie en Europa y se prevé que aumenten en extensión. Muchos, especialmente del área mediterránea, presentan una baja regeneración natural, por lo que estrategias de regeneración natural asistida favorecerían su evolución reduciendo el costo de una restauración. La urraca, característica de estos ambientes, es una gran dispersora de especies forestales con semillas grandes con las que tiene una relación mutualista, presentando patrones dispersivos muy concretos. Sin embargo, para que su dispersión sea eficaz también lo debe ser el reclutamiento de las plantas en esos sitios. Para determinar si la urraca debe ser considerada como estrategia de restauración se analizó si sus patrones dispersivos se correlacionan con los del reclutamiento del primer año de *Quercus ilex*. A escala de hábitat, el arado caracterizado por menor compactación y competencia herbácea, y preferentemente seleccionado por la urraca, mostró mayor reclutamiento. A escala de sub-hábitat, todos mostraron reclutamientos similares, salvo la vega, área de mayor productividad, pero también mayor competencia herbácea, también preferida por la urraca, en la que la emergencia fue mayor aunque con menor crecimiento. A escala de micrositio, el reclutamiento no difirió bajo copa de árbol y en claros, posiblemente por las moderadas condiciones climáticas del año del experimento. Los patrones dispersivos de la urraca coincidieron con los sitios favorables para el reclutamiento de primer año de *Q. ilex*, demostrando su importancia en la regeneración natural de campos agrícolas abandonados. Se recomienda potenciar la urraca como estrategia de regeneración natural asistida en sistemas agroforestales.

Palabras clave: calidad de sitio, córvido, eficiencia real del fotosistema II, potencial hídrico, reclutamiento de primer año.

Abstract

Abandoned agricultural lands take over a large area in Europe and are expected to increase. Many of them, especially in Mediterranean basin, have low natural regeneration, therefore assisted natural regeneration strategies would boost their evolution, reducing the restoration costs. The Eurasian magpie, characteristic of these environments, is a great disperser of nut-producing forest species with which have a mutualistic relationship, having very specific dispersive patterns. However, for the magpie dispersal to be effective, the plants recruitment at the dispersal sites must also be effective. To determine if the magpie should be considered in restoration strategies, it was analyzed whether its dispersive patterns correlate with the first-year recruitment patterns of *Quercus ilex*. At the habitat scale, the tilled area, characterized by the least compaction and herbaceous competition, and preferably selected by the magpie, showed higher recruitment. At the sub-habitat scale, all showed similar recruitment, except in the trough of higher productivity but higher herbaceous competition, which is also preferred by the magpie, where the emergence was higher but with lower growth. At the microsite scale, the first-year recruitment did not differ beneath tree canopies and in gaps, interspaces between canopies, probably due to the mild climatic conditions of the year of the experiment. The dispersive patterns of the magpie coincided with the most adequate sites for the first-year recruitment of *Q. ilex*, demonstrating its importance in the natural regeneration in abandoned agricultural lands. Thus, it is recommended to promote the Eurasian magpie as an assisted natural regeneration strategy in agroforestry systems.

Keywords: corvid, first-year recruitment, real efficiency of photosystem II, seed bed quality, water potential.

Introducción

La agricultura supone el mayor uso de suelo, ocupando alrededor del 38% de la superficie terrestre ocupada (FAO, 2009). Además, esta cantidad aumenta cada año, especialmente en zonas tropicales, donde se deforestan hectáreas de selva para cultivos (Rosengren et al., 2009). A pesar de la roturación de nuevas tierras de cultivo, gran parte de la superficie agrícola es abandonada cada año. De hecho, el abandono agrícola es el mayor proceso de cambio de uso del suelo en Europa, y aunque es difícil de calcular su extensión actual (Pointereau et al., 2008), afecta a millones de hectáreas (Keenleyside & Tucker, 2010), siendo España uno de los países más afectados (Castillo et al., 2020). Esta dinámica de abandono se espera que continúe, ya que las proyecciones prevén niveles significativos de abandono de tierras agrícolas en Europa durante los próximos 20 años (Keenleyside & Tucker, 2010; Castillo et al., 2020; Renwick et al., 2013). El abandono agrícola es un fenómeno muy complejo y puede tener diversos motivos como la pérdida de rentabilidad de la tierra por una mala gestión, el éxodo rural para aportar mano de obra a la industria y al sector servicios, la presión del mercado, la reducción de las subvenciones, e incluso los subsidios para no cultivar (*set-aside programmes)* (Rey Benayas, 2005). Además, el abandono puede tener graves efectos negativos, tales como aumento del riesgo de incendios (Moravec & Zemeckis, 2007), erosión del suelo, ausencia de regeneración y estancamiento del ecosistema. Sin embargo, también puede suponer una oportunidad y podría ser el motor de una restauración a gran escala, especialmente para paisajes que han sufrido una grave fragmentación (Keenleyside & Tucker, 2010).

La restauración de los campos agrícolas abandonados se puede abordar mediante varias estrategias, en orden descendente de nivel de intervención: la restauración activa, la regeneración natural asistida y la restauración pasiva o regeneración natural. La restauración activa incluye medidas directas, como la reforestación, que ayudan a la rápida regeneración del ecosistema, con beneficios más rápidos, directos y predecibles. Sin embargo, presenta el inconveniente de un alto coste en la ejecución (Chazdon et al., 2020). Por ello, se debe tener en cuenta la situación socio-económica del área a la hora de considerar esta estrategia: falta de recursos y de apoyos por parte del gobierno, crisis económicas, etc (Rey Benayas, 2005). En cambio, la restauración pasiva tiene la ventaja de suponer un gasto económico muy bajo o nulo; no obstante, puede verse limitada por una degradación muy acusada que impida la regeneración natural (Meli et al., 2017). Los principales cuellos de botella que limitan o impiden la regeneración natural de plantas

son: la ausencia de fuente de semillas (García et al., 2010), la baja dispersión de propágulos (García et al., 2010), y bajos niveles de germinación y/o establecimiento (Bullock et al., 2002). A todo esto, hay que sumarle la competencia tanto inter como intra-específica (Cuesta, Villar-Salvador, Puértolas, Rey Benayas, et al., 2010). En este contexto, la regeneración natural asistida intenta potenciar procesos de sucesión natural o eliminar/reducir los limitantes de la regeneración natural (Chazdon, 2008). Por todo ello, es importante estudiar posibles mecanismos que puedan aumentar el índice de éxito y la posibilidad de superar estos cuellos de botella.

Las aves son un grupo de organismos con mucho potencial para la regeneración de paisajes fragmentados y simplificados (Rebollo et al., 2019). En primer lugar, son un grupo enormemente diverso, con estudios que sugieren que existen hasta 18.000 especies (Barrowclough et al., 2016). Por otro lado, se encuentran ampliamente distribuidas por todo el globo (Newton, 2003). Además, debido a su capacidad de volar, poseen gran movilidad y actúan como "organismos móviles de conectividad" (*mobile link organisms)* (Lundberg & Moberg, 2003), conectando diferentes paisajes y áreas que de otra forma se encuentran separadas. Además, tienen un rol muy importante como dispersoras de semillas, en el proceso conocido como zoocoria. Muchas aves son consumidoras de semillas, y almacenan parte de ellas para consumirlas posteriormente (Gómez et al., 2019) en invierno o épocas de escasez. Sin embargo, parte de estas semillas almacenadas nunca llega a ser ingerida y pueden acabar germinando y dando lugar a regeneración natural (Rebollo et al., 2019).

Más concretamente, dentro de las familias de aves, los córvidos son conocidos dispersores y acumuladores de semillas (Vander Wall, 2001). De hecho, tienen un rol crucial en la dispersión de especies de árboles que producen frutos grandes con cáscara dura, tal como las familias *Fagaceae* y *Juglandaceae* (Castro et al., 2017), con las que tienen una relación mutualista (Vander Wall, 2001). Sin embargo, a pesar de que está relación está ampliamente estudiada en Norteamérica, hay escasos estudios acerca del rol de los córvidos en Eurasia a excepción de estudios sobre el arrendajo (*Garrulus glandarius)* y el grajo (*Corvus frugilegus)* (Castro et al., 2017). Sin embargo, el arrendajo es más típico de ecosistemas forestales (Vázquez, 1997), por lo que su papel como dispersor a zonas agrícolas se ve más limitado; y el grajo es un ave poco frecuente en las zonas sur de Europa (García, 2012). En cambio, la urraca (*Pica pica)* es el córvido más abundante de la Península Ibérica, y posee gran importancia en ecosistemas

mediterráneos de carácter periurbano y agrícola. Las urracas siguen una estrategia conocida como "acaparación dispersa" (*scatter hoarding*) a la hora de dispersar las semillas, es decir, almacenan las semillas en un gran número de 'escondites', cada uno de los cuales contiene un número pequeño de semillas (Clarke & Kramer, 1994), dicha estrategia sugiere que puede ejercer un papel muy notable en la regeneración natural. Algunos estudios ya han analizado el papel de la urraca como consumidora y dispersora de semillas de quercíneas. En concreto, Martínez-Baroja et al., (2019) estudió la magnitud de la dispersión de bellotas de *Quercus ilex* por la urraca, y en tan solo 6 semanas cada individuo de urraca enterró entre 169 y 1372 bellotas de encina. También, Castro et al., (2017) determinó que, de las bellotas de *Q. ilex* que la urraca retira del árbol, un 89.4% son enterradas y escondidas. Ambos estudios indican el potencial de la urraca como dispersora y potenciadora de la regeneración natural de quercíneas. No obstante, su capacidad de dispersión se ve ligeramente limitada por su área de campeo. Así, la urraca solo dispersa las bellotas a escalas intermedias del paisaje, con una distancia media de dispersión de 40 m del árbol de origen aunque con rangos dispersión desde 4 m a 158 m (Castro et al., 2017). Por ello, la presencia de fuentes de propágalos en un entorno relativamente cercano es clave. Por otro lado, la dispersión de la urraca no es al azar sino que sigue patrones dispersivos concretos, lo que condiciona las características del micrositio que deberá enfrentar la semilla para establecerse. Martínez-Baroja et al., (2021) analizó los patrones dispersivos de la urraca e identificó los hábitats, sub-hábitats y micrositios de un sistema agroforestal en los que las urracas almacenaban más bellotas. Los resultados mostraron que, a escala de hábitat, las urracas prefirieron zonas aradas para el almacenamiento de las bellotas, seguidas de zonas de plantación forestal (bosques abiertos) y, por último, campos abandonados antiguos o herbazales con muchos años sin actuación. A escala de sub-hábitat, prefirieron zonas de mayor productividad vegetal, pero sin distinción en el almacenamiento de bellotas a escala de microambiente entre claros sin cubierta arbórea y bajo la copa de árboles. Estos resultados sugieren que las urracas evitan lugares muy homogéneos, en los que no haya elementos distintivos que les permita recordar el escondite de almacenamiento y relocalizarlo con posterioridad, prefiriendo sitios fácilmente identificables en el paisaje como especies de árboles poco frecuentes, letrinas de conejos, o cúmulos de piedra.

Sin embargo, aunque la urraca actúa activamente como dispersora de semillas, se desconoce si estos sitios de dispersión son los más adecuados para el reclutamiento

efectivo de las semillas que dispersa. Aunque Martínez-Baroja et al. (2021) analizó la emergencia de plántulas de *Q. ilex* en los sitios preferentes de dispersión por la urraca, no se realizó un estudio de uno de los mayores cuellos de botella del reclutamiento: la supervivencia en el primer año, y especialmente la supervivencia después de la primera sequía estival (Castro et al., 2004). Para que la relación mutualista sea eficaz, los sitios de dispersión de la urraca tienen que ser adecuados tanto para la germinación como para el reclutamiento del árbol dispersado. Ambos procesos pueden verse limitados por varios factores. La disponibilidad de agua y nutrientes es uno de los principales factores que limitan el establecimiento y la actividad de las plantas en ecosistemas mediterráneos y semi-áridos (Aschmann, 1984; Rey-Benayas, 1998). A escala de hábitat, la disponibilidad de agua y nutrientes varía notablemente, siendo las zonas con mayor disponibilidad más adecuadas para la germinación y la supervivencia (Villar-Salvador et al., 2012). Además, otros factores del ambiente, tales como la textura del suelo, la pedregosidad o la compactación del suelo, pueden afectar también a la regeneración natural. La pedregosidad reduce la capacidad de retención de agua del suelo y puede hacer que disminuya la supervivencia de las plantas, especialmente en conjunción con un estrés hídrico severo (Ruiz et al., 2008). Del mismo modo, la compactación afecta negativamente el arraigo y desarrollo de las raíces de las plantas (Nicolás Peragón et al., 1997), impidiendo que las raíces alcancen horizontes edáficos más profundos, que tienden a ser más estables en épocas estivales y acumulan mayor humedad. Asimismo, un factor clave en el establecimiento de la vegetación es la competencia herbácea. Una alta competencia herbácea, especialmente con las gramíneas, puede reducir los ya limitantes recursos disponibles incrementando notablemente la mortalidad (Peñuelas-Rubira et al., 1996). Por otro lado, a escala de microambiente, la presencia de árboles puede mejorar el establecimiento de las plantas de manera directa, mejorando las condiciones ambientales (Verdú & Garcia-Fayos, 1996). La sombra provista por los árboles modifica el microclima ejerciendo un papel facilitador y mejorando la germinación y el crecimiento de las plántulas (Broncano et al., 1998) y en concreto de plántulas de *Q. ilex* (Rey Benayas, 1998), al tratarse de una especie esciófila en las primeras etapas (Villar-Salvador et al., 2014). Todos estos factores pueden explicar las diferencias de adecuación para el reclutamiento en el paisaje a distintas escalas, debido a las limitaciones que suponen en el establecimiento y reclutamiento de individuos jóvenes.

En este contexto, el objetivo de este trabajo es evaluar la adecuación de los sitios de dispersión de urraca para el reclutamiento de primer año de individuos jóvenes de *Q. ilex* mediante la comparación tanto de los sitios preferentemente utilizados por la urraca para la dispersión (zonas aradas y zonas con arbolado) como de los que fueron menos utilizados (por ejemplo, antiguos campos agrícolas convertidos en herbazales por el prolongado desuso). Se eligió esta especie puesto que es una especie estructural de ecosistemas mediterráneos, y por ser de semilla grande y establecer una relación mutualista con la urraca (Clarke & Kramer, 1994). Para ello, se sembraron bellotas de *Q. ilex* en diferentes escalas, a escala de hábitats (herbazal, zona arada, y bosque abierto), de sub-hábitat en el interior del bosque abierto (en vega, ladera y planicie) y microambientes dentro de estos sub-hábitats (debajo de árbol y en claros). La hipótesis es que la supervivencia y el bienestar fisiológico de las plantas serán maximizados en las zonas más preferentes de la urraca para la dispersión. Es decir, el reclutamiento de primer año se maximizará a escala de hábitat, en zonas con menor competencia inter-específica (zona arada); a escala de sub-hábitat, en zonas con mayor disponibilidad de nutrientes (vega); y, a escala de microambiente, en zonas con sombra y un clima más suave (debajo de árbol). Por tanto, los peores ambientes para el reclutamiento de primer año de encinas serán el herbazal (alta competencia), la ladera (poca disponibilidad de nutrientes), y el peor microambiente será la zona de claros, debido a la ausencia de sombra y condiciones climáticas más estresantes para las plantas que en las zonas bajo árbol.

Material y métodos

Área de estudio

El estudio se realizó en la Finca ‘El Carmen’ y sus alrededores, en Alcalá de Henares, Madrid, España (40°31′0″ N, 3°19′55″O, 605 m.s.n.m), propiedad de la Universidad de Alcalá. La finca tiene una extensión 28.4 ha, y en sus zonas colindantes, rodeándola por completo, se halla un herbazal denso. Antiguamente se trataba de campos de cultivo de cereal, abandonados a finales de los años 80. Posteriormente, la Universidad de Alcalá adquiere el terreno y en 1995 se realizan plantaciones en la zona de encinas (*Quercus ilex)* y quejigos (*Quercus faginea)* con una densidad de 440 pies/ha como parte del Plan Nacional de Reforestación. La distribución de la vegetación es heterogénea dentro de la finca, pero de manera general, además de las encinas y quejigos previamente mencionados, se encuentran numerosos individuos de almendros (*Prunus dulcis)*

resultantes de regeneración natural, restos de antiguos arboles de cultivo como higueras (*Ficus carica*) y olivos (*Olea europaea*), junto con algunos ejemplares aislados de árboles alóctonos que no suponen amenaza alguna (*Ulmus pumilla, Robinia pseudoacacia*, etc). Por otro lado, el herbazal presenta retazos aislados de los cultivos previos tanto leñosos como *Olea europaea*, con pies muy aislados y poco frecuentes, como de herbáceas como *Papaver somniferum*. No obstante, domina la presencia de herbáceas mayoritariamente anuales, tales como gramíneas, leguminosas, papaveráceas, etc (Díaz & Bartolomé, 2007).

El clima de la zona es mediterráneo, con una temperatura media anual de 13.8ºC. La precipitación media anual es de 433 mm, y está repartida de manera desigual a lo largo del año. Los meses con menos precipitación son los meses de junio, julio y agosto, en los que se genera un acusado déficit hídrico. Durante 2021, el año del experimento, las temperaturas fueron moderadas, a excepción de una breve ola de calor en agosto. Además, las precipitaciones fueron abundantes, especialmente en abril (107 mm) y con un mes de junio considerablemente lluvioso (57.4 mm) Además, las precipitaciones otoñales fueron tempranas y abundantes (57.2 mm en el mes de septiembre; Figura 1).

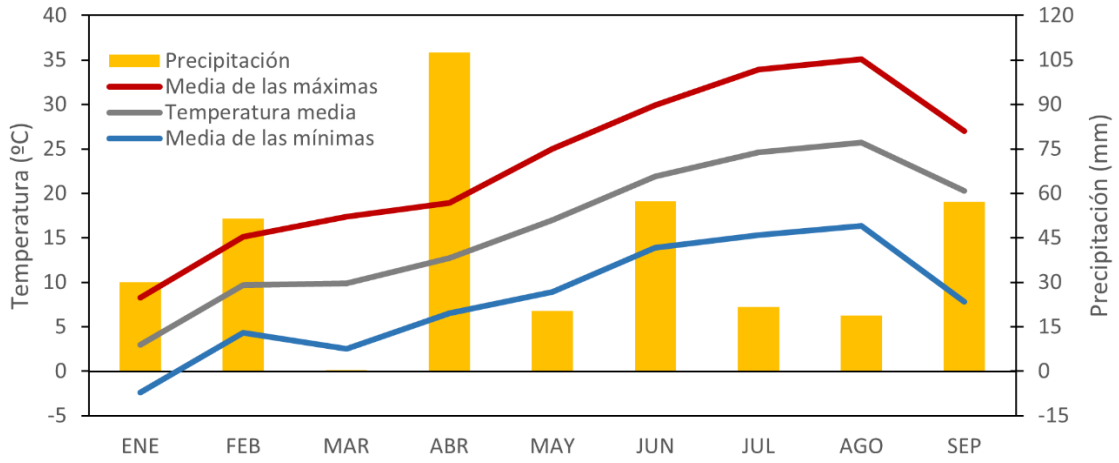

Figura 1. *Datos climáticos de 2021 de la estación meteorológica de Alcalá de Henares.*

Entre la fauna asociada, cabe destacar la abundante densidad de *Oryctolagus cuniculus* (conejo) y de *Pica pica* (urraca). Otros animales consumidores de bellotas presentes en la finca son: *Capreolus capreolus* (corzo), *Apodemus sylvaticus* (ratón de campo), *Columba palumus* (paloma), *Corvus monedula* (grajilla), *Sus scrofa* (jabalí), etc. También se encuentran los potenciales depredadores de estos herbívoros: *Felis silvestris catus* (gato doméstico), *Tyto alba* (lechuza), *Falco naumanni* (cernícalo primilla), *Vulpes*

vulpes (zorro), *Circus aeruginosus (*aguilucho lagunero), etc. La alta densidad de conejos es presumiblemente uno de los mayores limitantes de la regeneración de la vegetación en la zona junto a las duras condiciones climáticas.

La finca se encuentra en la fosa del Tajo, más concretamente en la segunda terraza cuaternaria del Río Henares, el cual es un afluente del Jarama (Acaso Deltell et al., 2007). La topografía del terreno es suave sin pendientes muy pronunciadas en la zona del herbazal. Sin embargo, la zona de la Finca del Carmen tiene una topografía de una vaguada meandriforme que le da forma de pequeño valle.

Ambientes y microambientes seleccionados

A escala de hábitat se pueden distinguir dos grandes zonas dentro del área de estudio: el herbazal o antiguo campo de cultivo abandonado, y el bosque abierto de dentro de los límites de la finca. La zona del herbazal fue totalmente abandonada y hace más de 30 años que no se ara ni se realizan laboreos en el suelo. En la zona de bosque abierto del interior de la finca, se aireó el suelo hace 20 años para la descompactación del terreno y facilitar el arraigo de vegetación en la repoblación, y durante los cinco años siguientes para eliminación de la competencia. A estas zonas, hay que añadir la zona arada que actúa a modo de cortafuegos en el interior y alrededor del perímetro de la finca, que es arada cada 6 meses. Durante el experimento los momentos de arado fueron el 4 de enero y 10 de junio de 2021. En conjunto, forman los tres hábitats de estudio (herbazal, bosque abierto y arado).

Por otro lado, a escala media o de sub-hábitat, y en función de características topográficas se distinguen 3 subunidades en el interior de la Finca El Carmen, o zona de bosque abierto. En la zona alta, se encuentra una zona de planicie sin inclinación, topográficamente equivalente a la zona de herbazal. En segundo lugar, una zona de ladera que da paso a la zona más baja topográficamente, que presenta cierta inclinación. Por último, en la zona más baja se encuentra una zona de vega. Finalmente, la presencia de árboles en el bosque abierto genera dos microambientes: zonas debajo de la copa del árbol (con sombra) y zonas de claro (alejadas de la sombra de los árboles).

Consecuentemente, se han determinado 8 tratamientos en la zona de estudio (Figura 2). Tres subunidades diferentes a escala de hábitat: bosque abierto, zona arada y herbazal. Tres sub-hábitats dentro del bosque abierto: planicie, ladera y vega. Además, en estos tres sub-hábitats, se consideraron los dos microambientes: debajo de copa de árbol y claros.

Para evitar posibles efectos facilitadores distintos del árbol se seleccionó la especie *Prunus dulcis* (almendro), ya que es muy abundante en la finca y es el único árbol que se encuentra distribuido en casi toda su área (ver figura SI en material suplementario).

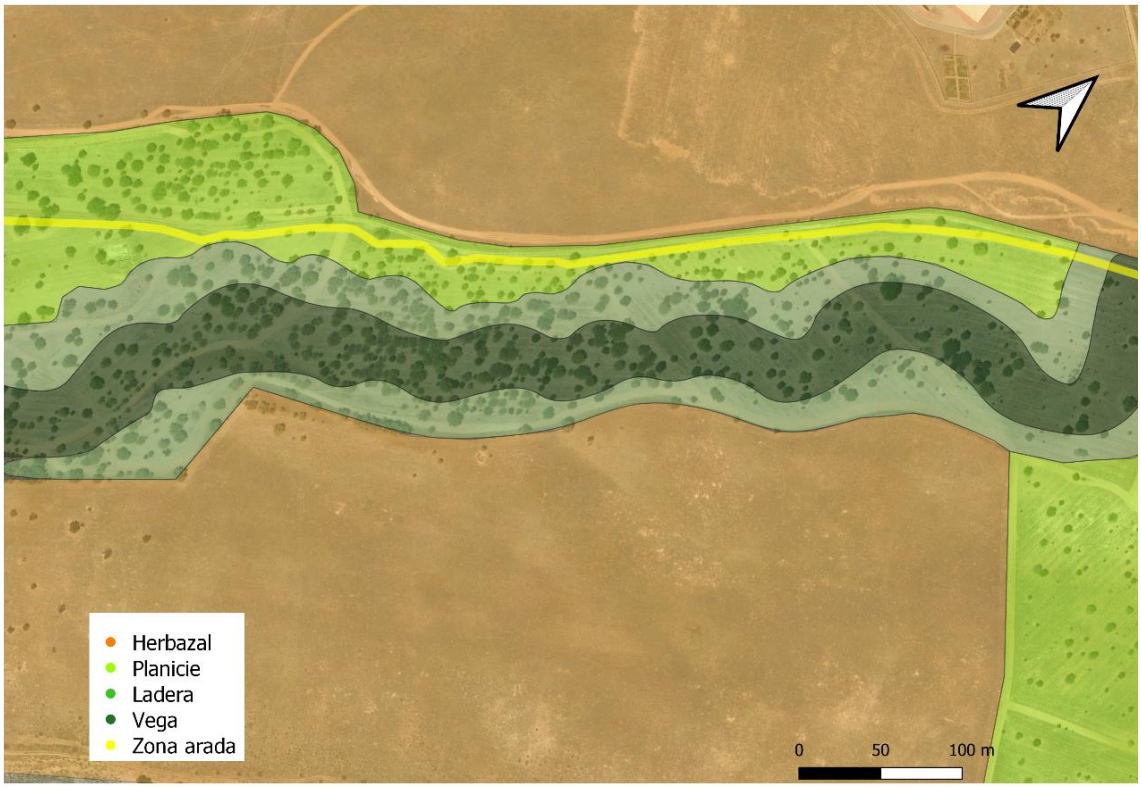

***Figura 2**. Mapa de la zonificación de los diferentes ambientes del área de estudio; a escala de hábitat el herbazal (naranja), las zonas aradas (amarillo) y el bosque abierto (verdes). Dentro de la zona de bosque abierto (finca del Carmen), se pueden distinguir los siguientes sub-habitats: vega, ladera y planicie.*

Material vegetal y diseño experimental

El día 11 de noviembre de 2020 se recogieron varios kg de bellotas de *Q. ilex* en el Pozo De Guadalajara, Guadalajara, Castilla La-Mancha (40° 29′ 42″ N, 3° 10′ 56″ O, 891 m.s.n.m; Figura 3a). Se desecharon las bellotas que estaban podridas o con signos de deterioro tanto visualmente como por flotación y se esterilizaron con lejía diluida al 5% en agua. Se seleccionaron bellotas de tamaño mediano (peso fresco de 2g a 8g). Posteriormente, se secaron a temperatura ambiente durante 24h para eliminar el exceso de humedad y se guardaron en frigorífico a 4ºC para su correcta conservación. El peso fresco, peso seco y el contenido relativo de agua (RWC) promedio de las bellotas fue de 4.45 ±0.11 g, 2.71± 0.07 g y 39± 0.29 %, respectivamente (n=189 bellotas).

Se realizó un test de germinación el día 16 de abril para determinar la viabilidad de las bellotas en condiciones óptimas. Para ello, se seleccionaron al azar 25 bellotas y se colocaron en una bandeja cubiertas con vermiculita húmeda. Esta bandeja se consideró una réplica que se replicó cuatro veces. Tras tres semanas se sacaron y se realizó el conteo de bellotas germinadas y emergidas. El porcentaje de germinación/emergencia fue del 95±1%.

***Figura 3**. Recogida de semillas (a), siembra (b) y colocación de protectores (c), medición de compactación (d), medición de pedregosidad (e), toma de muestras de suelo (f), preparación de muestras compuestas in-situ (g), medición de competencia herbácea por radiación (h).*

En el área de estudio se trazaron 41 transectos con orientación NO – SE, que, salvo excepciones puntuales, incluían los 8 tratamientos previamente mencionados. Dentro de cada transecto y en cada uno de los tratamientos, se localizó un punto de siembra, con un total de 306 puntos de siembra (Figura 4). En los tres primeros transectos en el ambiente de herbazal, por ser una zona muy expuesta cerca de un camino muy transitado, los puntos de siembra se duplicaron con el fin de asegurar la persistencia del ambiente de siembra en el transecto a pesar de una posible eliminación malintencionada de alguno de los puntos de siembra.

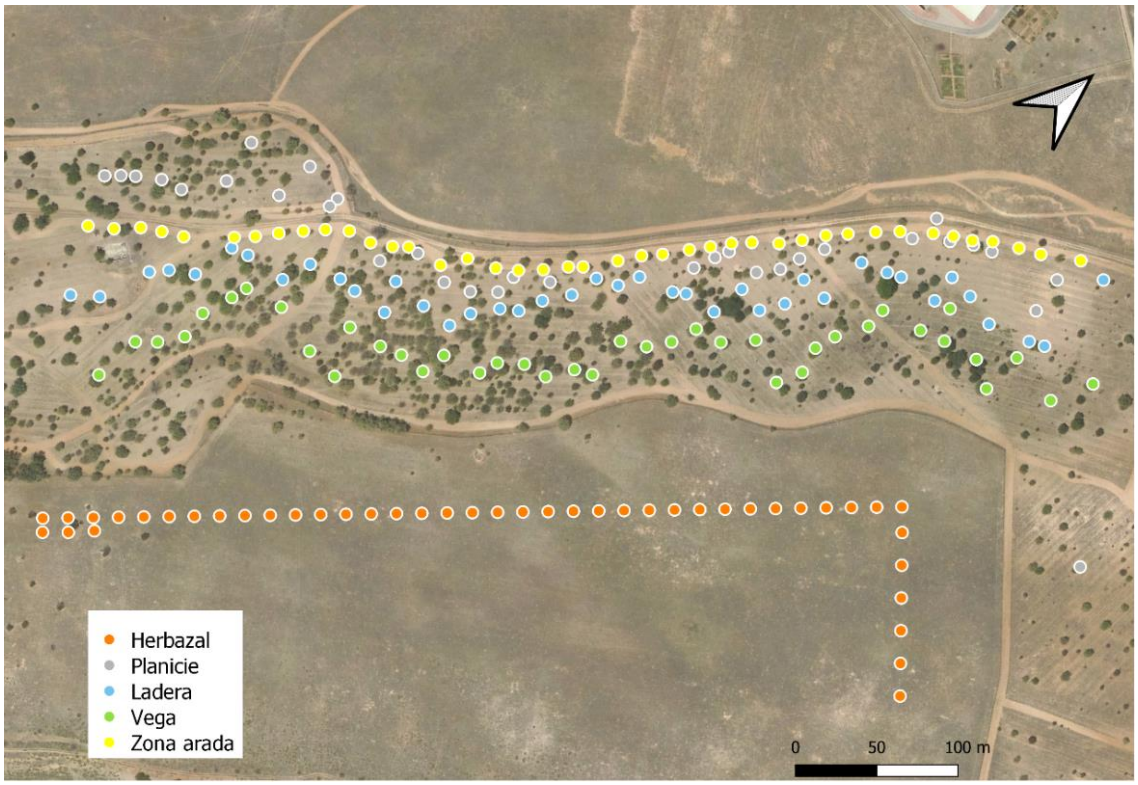

Figura 4*. Localización de los puntos de siembra del experimento. Se realizaron 41 transectos con puntos de siembra en los 5 ambientes: herbazal, zona arada, y dentro de bosque abierto, vega, ladera y planicie. Los puntos de planicie ladera y vega hacen referencia a pares de puntos de siembra bajo copa de árbol y en claro.*

El día 23 de febrero de 2021 se realizó la siembra en el área de estudio. En cada punto de siembra se sembraron 4 bellotas para asegurar la emergencia. Las bellotas se sembraron encerradas en una jaula hecha con malla de alambre de 1cm de luz de malla (3×5 cm, ancho×largo) para evitar la predación de las bellotas. El método de siembra realizado pretendía simular la manera que tienen las urracas de enterrar las bellotas. Se levantó una capa de suelo muy superficial, unos 10-15 mm de suelo con un palín y debajo se colocaron las bellotas encerradas en la jaula y se enterraron con la tierra levantada, tratando de alterar al mínimo la vegetación y el suelo (Figura 3b y c). Posteriormente, se compactó ligeramente el suelo del punto de siembra y alrededor se colocó un tubo protector (33 ×19 cm perímetro×altura) con tapa superior de malla de alambre, que afectara poco el microclima del ambiente, pero fuera una defensa frente a herbivoría de la plántula tras su emergencia. Las bellotas sembradas en zonas de debajo de árbol se colocaron en el centro del radio desde el tronco hasta el final de la proyección de la copa, preferiblemente con orientación noreste. Las bellotas de claro se sembraron a aproximadamente 3 metros del borde de la copa del árbol, asegurándose de que recibiesen la menor sombra posible de otros árboles cercanos.

Mediciones de caracterización de ambiente

En la segunda quincena de abril de 2021 se midió la compactación y la pedregosidad del suelo (Figura 3 d y e). La compactación del suelo de las diferentes zonas se midió con un penetrómetro manual (06.01SA, Eijelkamp, Países Bajos). Se tomaron dos medidas por punto de siembra, sin considerar los microambientes, y se realizó un promedio de ambas. Para la medición de la pedregosidad se colocó al azar un quadrat en el suelo de 32 x 32 cm, y mediante evaluación visual por dos observadores independientes, se estimó la superficie pedregosa promedio (%). Se realizaron dos medidas por cada punto de siembra que se promediaron.

Además, se determinaron las características físico-químicas del suelo de los distintos ambientes. Para ello, se recogieron dos sub-muestras de suelo por punto de siembra incluyendo el microambiente. Para ello se recogió el suelo de un hoyo de 20×10 cm (profundidad×ancho; Figura 3f y g). Las dos sub-muestras se combinaron in-situ formando la muestra de suelo de cada punto. Las muestras fueron secadas en una estufa a 38ºC durante varios días y cribadas a 2 mm. Posteriormente, se formaron 8 muestras compuestas por ambiente mezclando una proporción equivalente de las muestras de 7 transectos. Las muestras compuestas se enviaron al laboratorio de suelos de la E.T.S. de Ingenieros Agrónomos de la Universidad de Castilla-La Mancha para el análisis de parámetros fisicoquímicos: pH, concentración de materia orgánica total, concentración de nitrógeno (N) y concentración de fósforo asimilable (P_2O_5).

Los días 29 y 30 de mayo y 4 de junio, momento de máximo apogeo de las herbáceas, se tomaron medidas de competencia herbácea. La competencia herbácea se cuantificó de forma indirecta por índices de decaimiento de luz incidente (Figura 3h). Para ello, se midió la radiación tanto a nivel del suelo (por debajo del estrato herbáceo) como por encima del estrato herbáceo en días completamente soleados. La reducción de luz incidente (%) entre las mediciones a nivel de suelo y por encima del estrato herbáceo proporcionan información acerca de la espesura de la cobertura herbácea y la sombra que generan, y, por tanto, de la competencia herbácea.

Emergencia, supervivencia y desarrollo de las plantas

El día 18 de mayo comenzó a medirse la emergencia de las bellotas sembradas, y se midió cada semana. El 13 de julio se cuantificó la emergencia final en todos los puntos de siembra. Además, se dejó una sola planta por punto para evitar competencia intraespecífica entre las distintas plantas de un mismo punto de siembra.

Para la caracterización del estado fisiológico de las plantas se realizó un muestreo a mitad del verano, momento de máximo estrés, que incluía: la concentración de clorofilas, el potencial hídrico a medio día ($\psi_{mediodia}$) y la eficiencia cuántica potencial del fotosistema II a medio día ($Fv/Fm_{mediodia}$). Se muestrearon 8-10 plantas por tratamiento. Se seleccionaron diez transectos distribuidos en toda la longitud del área de estudio, seleccionándose plantas mayores de 4 cm de altura, con el objetivo de no dañar excesivamente la planta al cosecharles hojas para los muestreos. En caso de no completarse las plantas de todos los ambientes en un transecto se utilizaron los contiguos para completar el transecto. Mediciones al amanecer (cuando la planta está menos estresada) indican las diferencias crónicas entre ambientes, mucho más vinculadas a la disponibilidad hídrica del suelo. Por otro lado, las mediciones de mediodía indican las diferencias crónicas más las debidas a las condiciones ambientales del día de medición, de forma que los efectos microclimáticos de cada ambiente se detectan más intensamente a medio día.

El día 26 de julio se realizaron mediciones de concentración de clorofilas con un medidor portátil de clorofilas (SPAD-502, Minolta Camera Co. Ltd., Japón; Figura 5a). Se midió la concentración de clorofilas de todas las plantas emergidas en el momento de muestreo. El SPAD mide la transmitancia en el rojo (650 nm) y el infrarrojo (940 nm) a través de la hoja y calcula un valor relativo de unidades SPAD que se correlaciona con la concentración de clorofilas (Minolta, 1989). La concentración de clorofilas actúa como indicador de la magnitud de la maquinaria fotosintética.

Los días 28 y 29 de julio, se realizaron mediciones de potencial hídrico y de Fv/Fm al mediodía. Las mediciones se realizaron entre las 12:00 y las 17:00 hora solar, tras aclimatar las hojas a oscuridad media hora (Figura 5b), con un fluorímetro (FMS2, Hansatech Instruments LTD, Reino Unido). El Fv/Fm mide la eficiencia cuántica máxima del fotosistema II en la transformación de la luz incidente en electrones transferidos a la cadena de transporte de electrones de la fotosíntesis. En ausencia de estrés o daño en el

fotosistema II el Fv/Fm tiene un valor aproximado de 0.8 (Maxwell & Johnson, 2000). Este valor se reduce cuando existe daño en la maquinaria fotosintética y/o estrés.

Las mediciones de potencial hídrico se realizaron con una cámara de Scholander (PMS1000, PMS instruments, Estados Unidos; Figura 5c). Las mediciones se realizaron in-situ, recogiendo hojas maduras de la planta y con cuidado de no dañar el tallo, y se llevaron en una bolsa de plástico cerrada dentro de una nevera con hielos desde el punto de muestreo hasta un lugar cercano, donde se situó la cámara de Scholander. El potencial hídrico informa sobre el estado de hidratación de la planta y, por tanto, del estrés hídrico al que esté sometida.

El día 6 de octubre se midieron las alturas y diámetros (Figura 5d y 5e) de las mismas plantas en las que se midieron los parámetros fisiológicos. Se calculó el volumen del tallo según la ecuación [1]:

$$v = \frac{\pi r^2 h}{3} \qquad (\text{mm}^3) \qquad [1]$$

donde, r es el radio del tallo, calculado como la mitad del diámetro, y h es la altura del tallo.

La supervivencia de las plantas emergidas se midió cada 15 días desde el 12 de julio hasta el 19 de septiembre (Figuras 5f y 5g).

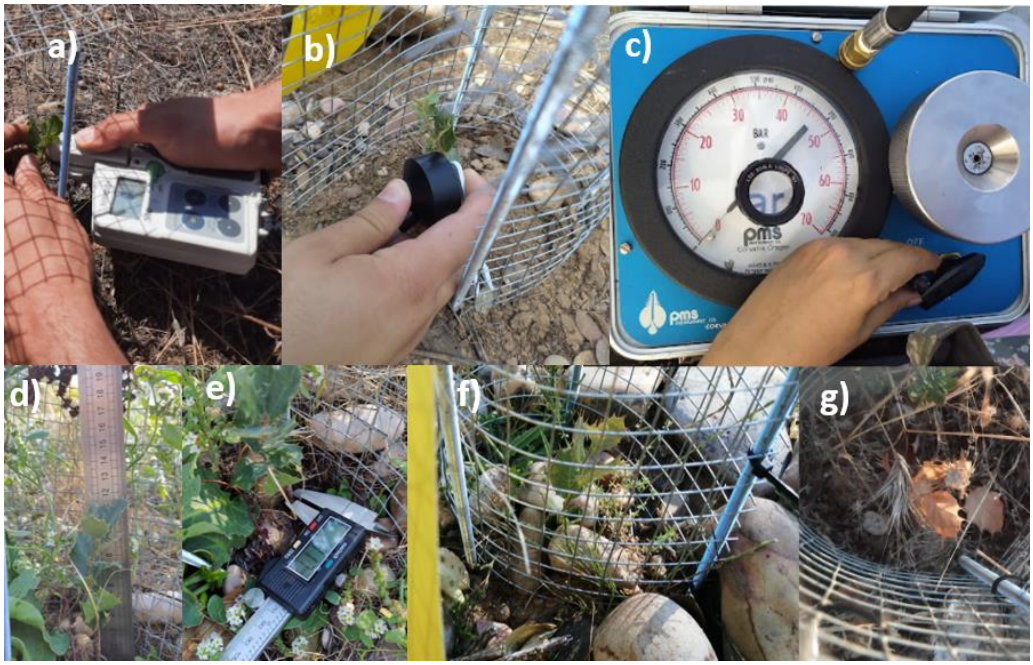

Figura 5*. Medición de concentración de clorofilas (a), Fv/Fm al al mediodía (b), potencial hídrico (c), altura (d), y del diámetro de las plantas (e), planta viva en mediciones de supervivencia (g), planta muerta en mediciones de supervivencia (g).*

Análisis estadísticos

En todas las variables de caracterización de ambiente se realizaron dos análisis. En primer lugar, el efecto del hábitat se analizó con un modelo lineal mixto en el que se consideraron como variables aleatorias el sub-hábitat, el microambiente y el transecto. Cuando los residuos del modelo no fueron normales, se utilizó un modelo generalizado mixto con las mismas variables aleatorias. En el caso de compactación y pedregosidad, al no disponer de datos de microambiente, este se excluyó como variable aleatoria.

En el segundo análisis, se utilizaron solamente los datos de hábitat bosque abierto y se analizó el efecto de la interacción del sub-hábitat con el microambiente con un modelo lineal mixto (residuos normales) o generalizado mixto (residuos no normales), considerando el transecto como variable aleatoria.

Para el análisis de la emergencia y la supervivencia, se utilizó un modelo de análisis de historia de eventos Cox mixto (coxme) con el paquete 'Survival' (Therneau, 2021). Al igual que con la caracterización de ambiente, se realizó un primer análisis a escala de hábitat en el que se consideraron como variables aleatorias el sub-habitat, el microambiente y el transecto, y un segundo análisis sólo con los datos de hábitat de bosque abierto del efecto interactivo del sub-hábitat y el microambiente considerando como variable aleatoria el transecto.

Todos los análisis se realizaron usando el software RStudio Versión 1.3.1093 (RStudio Team., 2020).

Resultados

Caracterización del ambiente en cada tratamiento

a) Caracterización de parámetros físicos del ambiente

La compactación difirió entre hábitats y sub-hábitats (Tabla 1). En los hábitats la compactación fue mayor en el herbazal y en el bosque, y menor en la zona arada. A escala de sub-hábitats la mayor compactación se dio en la planicie, mientras que la menor compactación se dio en la ladera y la vega presentó una compactación intermedia sin diferencias con los extremos.

Sin embargo, la pedregosidad únicamente difirió significativamente a escala de hábitats (Tabla 1). El bosque fue el que máxima pedregosidad presentó, con un valor promedio cinco veces superior al del herbazal, que fue el hábitat con menor pedregosidad. El arado presentó una pedregosidad intermedia siendo estadísticamente diferente a los extremos, y siendo cuatro veces superior a la de herbazal.

b) Caracterización de parámetros químicos del ambiente

Los valores de pH correspondieron a los de suelos básicos, con valores entre 8 y 9 (Tabla 1). El pH del suelo presentó diferencias marginalmente significativas a nivel de hábitat. La zona arada fue el hábitat con mayor pH, seguida por el herbazal, siendo mínimo en el bosque. Dentro de bosque, el pH difirió entre sub-hábitats, y el efecto en el pH del micrositio dependió del sub-hábitat (interacción sub-hábitat × micrositio). La ladera presentó los valores más altos de pH y la planicie presentó valores de pH intermedios, sin diferencias entre microambientes. La vega presentó los valores más bajos de pH, y fue el único sub-hábitat en el que el valor de pH bajo copa de árbol difirió del de claros, siendo superior bajo copa de árbol.

La concentración de N del suelo difirió a todas las escalas del paisaje (Tabla 1). A escala de hábitat, en el bosque la concentración de N del suelo fue casi el doble que la del herbazal y casi el triple que en la zona arada. A escala de sub-hábitats, la vega fue la que tuvo los máximos valores de concentración de N, la ladera intermedios, mientras que la planicie tuvo valores mínimos. Además, en todos los sub-hábitats, los valores de concentración de N en el microambiente bajo copa de árbol fueron superiores a los de claro (sin interacción sub-hábitat × micrositio).

A pesar de que la concentración de P_2O_5 del suelo no difirió a escala de hábitat, sí que difirió significativamente entre sub-hábitats, así como entre micrositios, siendo el efecto del micrositio dependiente del sub-hábitat (interacción sub-hábitat × micrositio; Tabla 1). Los valores más altos se dieron en el hábitat planicie y vega, mientras que los más bajos se dieron en ladera. En general, todos los micrositios de bajo copa de árbol presentaron mayores valores de concentración de P_2O_5 que los de claro, a excepción de en la ladera donde el patrón se invirtió y los valores de concentración de P_2O_5 en los claros fue superior a bajo copa de árbol.

Por último, la concentración de materia orgánica total tampoco difirió a escala de hábitat pero presentó diferencias del micrositio en función del sub-hábitat (interacción sub-

hábitat × micrositio; Tabla 1). A excepción del micrositio bajo copa de árbol en la vega que presentó valores mayores, la concentración de materia orgánica fue similar en todos los sub-hábitats y microsities.

c) Caracterización biótica del ambiente

La reducción de luz incidente debida a la competencia herbácea (competencia herbácea en adelante) fue significativamente diferente entre hábitats, sub-hábitats y micrositios, siendo el efecto del micrositio dependiente del sub-hábitat (interacción sub-hábitat × micrositio; Tabla 1). A escala de hábitat, la competencia herbácea fue mayor en el herbazal, seguida por el bosque, y fue menor en la zona arada. Por otro lado, a escala de sub-hábitat, fue mayor en vega, mientras que la planicie y ladera presentaron valores similares. En los micrositios, la competencia herbácea fue siempre superior en claros frente a bajo copa de árbol. Además, los valores de competencia herbácea en el sub-hábitat de vega y micrositio de claro fueron superiores a todos los demás.

Tabla 1. *Características del suelo: compactación, pedregosidad, pH, concentración de N, concentración de P_2O_5, concentración de materia orgánica total y competencia herbácea a nivel de hábitat, sub-hábitat y micrositio, y resultados estadísticos. Los datos son medias ± errores estándar. Diferentes letras mayúsculas indican diferencias significativas entre hábitats según el posthoc de comparación múltiple de Tukey (α=0.05). Diferentes letras minúsculas indican diferencias significativas entre sub-hábitats, micrositios o la interacción entre ambos según el posthoc de comparación múltiple de Tukey (α=0.05).*

Hábitat	Herbazal	Arado	Bosque						Hábitat	Sub-hábitat	Micrositio	Sub-hábitat x micrositio
Sub-hábitat			Planicie		Ladera		Vega					
Micrositio			Bajo Árbol	Claro	Bajo Árbol	Claro	Bajo Árbol	Claro				
Compactación (Nm^{-2})	59.3±3.0 B	19.1±2.1 A	52.8±3.2 B b		42.5±1.8 B a		47.9±1.3 B ab		**χ^2 =83.94; p<0.001**	**χ^2=13.12; p=0.014**		
Pedregosidad (%)	12.4±1.5 A	44.2±3.9 B	56.7±4.0 C		61.1±3.1 C		66.1±3.7 C		**χ^2=41.29; p=0.024**	χ^2=2.004; p=0.140		
pH	8.55±0.04 AB	8.73±0.03 B	8.33±0.07 A a	8.55±0.04 B bc	8.46±0.04 B abc	8.58±0.01 B c	8.37±0.02 B ab	8.34±0.05 B a	χ^2=5.77; p=0.055	χ^2=4.80; p=0.090	χ^2=3.55; p=0.059	**χ^2 =8.44; p=0.014**
Nitrógeno (%)	0.030±0.008 AB	0.022±0.006 A	0.050±0.003 B b	0.041±0.005 B a	0.054±0.017 B cb	0.044±0.002 B ba	0.062±0.003 B c	0.052±0.005 B b	**χ^2=9.57; p=0.008**	**χ^2=6.69; p=0.035**	**χ^2 =4.34; p=0.037**	χ^2 =0.021; p=0.98
P_2O_5 ($mgkg^{-1}$)	13.40±0.22 A	13.09±0.19 A	14.98±0.16 A c	13.53±0.16 A b	12.61±0.14 A a	13.76±0.19 A b	15.06±0.13 A ba	13.20±0.29 A c	χ^2=0.43; p=0.81	**χ^2=105.15; p<0.001**	**χ^2=17.97; p<0.001**	**χ^2=72.60; p<0.001**
Materia Orgánica Total	1.49±0.36 A	0.75±0.29 A	2.15±0.24 A a	1.72±0.27 A a	2.41±0.25 A a	1.68±0.06 A a	3.50±0.33 A b	2.28±0.30 A a	χ^2=3.1476; p=0.21	**χ^2=105.14; p<0.001**	**χ^2=17.965; p<0.001**	**χ^2=72.603; p<0.001**
Competencia herbácea (%)	39.5±2.8 B	16.8±1.5 A	16.5±3.6 AB a	21.7±1.8 AB b	15.9±3.5 AB a	19.8±1.6 AB b	22.9±3.6 AB b	40.2±3.5 AB c	**χ^2=7.88; p=0.019**	**χ^2=43.72; p<0.001**	**χ^2=16.53; p<0.001**	**χ^2=26.85; p<0.001**

Reclutamiento de primer año de plantas de *Q. ilex* en función de los ambientes

a) Emergencia, supervivencia y crecimiento de las plantas

La emergencia no superó el 50% en ninguno de los tratamientos (Figura 6). Sin embargo, difirió significativamente tanto a escala de hábitat (χ^2=21.567; p<0.001) como a escala de sub-hábitat (χ^2=37.91; p<0.001). Por el contrario, ni el micrositio (χ^2 =0.32; p=0.57) ni su interacción con el sub-hábitat (χ^2 =1.26; p=0.53) afectaron a la emergencia. A nivel de hábitat, la zona arada fue la que mayor emergencia tuvo, mientras que el bosque abierto y el herbazal tuvieron valores similares de emergencia. Por otro lado, en los diferentes sub-hábitats del bosque abierto, la vega fue el sub-hábitat que tuvo la mayor emergencia, seguida de la planicie, y la ladera fue el sub-hábitat con la menor emergencia.

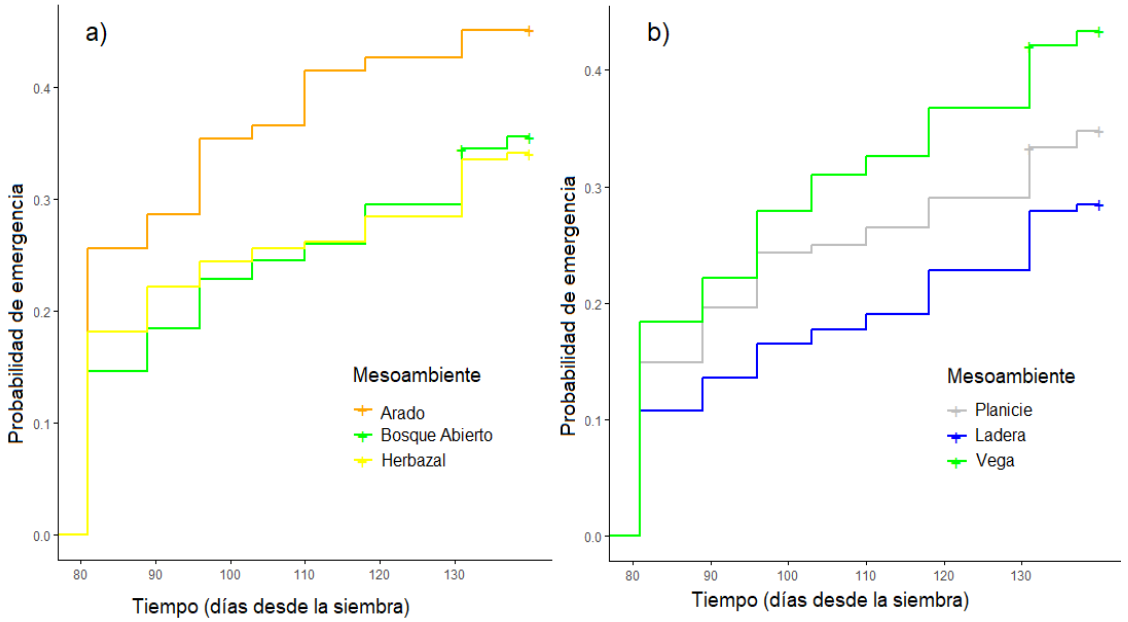

***Figura 6**. Evolución de la emergencia de plántulas de Quercus ilex en los distintos hábitats (a) y sub-hábitats (b) de siembra.*

La supervivencia fue superior al 80% en todos los tratamientos, sin ninguna diferencia significativa ni a nivel de hábitat (χ^2 =0.043; p=0.98), de sub-hábitat (χ^2 =0.52; p=0.77), de micrositio (χ^2 =0.42; p=0.51), ni de la interacción entre sub-hábitat y micrositio (χ^2 =0.23; p=0.89).

Por último, el volumen de tallo al final del verano mostró únicamente diferencias significativas a nivel de hábitat (χ^2 =17.42; p<0.001; Figura 7). El volumen de tallo fue considerablemente superior en el arado frente al bosque, mientras que en herbazal el

volumen del tallo fue intermedio sin diferencias estadísticas con los extremos. Sin embargo, no se encontró ningún efecto significativo a escala de sub-hábitat (χ^2 =0.041; p=0.98), del micrositio (χ^2 =0.13; p=0.72), ni de la interacción de ambos (χ^2 =0.21; p=0.90).

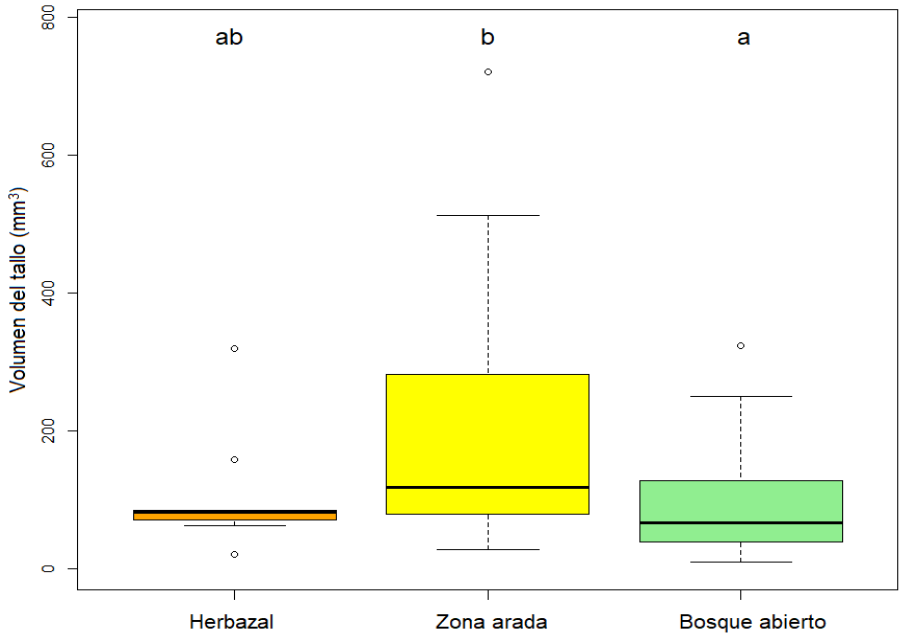

Figura 7. *Boxplot del volumen del tallo en los distintos hábitats. Letras diferentes indican diferencias significativas entre ambientes según el posthoc de comparación múltiple de Tukey (α=0.05).*

b) Estado fisiológico de las plantas a mitad de verano

El Ψ al mediodía no mostró ninguna diferencia significativa a las distintas escalas: hábitats (χ^2=3.37; p=0.185), sub-hábitats (χ^2 =0.99; p=0.61), y tampoco en el micrositio (χ^2=0.22; p=0.643), ni en la interacción de sub-hábitat y micrositio (χ^2=1.01; p=0.602). No obstante, las plantas mostraron altos niveles de estrés hídrico (valores entre -3.5 y -4.7, datos no mostrados).

El Fv/Fm no difirió entre hábitats (χ^2 =4.29; p=0.11), sólo difirió solo a escala de micrositio (χ^2 =24.38; p<0.001) sin efecto del sub-hábitats (χ^2 =0.05; p=0.97), y siendo el efecto consistente en los micrositios en todos los sub-hábitat (sin interacción sub-habitat×micrositio χ^2 =2.47; p=0.29). En los micrositios bajo copa de árbol, los valores de Fv/Fm se mantuvieron alrededor de 0.8 (Figura 8), mientras que los de claro fueron estadísticamente inferiores en un 20% aproximadamente.

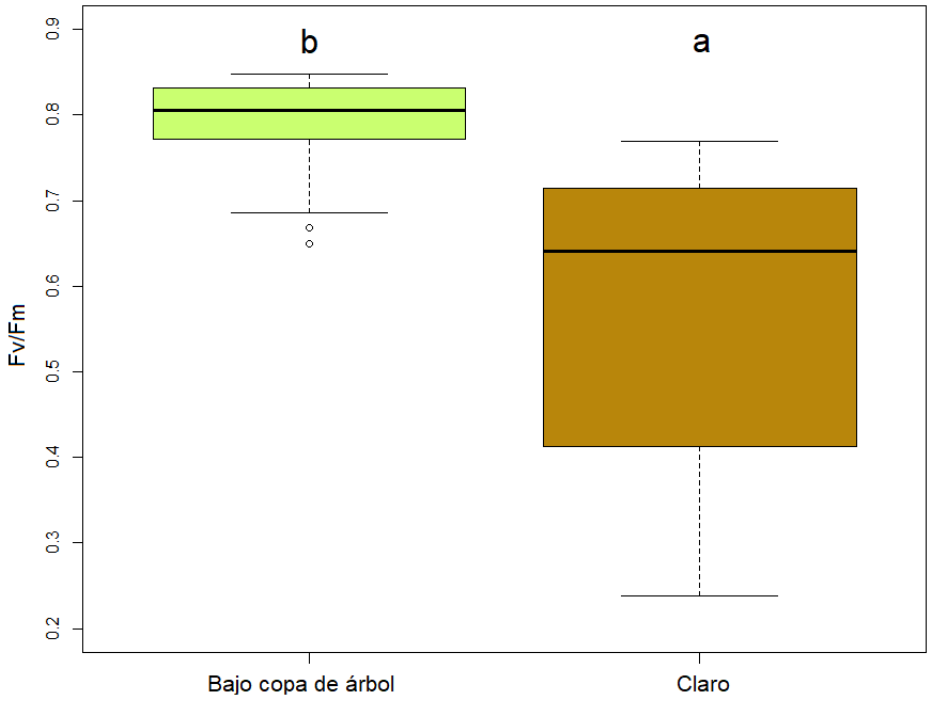

Figura 8. *Boxplot de Fv/Fm en los distintos micrositios. Letras diferentes indican diferencias significativas entre ambientes según el posthoc de comparación múltiple de Tukey (α=0.05).*

La concentración de clorofilas solamente presentó diferencias a escala de hábitat (χ^2 =10.763; p<0.01; Figura 9). No hubo diferencias a escala de sub-hábitat (χ^2=1.739, p=0.42), y tampoco a nivel de micrositio (χ^2 =1.45, p=0.23), ni en su interacción (χ^2 =2.75, p=0.25). La zona arada presentó los máximos valores de concentración de clorofilas, el herbazal presentó los valores intermedios y, por último, el bosque abierto tuvo los valores mínimos de concentración de clorofilas.

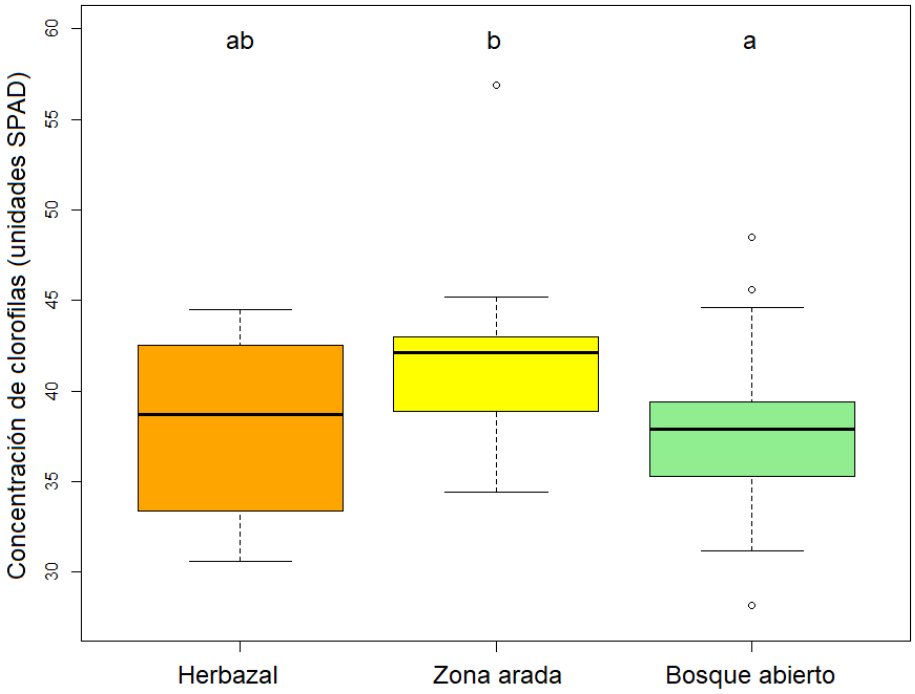

***Figura 9**. Boxplot de la concentración de clorofilas en los distintos hábitats. Letras diferentes indican diferencias significativas entre ambientes según el posthoc de comparación múltiple de Tukey (α=0.05).*

Discusión

Reclutamiento de primer año

La emergencia difirió notablemente tanto a escala de hábitat como de sub-hábitat, siendo esta mayor en la zona arada y dentro del bosque (sub-hábitat) en la vega. No obstante, dentro del bosque, los valores de emergencia de ladera fueron considerablemente inferiores al resto, con una media del 28% frente al 43% de la vega o el 45% del arado. Los valores de emergencia son similares a aquellos encontrados en la bibliografía de emergencia en bellotas enterradas, con valores en torno al 40% (Gómez, 2004), o valores del 32% (Leiva & Fernández-Alés, 2005), que se aproximan más a los del herbazal y el bosque. Estas diferencias de germinación entre hábitats pueden ser explicadas en base a características concretas de cada uno. En primer lugar, la zona arada fue la que menor compactación y pedregosidad presentó de todos los hábitats, de manera que, al no hallarse una barrera física, sería más fácil para la raíz de la bellota penetrar y desarrollar un potente sistema radicular (Gómez-Aparicio et al., 2005). En segundo lugar, el arado fue el hábitat con menor competencia herbácea. Una menor competencia herbácea suele condicionar la

emergencia, ya que reduce los recursos disponibles para la bellota para germinar y para la plántula para emerger (Benayas et al., 2005; Cuesta et al., 2010), en concreto, y más especialmente tendrían mayor disponibilidad hídrica que es clave en la fase de germinación y emergencia (Aschmann, 1984). A nivel de sub-hábitat, la vega fue el que mayor emergencia mostró. Esto es posiblemente debido a que las vegas, debido a su topografía, acumulan más humedad. Además, es probable que las vegas tengan una temperatura más estable al estar menos expuestas, mientras que en ladera y planicie las semillas estarían sometidas a una mayor oscilación térmica, lo que también perjudicaría la germinación. Pese a que no se detectó un efecto del microclima en la emergencia, hay numerosas referencias que indican que las condiciones microclimáticas de la sombra de la copa favorecen la emergencia (Rey Benayas, 1998; Broncano et al., 1998). La contradicción puede explicarse debido a las condiciones climáticas de primavera durante el experimento. Las bellotas de encina son recalcitrantes por lo que condiciones desecantes tienen un efecto muy negativo en la viabilidad de la semilla y en su capacidad de germinar (Villar-Salvador et al., 2014). A pesar de que en marzo no hubo precipitaciones, el mes de abril fue más húmedo que otros años, 107 mm en 2021 frente a 79 mm en 2020 y 2019 (AEMET, 2021). Generalmente, el micrositio bajo copa de árbol, debido a la menor radiación incidente, tiene menor tasa evapotranspirativa y mantiene más la humedad (Broncano et al., 1998). Sin embargo, con una primavera lluviosa las diferencias entre micrositios de humedad edáfica se pueden reducir y/o eliminar. Además, la temperatura óptima para la germinación de las semillas de *Q. ilex* es relativamente alta, de 20ºC (Villar-Salvador et al., 2014). Sin embargo, los meses de primavera del año del experimento fueron frescos con temperaturas medias y máximas inferiores a la temperatura óptima de germinación de *Q. ilex* (AEMET, 2021). Por tanto, si las temperaturas ambientales son bajas, la radiación directa pudo generar un incremento de la temperatura del suelo favoreciendo la germinación en claros y equiparando el efecto facilitador del micrositio bajo sombra.

No obstante, en la supervivencia no se detectaron diferencias significativas ni a nivel de hábitat, ni de sub-hábitat, y tampoco del micrositio. Además, la supervivencia superó el 80% en todos los casos y fue del 100% en la zona arada. Estos resultados son notablemente más altos que los valores de supervivencia que normalmente presentan las bellotas de *Q. ilex* (Rey Benayas, 1998). Las óptimas condiciones climáticas estivales del año del experimento podrían explicar esta mortalidad tan baja. Durante el verano, las

precipitaciones fueron abundantes y regulares, con al menos 13 mm de precipitación todos los meses de verano, e incluso alcanzando valores de 57 mm en los meses de junio y septiembre, valores muy superiores a años anteriores (AEMET, 2021). Además, las temperaturas del verano no fueron excesivamente altas, a excepción de olas de calores puntuales y de corta duración (no superior a 3 días) en los meses de julio y agosto. De hecho, la media de las máximas en julio, el mes más cálido, fue bastante baja con 33.9ºC frente a 36.6ºC en julio de 2020 y 35.7ºC en julio de 2019 (AEMET, 2021).

A pesar de la nula respuesta en supervivencia, el crecimiento sí que respondió a las diferencias entre ambientes, aunque estas diferencias solo se detectaron a escala de hábitat. El mayor crecimiento de las plántulas fue en el arado, seguido por el herbazal y el menor en el bosque. La zona arada fue el hábitat de menor competencia herbácea, mientras que esta fue intermedia en el bosque y máxima en herbazal. Dado que la competencia herbácea es limitante del crecimiento (Cuesta, Villar-Salvador, Puértolas, Jacobs, et al., 2010), estas diferencias podrían justificar el mayor crecimiento en arado y que este fuera mayor al de otros hábitats. Sin embargo, esto no explica los valores de crecimiento en herbazal fueran mayores a los del bosque, puesto que es el hábitat que mayor competencia herbácea presentó. Además, los hábitats difirieron en fertilidad del suelo. Otros autores encuentran efectos beneficiosos en el crecimiento de las plantas de la fertilidad del suelo, especialmente N y el P, que son los recursos limitantes en la mayoría de los ecosistemas (Villar-Salvador et al., 2012; Vitousek et al., 2010). El N es un macroelemento necesario para el crecimiento de las plantas, actuando como estimulador del crecimiento (Lambers et al., 2008). Las concentraciones de N en el suelo a nivel de hábitat fueron máximos en bosque, intermedios en herbazal y mínimos en arado. Además, a escala de sub-hábitat el mayor nivel de N fue máximo en vega. No obstante, las áreas de mayor disponibilidad de N en el suelo no coincidieron necesariamente con las áreas de mayor disponibilidad de P. El P no tiene un efecto tan estimulador el crecimiento, pero su carencia puede limitarlo (Lambers et al., 2008; Landis & Nisley, 1990). La disponibilidad de P solo difirió a escala de subhábitat, con las máximas concentraciones en la planicie, y, al igual que el N, en el micrositio bajo copa de árbol. Por tanto, los patrones de crecimiento no coinciden en absoluto con los de concentraciones de nutrientes en el suelo. La zona arada, que presentó una baja fertilidad, mostró el mayor crecimiento de todos los hábitats. Por el contrario, las zonas de bosque con mayor fertilidad presentaron el menor crecimiento. Esta contradicción se puede

explicar en base a que, durante el primer año los plantas de *Q. ilex* usan sobre todo los recursos almacenados dentro de la bellota (Villar-Salvador et al., 2010). Por ello, sería necesario continuar el estudio durante el segundo año de crecimiento, en el que la bellota ya no proporcione recursos nutricionales. Igualmente, la concentración de clorofilas, que generalmente depende del estado nutricional de las plantas, difirió a nivel de hábitat, siendo mayor en las plantas que crecieron en el arado. Sin embargo, el Fv/Fm no mostró diferencias significativas entre hábitats, siendo en general cercano a valores de 0.8 e indicando ausencia de estrés, ya que la maquinaria fotosintética no redujo su eficiencia. A similares valores de eficiencia una maquinaria fotosintética incrementada (mayor concentración de clorofilas) implicaría una mayor capacidad fotosintética y, por tanto, un mayor crecimiento (Warren & Adams, 2004). La mayor concentración de clorofilas en las plantas de la zona arada explica su mayor crecimiento. Otras variables tampoco justifican el mayor crecimiento en herbazal que en bosque ya que la compactación del herbazal también fue superior al bosque y la fertilidad menor. Quizás una menor pedregosidad u otros factores no estudiados deben estar facilitando el crecimiento en este ambiente.

Por último, en general las condiciones microclimáticas bajo copa de árbol (sombra, acumulación de hojarasca) suelen favorecer el establecimiento y crecimiento de plantas (Haase et al., 1996; Vetaas, 1992), y más concretamente, de *Q. ilex* (Rey Benayas, 1998). En el experimento los micrositios bajo árbol presentaron mayor fertilidad. Sin embargo, este micrositio no incrementó la supervivencia, ni el crecimiento de las plantas de *Q. ilex*. El éxito del reclutamiento y buen crecimiento de las plantas es dependiente, entre otros factores, de los recursos que existan en el suelo como el agua (Mendoza et al., 2009) que se vería reflejado en el potencial hídrico de las plantas. Sin embargo, tampoco se encontraron diferencias en los niveles de potencial hídrico de las plantas a ninguna escala de análisis. Esto es posiblemente debido a las buenas condiciones climáticas dadas durante el verano previamente mencionadas que nuevamente reducirían el posible efecto beneficioso del microclima bajo copa de árbol.

Implicaciones prácticas: la urraca como elemento de potenciación del reclutamiento de primer año en campos agrícolas abandonadas

De acuerdo con la hipótesis, los resultados de este experimento muestran que la zona arada es el hábitat que mejor reclutamiento de primer año presenta: máxima emergencia,

supervivencia del 100% y el mayor crecimiento entre todos los hábitats. A escala de hábitat, la urraca prefiere la zona arada para enterrar las bellotas (Martínez-Baroja et al. 2021). Lo que demuestra el importante papel en la regeneración natural que ejerce la urraca en ambientes periurbanos. Teniendo esto en consideración y de cara a asistir la restauración de campos agrícolas abandonados, una posible solución es abrir líneas de arado en el suelo de los herbazales para potenciar la dispersión mediada por urraca en estos ambientes. Sin embargo, a pesar de que esta medida posiblemente contribuiría al reclutamiento en estas zonas, es necesario tener precaución y repetir este estudio para comprobar si los patrones dispersivos de la urraca son consistentes en otras zonas y si el reclutamiento es mayor en arado con otras condiciones climáticas. Del mismo modo, esta medida podría ayudar a prevenir incendios que retrasarían o alterarían la regeneración de los campos agrícolas abandonados, pues estas líneas de arado podrían tener la función de cortafuegos.

No obstante, a escala de sub-hábitat la vega no presentó las mejores tasas de reclutamiento de primer año. A pesar de haber presentado la mayor emergencia, la vega no mostró mayores valores de supervivencia o crecimiento en comparación a los otros sub-hábitats. Por consiguiente, la hipótesis planteada no se cumple, o al menos sólo lo hace parcialmente, ya que una mayor emergencia en estos ambientes sí que benefician al reclutamiento de primer año de la encina. La alta competencia herbácea puede estar perjudicando el reclutamiento en este ambiente y aunque la emergencia sea mayor y haya un mayor número de individuos, estos siguen compitiendo fuertemente con las herbáceas por los recursos en la vega, aun siendo tan abundantes (Davies, 1987; Cuesta, et al., 2010; Navarro Cerrillo et al., 2005). Por otro lado, a esta escala, la urraca prefiere para enterrar las bellotas en estas zonas de mayor productividad (Martínez-Baroja et al. 2021). En base a esto, una posible solución para favorecer el reclutamiento en la vega mediado por la urraca y que la competencia herbácea no limite el crecimiento, es la eliminación de vegetación competidora, ya sea mediante desbroces, escardas, u otros métodos alternativos (Willoughby et al., 2009; McCarthy & McCarthy, 2005).

Por último, a escala de micrositio, y contrariamente a la última hipótesis, no se encontraron diferencias en el reclutamiento de primer año de *Q. ilex*. A pesar de ello, los valores de Fv/Fm sí que mostraron diferencias entre microambientes, siendo mayores bajo copa de árbol, lo que indica una reducción de estrés en la planta o menores reducciones de su eficiencia en este micrositio. Por lo tanto, en años posteriores en los

que el estrés hídrico sea más acusado, las condiciones bajo copa de árbol podrían ejercer un efecto beneficioso en las plantas (Rey Benayas, 1998). Por otro lado, la urraca no presenta preferencias en enterrar las bellotas bajo copas de árboles o en claros (Martínez-Baroja et al. 2021). La indiferencia de la urraca con respecto a los micrositios puede ser útil debido a la intervariabilidad climática anual que caracteriza los ecosistemas mediterráneos. Unos años puede ser más beneficioso el micrositio bajo copa de árbol si se dan condiciones estivales muy adversas, mientras que otros años podría ser más beneficioso el micrositio de claro. De esta forma la estrategia sin preferencias en la dispersión de la urraca favorecería el reclutamiento independientemente de las condiciones climáticas.

En base a todo, se puede afirmar que la urraca es un elemento de activación de la regeneración natural de *Q. ilex* en campos agrícolas abandonados, pues sus patrones dispersivos se correlacionan positivamente, al menos en gran parte, a los patrones de reclutamiento de primer año de *Q. ilex.* Por tanto, es importante integrar a la urraca como medida de regeneración natural asistida en campos agrícolas abandonados. Una de las posibilidades es potenciar la presencia de urraca en medios agroforestales. Además, teniendo en cuenta que la urraca tiene un rango de dispersión limitado, con una media de 40 m y un máximo de 158 m (Castro et al., 2017), sería conveniente que los campos agrícolas abandonados dispongan de fuentes de propágulos, ya sea mediante implantación de bosquetes, o plantaciones de *Q. ilex* con muy bajas densidades de plantación que aseguren fuentes de propágulos en los rangos de actuación de la urraca para que las estas puedan dispersar las bellotas en toda la extensión del campo agrícola abandonado.

Para finalizar, es altamente recomendable continuar el estudio y seguir realizando seguimientos de las plantas, con el fin de verificar que el patrón del primer año se mantiene en los años posteriores con condiciones climáticas más adversas, en los que el crecimiento no sea tan dependiente de la bellota y sí lo sea de los nutrientes disponibles en el suelo.

Conclusiones

El hábitat arado mostró el mayor reclutamiento de primer año, con mayor supervivencia, emergencia, crecimiento y concentración de clorofilas. Esta respuesta tan favorable puede deberse a la baja compactación del suelo y a la baja competencia herbácea que hay en esta zona. A escala de subhábitat dentro de bosque abierto, la vega tuvo mayores valores

de emergencia, pero no hubo diferencias en cuanto al crecimiento ni a la supervivencia. Esto sugiere que, a pesar de tener la mayor fertilidad, la alta competencia herbácea limitó el crecimiento. No hubo diferencias en el reclutamiento de primer año en los micrositios bajo copa de árbol y claro, debido probablemente a las óptimas condiciones climáticas del año de estudio. Sin embargo, los mayores valores de Fv/Fm bajo copa de árbol sugieren que este micrositio sería más beneficioso para el reclutamiento en años con primaveras cálidas y veranos más estresantes para las plantas. Los patrones dispersivos de la urraca coincidieron con los patrones de reclutamiento de primer año a escala de hábitat, parcialmente a escala de subhábitat y también lo hicieron a escala de micrositio. Lo que demuestra el papel de la urraca en la regeneración de la encina, y que es necesario integrar a la urraca como elemento de potenciación de la regeneración natural asistida de campos agrícolas abandonados.

Agradecimientos

A mi tutora, Dra. Mª Mercedes Uscola Fernández, por su apoyo, implicación y la confianza que ha depositado en mí.

A todas las personas que han colaborado en este estudio: Pedro Villar Salvador, Loreto Martínez Baroja, Fernando Soneira Martínez, Lorenzo Pérez Camacho, Ana Belén Garrido Domínguez, Alba Cuadrado Sotillos, Marta Galve Valencia, y, especialmente, a Sergio Mejía Fraile y Olivia Lorente Casalini, por su gran ayuda y ser grandes compañeros de trabajo.

Agradezco al proyecto “Evaluación de funciones y servicios ecosistémicos de la avifauna en sistemas agroforestales (PID2019-106806GB-I00)” del Ministerio de Ciencia e Innovación, 2020-2023, por la financiación del equipamiento y análisis de laboratorio realizados para el estudio.

Por último, agradezco al Departamento de Ciencias de la Vida de la Universidad de Alcalá por el acceso a las instalaciones, así como el uso de equipos para la realización del estudio.

Bibliografía

Acaso Deltell, E., Loeches Garrido, M., Moya Palomares, M. E., Ruíz Zapata, B., & Calonge García, A. (2007). Geología y geomorfología del campus. Cuadernos Del Campus, Naturaleza (4), 23.

Agencia Estatal de Meteorología de España - AEMET. (2021). Datos climáticos de la estación de Alcalá de Henares.

Aschmann, H. (1984). A restrictive definition of Mediterranean climates. Bulletin de La Societe Botanique de France. Actualites Botaniques, 131(2–4), 21–30. https://doi.org/10.1080/01811789.1984.10826643

Barrowclough, G. F., Cracraft, J., Klicka, J., & Zink, R. M. (2016). How many kinds of birds are there and why does it matter? PLoS ONE, 11(11), 1–15. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0166307

Broncano, M. J., Riba, M., & Retana, J. (1998). Seed germination and seedling performance of two Mediterranean tree species, holm oak (*Quercus ilex* L.) and Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.): a multifactor experimental approach. Plant Ecology, 138, 17–26. https://doi.org/10.3923/pjbs.2001.181.183

Bullock, J. M., Moy, I. ., Pywell, R. F. ., Coulson, S. J., Nolan, A. M., & Caswell, H. (2002). Plant dispersal and colonization processes at local and landscape scales. In: Bullock, J.M., Kenward, R.E., Hails, R.S. (Eds) Dispersal ecology: The 42nd Symposium of the British Ecological Society held at the University of Reading, UK on 2-5 April 2001. BlackWell Publishing. 279–302

Castillo, C. P., Aliaga, E. C., Lavalle, C., & Llario, J. C. M. (2020). An assessment and spatial modelling of agricultural land abandonment in Spain (2015-2030). Sustainability (Switzerland), 12(2),560. https://doi.org/10.3390/su12020560

Castro, J., Molina-Morales, M., Leverkus, A. B., Martínez-Baroja, L., Pérez-Camacho, L., Villar-Salvador, P., Rebollo, S., & Rey-Benayas, J. M. (2017). Effective nut dispersal by magpies (*Pica pica* L.) in a Mediterranean agroecosystem. Oecologia, 184(1), 183–192. https://doi.org/10.1007/s00442-017-3848-x

Castro, J., Zamora, R., Hódar, J. A., Gómez, J. M., & Gómez-Aparicio, L. (2004). Benefits of using shrubs as nurse plants for reforestation in Mediterranean mountains: A 4-year study. Restoration Ecology, 12(3), 352–358. https://doi.org/10.1111/j.1061-2971.2004.0316.x

Chazdon, R. L. (2008). Beyond Deforestation : Restoring Degraded Lands. Communities, 320, 1458–1460. http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/18556551

Chazdon, R. L., Lindenmayer, D., Guariguata, M. R., Crouzeilles, R., Rey Benayas, J. M., & Lazos Chavero, E. (2020). Fostering natural forest regeneration on former agricultural land through economic and policy interventions. Environmental Research Letters, 15(4),099501. https://doi.org/10.1088/1748-9326/ab79e6

Clarke, M. F., & Kramer, D. L. (1994). Scatter-hoarding by a larder-hoarding rodent: intraspecific variation in the hoarding behaviour of the Eastern chipmunk. Tamias Striatus. Animal Behaviour, 48, 299–308.

Cuesta, B., Villar-Salvador, P., Puértolas, J., Jacobs, D. F., & Benayas, J. M. R. (2010). Why do large, nitrogen rich seedlings better resist stressful transplanting conditions? A physiological analysis in two functionally contrasting Mediterranean forest species. Forest Ecology and Management, 260(1), 71–78.

Cuesta, B., Villar-Salvador, P., Puértolas, J., Rey Benayas, J. M., & Michalet, R. (2010). Facilitation of *Quercus ilex* in Mediterranean shrubland is explained by both direct and indirect interactions mediated by herbs. Journal of Ecology, 98(3), 687–696. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01655.x

Davies, R. J. (1987). Trees and Weeds: Forestry Commission Handbook 2. HMSO, London.

Díaz, G., & Bartolomé, C. (2007). Flora y vegetación espontánea del Campus Externo de la Universidad de Alcalá. Cuadernos Del Campus: Naturaleza y Medio Ambiente, 1, 1–14.

Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). (2009). The State of Insecurity in the World: Economic crises—Impacts and Lessons Learned. In The State of Insecurity in the World: Economic crises—Impacts and Lessons Learned. https://doi.org/10.1007/BF00428044

García, D., Zamora, R., & Amico, G. C. (2010). Birds as suppliers of seed dispersal in temperate ecosystems: Conservation guidelines from real-world landscapes. Conservation Biology, 24(4), 1070–1079. https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01440.x

García, J. (2012). La graja en España. Población reproductora en 2011 y método de censo. SEO/BirdLife.

Gómez-Aparicio, L., Valladares, F., Zamora, R., & Quero, J. L. (2005). Response of tree seedlings to the abiotic heterogeneity generated by nurse shrubs: An experimental approach at different scales. Ecography, 28(6), 757–768. https://doi.org/10.1111/j.2005.0906-7590.04337.x

Gómez, J. M. (2004). Importance of microhabitat and acorn burial on *Quercus ilex* early recruitment: non-additive effects on multiple demographic processes. Plant Ecology, 172, 287–297.

Gómez, J. M., Schupp, E. W., & Jordano, P. (2019). Synzoochory: the ecological and evolutionary relevance of a dual interaction. Biological Reviews, 94(3), 874–902. https://doi.org/10.1111/brv.12481

Haase, P., Pugnaire, F. I., Clark, S. C., & Incoll, L. D. (1996). Spatial patterns in a two-tiered semi-arid shrubland in southeastern Spain. Journal of Vegetation Science, 7(4), 527–534.

Keenleyside, C., & Tucker, G. (2010). Farmland abandonment in the EU: an assessment of abandonment in the EU: an assessment of trends and prospects a report for WWF Netherlands Clunie Keenleyside and Graham Tucker with contributed data from Tiffany Key abandonment in the EU: an assessment of September 2014. www.ieep.eu

Lambers, H., Chapin, F. S., & Pons, T. L. (2008). Ecosystem and Global Processes: Ecophysiological Controls. In: Lambers H., Oliveira R.S. (Eds) Plant Physiological Ecology Springer. (pp. 555–571).

Landis, T. D., & Nisley, R. G. (1990). The container tree nursery manual: seedling nutrition and irrigation (Issue 674). US Department of Agriculture, Forest Service.

Leghari, S. J., Wahocho, N. A., Laghari, G. M., HafeezLaghari, A., MustafaBhabhan, G., HussainTalpur, K., Bhutto, T. A., Wahocho, S. A., & Lashari, A. A. (2016). Role of nitrogen for plant growth and development: A review. Advances in Environmental Biology, 10(9), 209–219.

Leiva, M. J., & Fernández-Alés, R. (2005). Holm-oak (*Quercus ilex* subsp. *ballota*) acorns infestation by insects in Mediterranean dehesas and shrublands: Its effect on acorn germination and seedling emergence. Forest Ecology and Management, 212(1), 221–229. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.03.036

Lundberg, J., & Moberg, F. (2003). Mobile link organisms and ecosystem functioning: Implications for ecosystem resilience and management. Ecosystems, 6(1), 87–98. https://doi.org/10.1007/s10021-002-0150-4

Martínez-Baroja, L., Pérez-Camacho, L., Villar-Salvador, P., Rebollo, S., Leverkus, A. B., Pesendorfer, M., Molina-Morales, M., Castro, J., & Rey Benayas, J. M. (2021). Caching territoriality and site preferences by a scatter-hoarder drive the spatial pattern of seed dispersal and affect seedling emergence. Journal of Ecology, 109(6), 2342–2353.

Martínez-Baroja, Loreto, Pérez-Camacho, L., Villar-Salvador, P., Rebollo, S., Quiles, P., Gómez-Sánchez, D., Molina-Morales, M., Leverkus, A. B., Castro, J., & Rey-Benayas, J. M. (2019). Massive and effective acorn dispersal into agroforestry systems by an overlooked vector, the Eurasian magpie (*Pica pica*). Ecosphere, 10(12). https://doi.org/10.1002/ecs2.2989

Maxwell, K., & Johnson, G. N. (2000). Chlorophyll fluorescence—a practical guide. Journal of Experimental Botany, 51(345), 659–668.

McCarthy, N., & McCarthy, C. (2005). Herbicides and forest vegetation management: A review of possible alternatives. Irish Forestry, 62, 44-57. https://journal.societyofirishforesters.ie/index.php/forestry/article/view/9968

Meli, P., Holl, K. D., Benayas, J. M. R., Jones, H. P., Jones, P. C., Montoya, D., & Mateos, D. M. (2017). A global review of past land use, climate, and active vs. passive restoration effects on forest recovery. PLoS ONE, 12(2), 1–17. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0171368

Mendoza, I., Zamora, R., & Castro, J. (2009). A seeding experiment for testing tree-community recruitment under variable environments: Implications for forest regeneration and conservation in Mediterranean habitats. Biological Conservation, 142(7), 1491–1499.

Minolta Co., L. (1989). Chlorophyll meter SPAD-502. Instruction manual. Radiometric Instruments Operations, Osaka, Japan.

Moravec, J., & Zemeckis, R. (2007). Cross compliance and land abandonment. A research paper of the Cross-Compliance Network. Report for Institute For European Environmental Policy.

Navarro Cerrillo, R. M., Fragueiro, B., Ceaceros, C., Del Campo, A., & De Prado, R. (2005). Establishment of *Quercus ilex* L. subsp. *ballota* [Desf.] Samp. using different weed control strategies in southern Spain. Ecological Engineering, 25(4), 332–342. https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2005.06.002

Newton, I. (2003). The speciation and biogeography of birds. Academic Press. London, United Kingdom

Nicolás Peragón, J. L., Domínguez Lerena, S., Herrero Sierra, N., & Villar Salvador, P. (1997). Plantación y siembra de *Quercus ilex*: efectos de la preparación del terreno y de la utilización de protectores en la supervivencia de plantas. Actas Del II Congreso Forestal Español, 449–454.

Peñuelas-Rubira, J. L., Ocaña-Bueno, L., Domínguez-Lerena, S., Renilla-Estrada, I., Peñuelas, J. L., Ocaña, L., Domínguez Lerena, S., & Renilla, I. (1996). Experiencias sobre el control de la competencia herbácea en repoblaciones de terrenos agrícolas abandonados. Montes, 45, 30–36.

Pointereau, P., Coulon, F., Girard, P., Lambotte, M., Stuczynski, T., Ortega, V., & Rio, A. Del. (2008). Analysis of the driving forces behind farmland abandonment and the extent and location of agricultural areas that are actually abandoned or are in risk to be abandoned. European Commission, JRC scientific and technical reports. http://publications.jrc.ec.europa.eu/repository/handle/JRC46185

Rebollo, S., Rey, J. M., Villar, P., Pérez, L., Castro, J., Molina, M., Leverkus, A. B., Baz, A., Martínez, L., Quiles, P., Gómez, D., Fernández, J. M., Meltzer, J., Monteagudo, N., Ballesteros, L., Cayuela, L., Heras, D. de las, García, G., & Martínez, S. (2019). Servicios de la avifauna (high mobile link species) en mosaicos agroforestales: regeneración forestal y regulación de plagas. Revista Ecosistemas, 28(2), 15–25. https://www.revistaecosistemas.net/index.php/ecosistemas/article/view/1736

Renwick, A., Jansson, T., Verburg, P. H., Revoredo-Giha, C., Britz, W., Gocht, A., & McCracken, D. (2013). Policy reform and agricultural land abandonment in the EU. Land Use Policy, 30(1), 446–457. https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2012.04.005

Rey-Benayas, J. M., Navarro, J., Espigares, T., Nicolau, J. M., & Zavala, M. A. (2005). Effects of artificial shading and weed mowing in reforestation of Mediterranean abandoned cropland with contrasting *Quercus* species. Forest Ecology and Management, 212(1–3), 302–314.

Rey Benayas, J. M. (1998). Growth and survival in *Quercus ilex* L. seedlings after irrigation and artificial shading on Mediterranean set-aside agricultural land. Annales Des Sciences Forestieres, 55(7), 801–807. https://doi.org/10.1051/forest:19980704

Rey Benayas, J. M. (2005). Restoring forests after land abandonment. In: Mansourian, S., Vallauri, D., Dudley, N. (Eds) Forest Restoration in Landscapes: Beyond Planting Trees, 356–360. https://doi.org/10.1007/0-387-29112-1_51

Rosengren, L., Programme, U.-R., & Seeberg-Elverfeldt, C. (2009). Agricultural Expansion. UN REDD Report. https://www.uncclearn.org/sites/default/files/inventory/fao57.pdf

RStudio Team. (2020). RStudio: Integrated Development for R. (1.3.1093). RStudio, PBC. http://www.rstudio.com/

Ruiz, C. J. C., Ma, R., Cerrillo, N., & Díaz, L. (2008). La pedregosidad como condicionante de la supervivencia de *Quercus ilex* L. subsp. *ballota* (Desf.) Samp. en suelos aluviales. Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales, 25, 105–110.

Therneau, T. (2021). A Package for Survival Analysis in R (R package version 3.2-13).

Vander Wall, S. B. (2001). The evolutionary ecology of nut dispersal. Botanical Review, 67(1), 74–117. https://doi.org/10.1007/BF02857850

Vázquez, X. (1997). El Arrendajo. In: Purroy, F.J. (Eds) Atlas de las aves de España. Seo/BirdLife – Lynx Ediciones. España. 474–475

Verdú, M., & García-Fayos, P. (1996). Nucleation processes in a Mediterranean bird-dispersed plant. Functional Ecology, 10(2), 275–280.

Vetaas, O. R. (1992). Micro-site effects of trees and shrubs in dry savannas. Journal of Vegetation Science, 3(3), 337–344.

Villar-Salvador, P., Heredia, N., & Millard, P. (2010). Remobilization of acorn nitrogen for seedling growth in holm oak (*Quercus ilex*), cultivated with contrasting nutrient availability. Tree Physiology, 30(2), 257–263.

Villar-Salvador, P., Nicolás Peragón, J. L., Heredia Guerrero, N., & Uscola Fernández, M. (2014). *Quercus ilex* L. In: Pemán García, J., Navarro Cerrillo, R.M., Nicolás Peragón, J.L., Prada Sáez, M.A., Serrada Hierro, R. (Eds) Producción y Manejo de Semillas y Plantas Forestales. Vol 2, España, 226–249.

Villar-Salvador, P., Puértolas, J., Cuesta, B., Peñuelas, J. L., Uscola, M., Heredia-Guerrero, N., & Rey Benayas, J. M. (2012). Increase in size and nitrogen concentration enhances seedling survival in Mediterranean plantations. Insights from an ecophysiological conceptual model of plant survival. New Forests, 43(5–6), 755–770. https://doi.org/10.1007/s11056-012-9328-6

Vitousek, P. M., Porder, S., Houlton, B. Z., & Chadwick, O. A. (2010). Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen–phosphorus interactions. Ecological Applications, 20(1), 5–15.

Warren, C. R., & Adams, M. A. (2004). Evergreen trees do not maximize instantaneous photosynthesis. Trends in Plant Science, 9(6), 270–274.

Willoughby, I., Balandier, P., Bentsen, N. S., Mac Carthy, N., & Claridge, J. (2009). Forest vegetation management in Europe: current practice and future requirements. European co-operation in science and technology (COST) Office.

Material suplementario

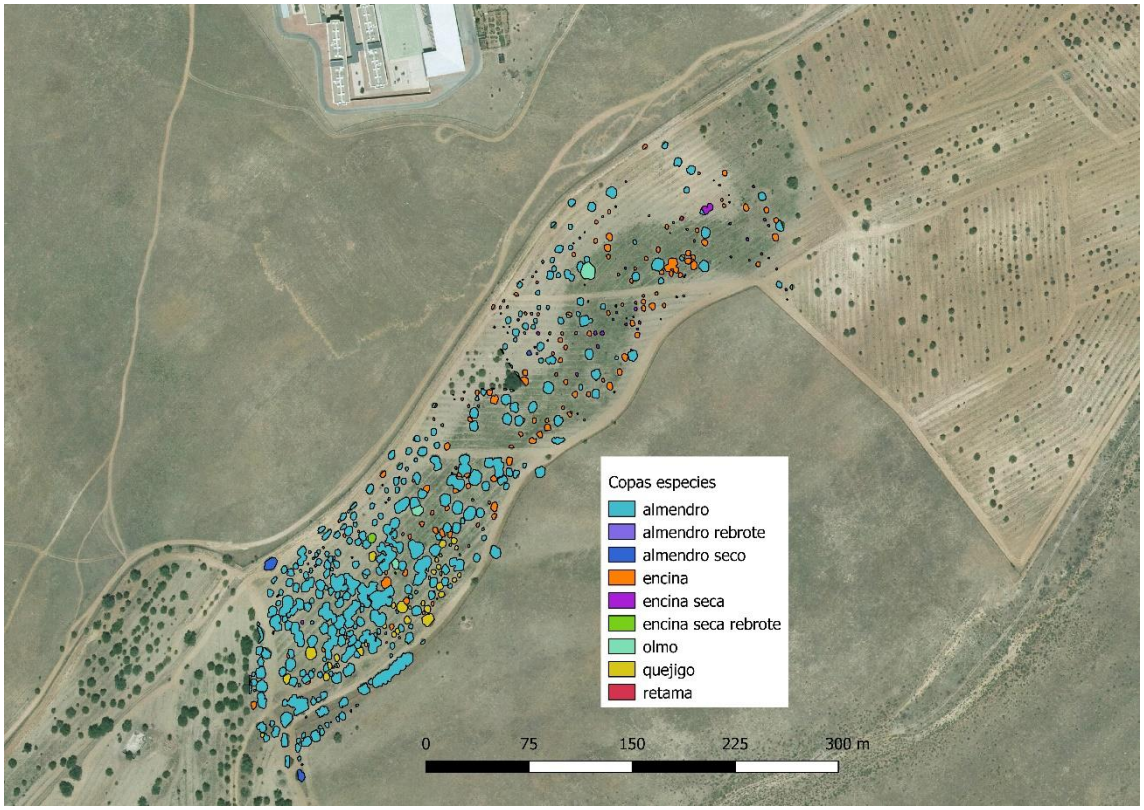

Figura SI: *Mapa de la distribución de las copas de especies leñosas en la finca del Carmen. Fuente: Loreto Martínez-Baroja.*