



# Revisión de la biología reproductiva de *Pistacia lentiscus* (Anacardiaceae): una especie clave Mediterránea en el Antropoceno

C. Parejo-Farnés<sup>1,2,\*</sup>, A. Aparicio<sup>1</sup>, R. G. Albaladejo<sup>1</sup>

(1) Dpt. Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Sevilla, c/ Prof. García González nº 2, 41012 Sevilla, España.

(2) Basque Centre for Climate Change-BC3, edificio sede 1, 1º planta 1 | parque científico upv/ehu b/sarriena s/n, 48940 Leioa, España.

\* Autor de correspondencia: C. Parejo Farnés [[claraparejo@gmail.com](mailto:claraparejo@gmail.com)]

> Recibido el 14 de mayo de 2020 - Aceptado el 22 de octubre de 2020

**Parejo-Farnés, C., Aparicio, A., Albaladejo, R.G. 2020. Revisión de la Ecología reproductiva de la especie clave Mediterránea *Pistacia lentiscus* en el Antropoceno. *Ecosistemas* 29(3):1992. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1992>**

El lentisco (*Pistacia lentiscus* L., Anacardiaceae) es uno de los arbustos más abundantes y característicos de la cuenca Mediterránea. Sus frutos, tipo drupa, son el principal reclamo y fuente alimenticia de los frugívoros invernantes de esta región estableciendo una interacción muy importante planta-animal, pero el cambio del uso del suelo y la poca cobertura natural que queda en la región pueden poner en peligro esta interacción planta animal y el futuro de las poblaciones de lentiscos. Aunque existen numerosos estudios sobre la biología reproductiva de esta planta es necesario enmarcar estos conocimientos en un contexto de fragmentación del hábitat. La presión antropogénica extrema puede llegar a aislar físicamente los fragmentos y restringir los microhábitats seguros dentro de los bosques. Al aumentar el aislamiento, no solo la nube de polen disponible para las plantas femeninas es menos diversa, sino que además la abundancia de dispersores presentes es menor, modificando el destino final de las semillas. A nivel genético, es frecuente la existencia de cuellos de botella en las poblaciones de adultos, pero no se ve el efecto tan marcado de estructuración genética como en otras especies de matorral Mediterráneo. Este trabajo revisa el conocimiento existente sobre la biología reproductiva del lentisco en el contexto actual de cambio global y antropización del paisaje, con el fin de predecir posibles escenarios futuros y asegurar la viabilidad de esta especie.

**Palabras clave:** dispersión; efectos parentales; fragmentación; paisaje antropizado; nube polínica

**Parejo-Farnés, C., Aparicio, A., Albaladejo, R.G. 2020. Review of the reproductive ecology of the Mediterranean key species *Pistacia lentiscus* in the Anthropocene. *Ecosistemas* 29(3):1992. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1992>**

The mastic tree (*Pistacia lentiscus* L., Anacardiaceae) is one of the most abundant and characteristic shrubs in the Mediterranean basin. Its fruits, drupe type, are the main claim and food source of the wintering frugivores of this region establishing a very important plant-animal interaction, but the past and current change in land use and the little natural cover that remains in the region may endanger this interaction between animals and plant and the future of mastic tree populations. Although there are numerous studies on the reproductive biology of this plant it is necessary to frame this knowledge in a context of habitat fragmentation. Extreme anthropogenic pressure can physically isolate the fragments and restrict safe microhabitats within forests for seeds to grow. By increasing the isolation, not only is the pollen cloud available to female plants less diverse, but also the abundance of dispersers is lower modifying the final destination of the seeds. Population bottlenecks are frequent in the populations of adult plants, but the effect of genetic structuring is not as evident as in other Mediterranean shrub species. This paper reviews existing knowledge on reproductive biology of *P. lentiscus* in the current context of global change and human impact on the landscape, in order to predict possible future scenarios and ensure the viability of this species.

**Key word:** dispersion; parental effects; fragmentation; anthropized land; pollen cloud

## Introducción

La deforestación, la fragmentación y la defaunación modifican las interacciones planta-animal que conllevan implicaciones directas para la conservación y regeneración de los bosques (Da Silva y Tabarelli 2000; Galetti et al. 2006; Cordeiro et al. 2009). Por ejemplo, se estima que entre los años 2000 y 2015 ha habido una pérdida de superficie forestal de un 3% a nivel mundial (Keenan et al. 2015). Esta cifra es una estima global y varía según la renta per cápita de los países; el tipo de ecosistema y la región geográfica. En términos generales se considera que los efectos de la fragmentación se hacen patentes cuando la superficie de cubierta natural que queda está en torno 20-30% de hábitat en el paisaje (Fahrig

1998, 2003; Flather y Bevers 2002). La fragmentación suele ir acompañada de una defaunación ya sea por la caza o por la disminución de zonas de alimentación o de cobijo para los animales. Por ejemplo, en los vertebrados terrestres, 322 especies se han extinguido desde 1500, y las poblaciones de las especies restantes muestran una disminución promedio de la abundancia del 25% (Dirzo et al. 2014), y una pérdida de biodiversidad de entre el 13 y el 75%, además se deterioran las funciones clave del ecosistema al disminuir la biomasa y alterar los ciclos de nutrientes (Haddad et al. 2015). Este impacto humano sobre la pérdida de hábitat y la defaunación es tan fuerte y generalizado en todo el planeta que han marcado una nueva era terrestre denominada Antropoceno (Chapin et al. 2000; Duffy 2003; Dirzo et al. 2014).

Hay regiones más castigadas que otras como es el caso de la cuenca del Mediterráneo. Esta zona ha sido muy manejada por el hombre a lo largo de la historia y aunque gran parte de la deforestación ocurrió en períodos pretéritos como la ocupación romana o la Edad Media (Valbuena-Carabaña et al. 2010), la destrucción del hábitat ha sido especialmente intensa también durante los últimos 50 años (González-Varo et al. 2015) provocando una defaunación, aislamiento de las poblaciones y fragmentación. Además, a estos cambios se le añaden el impacto del cambio climático durante el Holoceno, y los cambios ambientales y ecológicos como los incendios (Gil-Romera et al. 2010) que han ido perfilando los ecosistemas en Europa.

Se calcula que el 78% de las plantas de la zona templada dependen de polinizadores (Ollerton et al. 2011) y alrededor del 56% de las especies de plantas de matorral Mediterráneo dependen de frugívoros para su dispersión (Howe y Smallwood 1982; Jordano 2000). Para las plantas, el polen y las semillas representan los vectores de conectividad reproductiva, demográfica y genética, determinando la distribución de la diversidad genética dentro y entre las poblaciones (Jordano 2017). Entre los efectos más destacados que provoca la fragmentación se encuentran las consecuencias en la genética poblacional: típicamente disminución de la variabilidad genética, aumento de la divergencia entre poblaciones debido al incremento de la deriva génica y la endogamia, y la reducción del flujo génico entre las poblaciones remanentes (Young et al. 1996; Kremer et al. 2012). Muchos bosques que están siendo reducidos en tamaño y conectividad por la actividad humana están mostrando un claro empobrecimiento en la riqueza genética de muchas de sus especies (Aguilar y Galetto 2004; Robledo-Arnuncio et al. 2014; González et al. 2020). Además, esta reducción del hábitat no solo afecta a la diversidad (de especies y de genes) sino que afecta a procesos tales como las interacciones planta-animal (Aguilar et al. 2006; Dirzo et al. 2014). La resistencia de las especies al proceso de fragmentación, así como el grado de dependencia de las especies en estas interacciones planta-animal determinará la viabilidad futura de sus poblaciones.

*Pistacia lentiscus* L. (Anacardiaceae) es uno de los arbustos más característicos del matorral Mediterráneo. Es especialmente importante en el sur de la Península Ibérica donde muchos fragmentos remanentes del paisaje, eminentemente agrícola, consisten principalmente en plantas de *P. lentiscus* que proporcionan alimento a muchas aves. La biología reproductiva de esta planta es bien conocida (Jordano 1988, 1989; Verdú y García-Fayos 1998a, 1998b, 2000; Albaladejo et al. 2009, 2012); su polen es dispersado por el viento (anemofilia) y sus frutos son dispersados por aves (zoocoria) (Herrera 1984; Parejo-Farnés et al. 2018) y mamíferos en algunas circunstancias. Esta especie puede considerarse un relicto ya que los fósiles del Terciario son muy similares a los especímenes actuales de *P. lentiscus* (Pons 1981; Palamarev 1989; Verdú y García-Fayos 1998a). Del registro palinológico se sabe que esta especie tuvo una mayor abundancia en el sur de la Península Ibérica entre 6500-5000 años BP, y en torno a unos 4000 años BP (Carrión 2002) coincidiendo con los cambios de temperatura durante el Holoceno. A pesar de estos cambios, los estudios filogeográficos muestran que el mar Mediterráneo parece no haber actuado como barrera geográfica para esta especie, ya que las poblaciones de al norte y al sur de la Cuenca Mediterránea presentan una baja distancia genética (Martínez-López et al. 2020).

La floración es muy sincrónica dentro de una población, y tiene una amplia superposición en los tiempos de floración de los dos sexos (Martínez-Pallé y Aronne 2000; Nora et al., datos no publicados). El polen puede ser transportado a largas distancias por el viento, así se ha estimado una distancia promedio entre 200 y 400 m (Albaladejo et al. 2012), y sus frutos son la primera opción de alimento para que las aves frugívoras. El alto contenido lipídico, un 58.8 %, que tienen los frutos crea una fuerte dependencia de los frugívoros de pequeño y mediano tamaño con estos frutos (Herrera 1987), entre los frugívoros de pequeño tamaño encontramos curruas (*Sylvia atricapilla* y *S. melanocephala*) y petirrojos (*Erithacus*

*rubecula*) y de mediano tamaño los turridos (*Turdus merula* y *T. philomelos*). Estas características, la polinización anemófila y la fuerte interacción planta-animal, junto con el hecho de que es una planta de larga vida y dioica, donde la fertilización cruzada obligada favorece una mayor diversidad genética (Aparicio et al. 2012), hacen *a priori* que esta especie pueda ser menos vulnerable a los efectos de la fragmentación del hábitat (Albaladejo et al. 2012). En este trabajo nos centramos en los efectos de la fragmentación sobre una especie ampliamente estudiada, sobre la que se han hecho muchos estudios y una revisión exhaustiva (Verdú y García-Fayos 2002), centrándonos en el escenario actual de pérdida de hábitat, fragmentación y defaunación y cuáles son los efectos sobre cada estadio de la vida de *P. lentiscus*.

## Vecería y sex-ratio

Un aspecto fundamental en el flujo de genes del lentisco es el carácter vecero de la especie, hay variación temporal en la producción de semillas, que al afectar a la dinámica de la población y a la diversidad genética durante la regeneración (Robledo-Arnuncio et al. 2014), puede tener importantes repercusiones para el mantenimiento de las poblaciones de las plantas. La vecería es la alternancia en la producción de frutos, afecta a la producción de frutos de un año a otro siendo los años veceros inusualmente elevados con respecto a la producción de frutos, seguidos de años no veceros donde disminuye drásticamente la producción, esta es una característica que se encuentra en muchas especies mediterráneas como en *Pinus* o *Quercus* (Moreira et al. 2016; Espelta et al. 2008). La vecería tiene un patrón regional, la alta producción (año vecero) y baja producción (no vecero) de frutos se observa a la vez en los lentiscos de bosques distanciados entre sí más de 200 km (Parejo-Farnés et al. 2017). Esta variación en la disponibilidad de recursos afecta a la alimentación de los frugívoros en la época de otoño e invierno (Parejo-Farnés et al. 2020), estos dependerán de la presencia de frutos para instalarse o no en determinados bosques durante su migración, por lo que la vecería afecta a la interacción planta-animal. Los dispersores legítimos son especialistas en el momento de la fructificación de *P. lentiscus*, ya que se alimentan principalmente de sus frutos ricos en lípidos (Jordano 1989). Además, la conectividad física de los bosques también afecta al número de aves, y esta existencia de patrones de variación temporal de frugívoros puede tener importantes repercusiones para las poblaciones de las plantas.

Este fenómeno de alternancia de producción de frutos se ve reflejado en la variación temporal de la herencia materna de las semillas ( $N_{em}$ ), las contribuciones de las plantas madre a la lluvia de semillas son más variables entre años que las contribuciones de las plantas paternas (Parejo-Farnés et al. 2017), un patrón que se ha detectado en otras especies (p.e. Iwazumi et al. 2013). Las plantas hembra invierten muchos recursos en la producción de frutos en un año vecero y en el siguiente destinan más recursos al crecimiento vegetativo, en cambio, la producción de polen es menos costosa por lo que los machos pueden no variar la producción de un año a otro siendo la nube polínica más homogénea en el tiempo. Este fenómeno a largo plazo puede promover cambios en la diversidad genética entre los adultos y las semillas, dependiendo del año de generación de los propágulos, su diversidad genética variará en función de las hembras más productoras de cada año.

La razón de sexos (*sex ratio*) de las poblaciones es muy variable como consecuencia de la perturbación del hábitat, lo que es bien conocido en especies dioicas en la cuenca mediterránea. Según la teoría de Fisher (Trivers y Willard 1973) la selección natural llevaría a un equilibrio entre hembras y machos (1:1), pero esto raramente se cumple en ambientes perturbados, de hecho, en las zonas más perturbadas la *sex ratio* de *P. lentiscus* suele estar muy sesgada existiendo de forma general en las poblaciones perturbadas una mayor proporción de hembras que en las no perturbadas (Verdú y García-Fayos 1998b; Barradas y Correia 1999). Este fenómeno se puede achacar a la acción del hombre que se-

lecciona a las hembras frente a los machos por el beneficio obtenido como los aceites esenciales, como reclamo para atraer a los pájaros con fines cinegéticos o por el menor porte de éstas (Verdú y García-Fayos 1998b). En este caso la antropización del paisaje está modificando la población, la acción del hombre sobre las poblaciones está desviando el equilibrio 1:1 pudiendo provocar un empobrecimiento genético por la disminución de diversidad en la nube polínica.

### Polinización en ambientes fragmentados

En la dispersión del polen por viento (anemofilia) hay un componente importante de aleatoriedad sobre el proceso de fertilización (Mulcahy 1979) ya que es una dispersión no dirigida y dependerá de la cercanía a la flor femenina. Aparentemente la limitación del polen (cuando el polen disponible en la población es insuficiente para llegar a todas las flores femeninas) desaparece cuando hay una densidad superior a 100 individuos de lentisco por hectárea (Verdú y García-Fayos 1998a), por lo tanto, la polinización es dependiente de la densidad de la nube de polen (Jordano 1989) y de factores abióticos como la lluvia y el viento (Albaladejo et al. 2012). La configuración del paisaje resultante como consecuencia de la fragmentación, también influye en la cantidad y el patrón espacial de dispersión efectiva de polen y semillas (Young et al. 1996; Cordeiro y Howe 2003; Aguilar et al. 2008), ya que la distribución de los individuos en el paisaje aumentará o disminuirá su éxito reproductivo. Aunque *a priori* debería tener un efecto relativamente pequeño sobre la polinización en especies anemófilas (Hamrick 2004), existen numerosos ejemplos de cómo el flujo de polen es limitado por la fragmentación del hábitat (Koenig y Ashley 2003; Brodhurst 2015). La arquitectura física del paisaje, como por ejemplo la presencia de desniveles o árboles que bloqueen o disminuyan el flujo del viento, puede modificar la efectividad de la nube polínica que llega a las hembras reproductoras por pérdida del polen en estas barreras. Además, la presencia de cobertura arbórea podría evitar el efecto lavado de polen durante las lluvias (Parejo-Farnés et al. 2017).

El aislamiento físico de los fragmentos tiene una influencia comparativamente mayor en el flujo de polen que en el flujo de semillas en esta especie, lo cual se refleja en el número efectivo de padres ( $N_{ep}$ ), es decir en los machos reproductores que contribuyen de

forma equitativa en cada generación, el cual es más alto en fragmentos conectados que en aislados (Parejo-Farnés et al. 2017). En otras palabras, la conectividad física aumenta el número de machos disponibles favoreciendo la diversidad genética de las siguientes generaciones. En estudios anteriores (Albaladejo et al. 2012), aunque se han reportado altas tasas de flujo de polen provenientes del exterior del área de estudio, los apareamientos efectivos más frecuentes de las madres se produjeron con los machos físicamente más cercanos (unos 200 m de distancia promedio) y la varianza en la fecundidad masculina fue muy elevada. De hecho, solo el 5.5% de los machos fueron los responsables del 50% de las polinizaciones y el 70% de los machos del área de estudio no fertilizó ninguna semilla, es decir, muy pocos machos fecundaron la mitad de las semillas. Así pues, estos resultados confirman que el aislamiento físico de los fragmentos parece promover el empobrecimiento genético incluso aunque las tasas de polen inmigrante no son desdeñables ya que promueve la endogamia y favorece la estructuración genética. Esto parece ser un efecto generalizado, la fragmentación aumenta la varianza en la fecundidad, del mismo modo que estudios previos han demostrado que las poblaciones pequeñas sufren una reducción en parámetros de fecundidad (Oostermeijer et al. 2000; Ward y Johnson 2005). El mecanismo que puede promover la diversidad genética reducida en poblaciones pequeñas es el aumento de apareamientos entre hermanos estrechamente relacionados.

### Fructificación en ambientes fragmentados

Los frutos del género *Pistacia* son de tipo drupa, conteniendo una única semilla. La maduración y la viabilidad de las semillas dependen de los recursos hídricos disponibles para la madre (Jordano 1988, 1989; Verdú y García-Fayos 1998a, 2002). Los frutos tienen un diámetro de entre 4-8 mm y la maduración del fruto va asociada a un cambio del color del fruto que pasa de blanco a rojo y finalmente a negro, siendo estos últimos los que contienen la mayoría de las semillas viables, el contenido de los frutos negros es 58.8 % de lípidos, 5.5 % de proteínas y 2.5 % de minerales respecto a peso seco de pulpa (Jordano 1985) (Fig. 1). Los frutos que permanecen blancos o rojos en la planta son de origen partenocárpico, frecuente en la familia Anacardiaceae (Verdú y García-Fayos 1998a) o bien presentan semillas abortadas (Jordano 1988, 1989). En otras es-



**Figura 1.** Flores masculinas (izquierda) y femeninas (derecha) de *Pistacia lentiscus*. En la imagen superior frutos en distintos estadios de maduración desde inmaduros, abortados o partenocárpicos (los blancos y rojos) a maduros que contienen la mayoría de las semillas que son viables (negros). En la imagen inferior, un individuo femenino de *P. lentiscus* en época de fructificación.

**Figure 1.** Male (left) and female (right) flowers of *Pistacia lentiscus*. In the upper image fruits of different stages of maturation from immature, aborted or parthenocarpic (white and red) to mature that contain most of the seeds that are viable (black). In the lower image, a female *P. lentiscus* at fruiting season.

pecies del género *Pistacia* (*P. terebinthus* L.) la partenocarpia disminuye la incidencia de depredación de semillas por insectos ya que éstos no pueden discriminar entre frutos que contienen o no semillas viables e inviables (Traveset 1993), es un ejemplo de saciado para los depredadores de semillas. Las tasas poblacionales de producción de frutos con semillas viables en el lentisco son muy variables y pueden ir desde el 7% al 50% (Verdú y García-Fayos 2002; Albaladejo et al. 2009, 2012). Las semillas que no germinan son incapaces de formar un banco permanente de semillas debido a que la viabilidad de éstas decrece drásticamente tras el primer año (García-Fayos y Verdú 1998) al ser una especie rebrotadora.

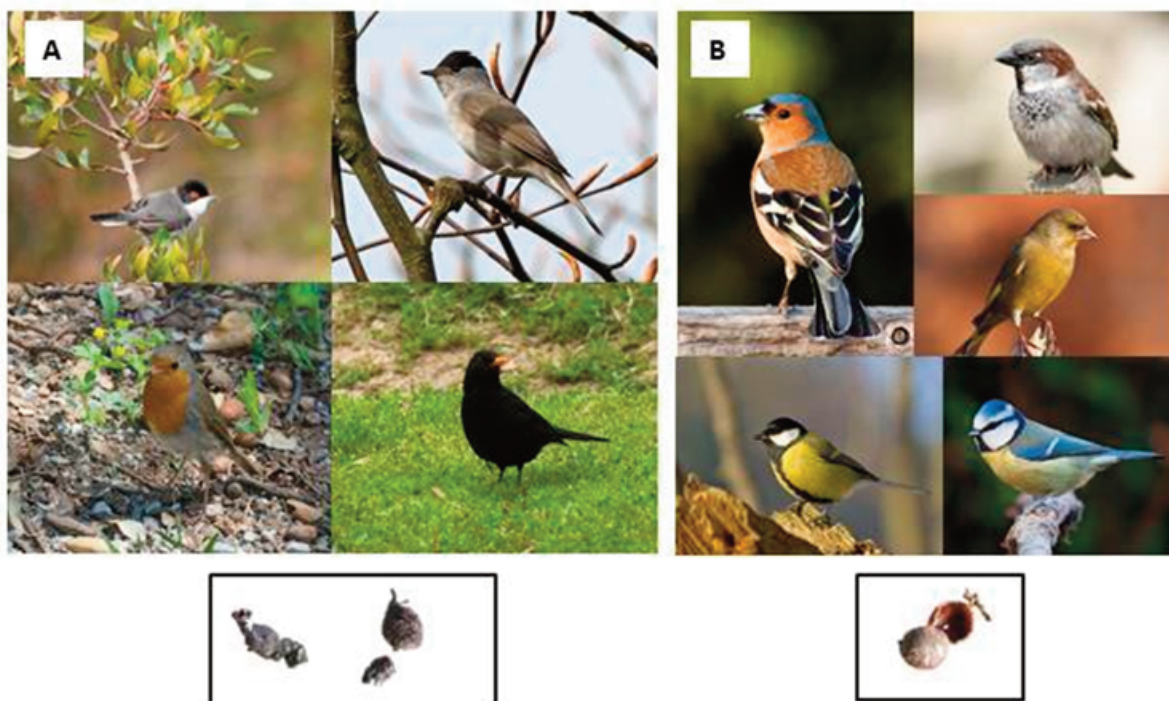
### Dispersión de semillas

Los frutos carnosos del lentisco son dispersados por hasta 19 especies de aves (Jordano 1989; Parejo-Farnés et al. 2020). No obstante, solo cuatro de estas especies dispersan hasta un 82% de las semillas; la curruca capirotada (*Sylvia atricapilla*), la curruca cabecinegra (*S. melanocephala*), el petirrojo (*Erithacus rubecula*) y el mirlo común (*Turdus merula*) (Jordano 1989; Verdú y García-Fayos 2002; González-Varo et al. 2017; Parejo-Farnés et al. 2018) (Fig. 2A). La dispersión de las semillas por las aves frugívoras representa entre el 42% y el 91% del total de los frutos disponibles durante el otoño-invierno (Jordano 1989; Verdú y García-Fayos 2000, 2002). La preferencia de las aves por los frutos de *P. lentiscus* con respecto a los frutos de otras especies se debe a su composición química caracterizada por la elevada concentración de lípidos de la pulpa (Herrera 1982a, 1982b, 1987; Debussche et al. 1987). Se han descrito mamífero dispersantes legítimos del lentisco como el tejón o el jabalí (Fedriani y Delibes 2009), pero este tipo de dispersión de mamíferos no juega un papel significativo en los bosques fragmentados, ya que los mamíferos se ven sustancialmente más afectados que las aves pequeñas por la fuerte defaunación que suele sufrir este tipo de paisaje.

La distribución de las semillas en el paisaje (lluvia de semillas), es en gran parte responsable de la estructura genética espacial y del éxito de la supervivencia de las plántulas, y representa la variabilidad bruta de donde surgirá la estructuración genética de las futuras poblaciones reproductoras. La dispersión de semillas es un proceso no aleatorio cuando intervienen los animales como vectores de dispersión, interacción mutualista clave para los ecosistemas (Schupp et al. 2017), donde éstos distribuyen las semillas de manera heterogénea y con preferencia hacia ciertos microhábitats (Schupp et al. 2002) dando lugar a fenómenos de nucleación (Verdú y García-Fayos 1996a). La suma de estos procesos produce patrones significativos de estructuración genética espacial que resultan más complejos en las especies dispersadas por aves (Tirimaru et al. 2007). En ambientes fragmentados la mayoría de las semillas será dispersadas bajo la planta madre, disminuyendo la distancia de dispersión y aumentando la competencia entre plantas hermanas entre ellas y con la planta madre (Parejo-Farnés et al. 2020). En estos ambientes las plantas se hacen altamente dependientes de animales que dispersen a largas distancias para llegar a otros bosques y así conectar los fragmentos aislados (Emer et al. 2018) aumentando la diversidad genética de las poblaciones aisladas.

### Depredación de semillas (pre y post-dispersiva)

La pérdida de semillas por la acción de agentes predadores es muy variable, y en esta especie la predación pre-dispersiva parece ser la más importante. La avispa *Megastigmus pistaciae* (Chalcidoidea) puede ser responsable de una pérdida entre el 0,4% y el 2,9% de la producción total según las poblaciones (Verdú y García-Fayos 2002). Sin duda, las mermas más importantes en la producción son causadas por vertebrados (principalmente por aves Passeriformes) que pueden llegar a consumir hasta el 31% de la producción de frutos de la población (Marañón et al. 2004). La va-



**Figura 2.** Principales dispersores (A) y predadores (B) presentes en los bosques de estudio. En el sentido de las agujas del reloj en A: *Sylvia atricapilla*, *S. melanocephala*, *Turdus merula* y *Erithacus rubecula*; en B: *Fringilla coelebs*, *Passer domesticus*, *Chloris chloris*, *Parus major* y *Cyanistes caeruleus*. En la imagen inferior frutos tras la manipulación de cada grupo: heces y semillas regurgitadas por dispersores en A y valvas de los frutos tras la ingesta de la semilla por parte de los predadores (Predación pre-dispersiva) en B.

**Figure 2.** Main dispersers (A) and predators (B) present in the study forests. Clockwise at A: *Sylvia atricapilla*, *S. melanocephala*, *Turdus merula* and *Erithacus rubecula*; in B: *Fringilla coelebs*, *Passer domesticus*, *Chloris chloris*, *Parus major* and *Cyanistes caeruleus*. In the lower image fruits after manipulation of each group: faeces and seeds regurgitated by dispersants in A and valves of the fruits after ingestion of the seed by predators (Pre-dispersive predation) in B.

riación en la tasa de predación se ha visto que es dependiente de la escala espacial y está asociada al comportamiento de los predadores presentes en estos fragmentos (Verdú y García-Fayos 1996b). Entre las especies depredadoras más abundantes se encuentran el pinzón vulgar (*Fringilla coelebs*), el gorrión común (*Passer domesticus*), el verderón común (*Chloris chloris*), el carbonero (*Parus major*) y el herrerillo (*Cyanistes caeruleus*) (Fig. 2B). Se ha propuesto (Janzen 1971a, 1971b) que la presencia de frutos inviables (de origen partenocárpico) pueden reducir las tasas de predación por aves en *P. lentiscus* bajo condiciones particulares ya que aumentan el costo de la manipulación de los frutos para estos depredadores. Los patrones de predación postdispersiva no han sido muy estudiados en esta especie, aunque es de esperar la acción de ratones y hormigas tal y como se ha descrito en la especie cercana *Pistacia terebinthus* (Traveset 1994).

### Efecto de la fragmentación sobre la interacción planta-animal

Las especies endozoócoras pueden sufrir cambios en la dispersión de sus semillas en un paisaje fragmentado ya que el comportamiento de los dispersores puede verse modificado en este contexto (Herrera 1995; Uriarte et al. 2011). La heterogeneidad típica de los paisajes fragmentados puede alterar la disponibilidad de los frutos (Jordano y Schupp 2000) así como la abundancia de dispersores de semillas (Bierregaard y Lovejoy 1989; Cordeiro y Howe 2001; Clark et al. 2005; Farwig et al. 2006; Moran et al. 2009; Lehouck et al. 2009). Existe mayor diferenciación genética entre poblaciones pequeñas que entre grandes, es decir, el aislamiento físico promueve un desarrollo de grupos familiares más acusado que en poblaciones grandes, las cuales presentan una estructuración genética más débil y homogénea (Nora et al. 2015).

Por el carácter territorial de los pájaros, en los fragmentos de bosque pequeños sus movimientos se reducen debido al solapamiento de sus nichos, ya que hay menos área disponible para ellos reduciéndose su área para alimentación. En las especies endozoócoras como el lentisco, este efecto se refleja en una mayor estructuración genética espacial de las semillas en los fragmentos de bosque pequeños y físicamente aislados (Parejo-Farnés et al. 2017). Por lo tanto, la fragmentación no solo aísla a los frugívoros, sino que los recluye en pequeños territorios que favorece la existencia de grupos familiares, y por tanto determinarán la estructuración genética espacial de las semillas que están dispersando. Esta distribución sesgada de las semillas la vemos reflejada en la herencia materna de las semillas dispersadas (Parejo-Farnés et al. 2017) donde el número efectivo de madres ( $N_{em}$ ) es bajo debido a que la mayoría de las semillas son dispersadas bajo la planta madre. También se ve reflejado en la baja probabilidad de que dos semillas dispersadas a microhábitat distintos del bosque compartan madre, lo que puede explicarse por el comportamiento de los frugívoros concentrados a distancias muy cortas. A nivel de microhábitat, la dispersión bajo la planta materna en general disminuye la viabilidad potencial de las plántulas debido a la competencia por recursos con la planta madre. Sin embargo, en ambientes mediterráneos el dosel de la planta materna puede promover un microhábitat favorable para el establecimiento de las plántulas por amortiguar las altas temperaturas del verano los primeros años (Verdú y García-Fayos 2002).

Esta dispersión de semillas mediada por frugívoros a corta distancia está relacionada con la mayor abundancia de dispersores de pequeño tamaño (Parejo-Farnés et al. 2020). Para la dispersión el tamaño de los dispersores es clave, los pequeños dispersores presentan tiempos cortos de retención de las semillas dentro del cuerpo (Jordano 2017). Dispersores de mayor tamaño tienen la capacidad de recorrer una mayor distancia antes de defecar o regurgitar las semillas y contribuir a los eventos de dispersión a larga distancia (con el acrónimo inglés LDD), mientras que animales de menor tamaño no tardan en depositar las semillas y las distancias desde la planta madre hasta el destino final es menor, son los responsables de las distancias cortas de dispersión (SDD). Se ha detectado que los pequeños dispersores de aves (en su mayoría

*Sylvia* spp.) son menos sensibles a la fragmentación que los dispersores de tamaño mediano, ya que necesitan menos recursos y son en su mayoría residentes temporales. En un estudio en el sur de España, Jordano et al. (2007) encontraron que las aves pequeñas dispersaron semillas a menos de 51 m de su origen, mientras que las aves de tamaño mediano presentaron distancias de hasta 495 m, aunque es esencial también la matriz que rodea los bosques, ya que ésta puede ser inhóspita para el flujo de aves de pequeño y mediano tamaño. En este paso vemos como la fragmentación afecta a la interacción confinando a los dispersores en los bosques fragmentados y dificultando que lleguen y que salgan las semillas a fragmentos cercanos.

### Plántulas y regeneración de la especie

El reclutamiento de plantas es una etapa esencial de la dinámica de las poblaciones y la persistencia a largo plazo de las poblaciones de plantas. Para entender el reclutamiento de plantas, es fundamental determinar qué factores están afectando los procesos demográficos involucrados en el desempeño temprano de las plántulas, como por ejemplo, la emergencia de las plántulas, el crecimiento y la supervivencia en el primer año.

Para *Pistacia lentiscus* la supervivencia de las plántulas es un fuerte hándicap. Es frecuente encontrar un número sorprendentemente bajo de plántulas en los bosques, por lo que la regeneración está restringida por las condiciones extremas que sufren estos bosques. Sobrevivir el primer verano en las duras condiciones mediterráneas es crítico y este período es el que tiene más probabilidades de actuar como un cuello de botella para el reclutamiento de plantas (Nora et al. 2015). Una característica clave de *P. lentiscus* es la emergencia temprana de plántulas, lo que hace que esta especie sea competente y capaz de sobrevivir de manera eficiente en el clima mediterráneo (Verdú y García-Fayos 2002). La emergencia temprana conlleva beneficios para el crecimiento y la fecundidad de las plántulas, especialmente importante en un entorno mediterráneo en el que las especies tienen que crecer suficientemente durante la primavera lluviosa para sobrevivir a la sequía del verano (González-Varo y Traveset 2010). Y este parámetro está influenciado negativamente por la alta paternidad correlacionada (proporción de hijos fecundados por un mismo padre), lo que además afecta a una mayor mortalidad de las plántulas (Nora et al. 2016) en un contexto de fragmentación donde suele ser frecuente que los donadores de polen sean pocos individuos (comentado anteriormente) la paternidad correlacionada será alta, siendo un hándicap para la emergencia y establecimiento de plántulas. Otra característica de los bosques fragmentados a los que se tienen que enfrentar las plántulas es la distribución espacial, habrá poco espacio disponible y la alta radiación que pueden sufrir si hay poca cobertura arbórea.

A pesar de todos los procesos anteriormente mencionados que están ocurriendo dentro de las poblaciones, a nivel de paisaje *Pistacia lentiscus* es una planta con alta diversidad genética para las condiciones de aislamiento en las que pueden estar las poblaciones y no suele haber grupos genéticos diferenciados entre las poblaciones (Aparicio et al. 2012; Nora et al. 2015; Parejo-Farnés et al., en prep.) que reflejen el aislamiento y la falta de cruzamiento que sufren las poblaciones como ocurre con otras especies de matorral mediterráneo como *Myrtus comunis* (Nora et al. 2015) o *Prunus mahaleb* (Jordano y Godoy 2000). Aunque si es frecuente que ciertas poblaciones ya reflejen efectos de cuellos de botella genéticos, bien por razones históricas abióticas como el clima, bien por causas de origen antrópico reciente (Nora et al. 2015, Parejo-Farnés et al. en prep.). Se han medido valores de diversidad genética ligeramente inferiores en la cohorte de semillas dispersadas, que en los adultos establecidos, aunque estas diferencias no fueron significativas, por lo que podría ser un comienzo de pérdida genética post aislamiento (Parejo-Farnés et al., en prep.). Una característica clave de esta especie para protegerse contra la fragmentación es la naturaleza longeva de estas plantas que permite la existencia de generaciones superpuestas sirven para retardar la pérdida de di-

versidad genética (Lowe et al. 2015). Con todo esto parece que esta especie no está particularmente amenazada por el cambio climático debido a que es muy resistente a altas temperaturas y al estrés hídrico debido a la profundidad de las raíces de los individuos adultos. Es posible que haya un cambio en su distribución hacia el norte, pero no es una especie especialmente vulnerable, por lo que puede ser especie clave para los frugívoros cuando otras especies más sensibles desaparezcan.

## Conclusiones

*Pistacia lentiscus*, una planta de larga vida y dioica, reúne cualidades para ser menos vulnerable a los efectos de la fragmentación, pero a pesar de esto, existen evidencias que reflejan los efectos negativos de crecer en un paisaje antropizado en todas las fases de su ciclo de vida. En un contexto de fragmentación se ve afectado el número de progenitores, la nube polínica es menos variable y se ve alterado el número de dispersores presentes en los bosques según el aislamiento de éstos. Además, un bajo número de padres efectivos afecta negativamente al éxito de supervivencia de las plántulas, que también parece estar determinado por los factores epigenéticos heredables. Todos estos efectos y los anteriormente mencionados sobre los individuos que crecen en estas condiciones no se reflejan a nivel de paisaje. Sin embargo, es importante destacar los efectos que sufren las poblaciones a pequeña escala, ya que a largo plazo producirá pérdida de alelos y aumento de endogamia. A pesar de todas las evidencias de los efectos de la fragmentación y sus efectos aun no son suficientes las políticas de conservación y protección del medio ambiente y estamos llegando a un momento en que los procesos de pérdida y deterioro serán totalmente irreversibles.

## Referencias

- Aguilar, R., Galetto, L. 2004. Effects of forest fragmentation on male and female reproductive success in *Cestrum parqui* (Solanaceae). *Oecologia* 138:213-220.
- Aguilar, R., Ashworth, L., Galetto, L., Aizen, M.A. 2006. Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology Letters* 9:968-980.
- Aguilar, R., Quesada, M., Ashworth, L., Herrerías-Diego, Y., Lobo, J. 2008. Genetic consequences of habitat fragmentation in plant populations: susceptible signals in plant traits and methodological approaches. *Molecular Ecology* 17:5177-5188.
- Albaladejo, R.G., González-Martínez, S.C., Heuertz, M., Vendramin, G.G., Aparicio, A. 2009. Spatiotemporal mating pattern variation in a wind-pollinated Mediterranean shrub. *Molecular Ecology* 18:5195-5206.
- Albaladejo, R.G., Guzmán, B., González-Martínez, S.C., Aparicio, A. 2012. Extensive pollen flow but few pollen donors and high reproductive variance in an extremely fragmented landscape. *Plos One* 7:e49012.
- Aparicio, A., Hampe, A., Fernandez-Carrillo, L., Albaladejo, R.G. 2012. Fragmentation and comparative genetic structure of four mediterranean woody species: complex interactions between life history traits and the landscape context. *Diversity and Distributions* 18:226-235.
- Barradas, M.C.D., Correia, O. 1999. Sexual dimorphism, sex ratio and spatial distribution of male and female shrubs in the dioecious species *Pistacia lentiscus* L. *Folia Geobotanica* 34:163-174.
- Bierregaard, R.O., Lovejoy, T.E. 1989. Effects of forest fragmentation on Amazonian under story bird communities. *Acta Amazonica* 19:215-241.
- Broadhurst, L. 2015. Pollen dispersal in fragmented populations of the dioecious wind-pollinated tree, *Allocasuarina verticillata* (drooping sheoak, drooping she-oak; Allocasuarinaceae). *PLoS One* 10:e0119498.
- Carrión, J. 2002. Patterns and processes of Late Quaternary environmental change in a montane region of southwestern Europe. *Quaternary Science Reviews* 21: 2047-2066.
- Chapin, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., et al. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405:234-242.
- Clark, C.J., Poulsen, J.R., Bolker, B.M., Connor, E.F., Parker, V.T. 2005. Comparative seed shadows of bird-, monkey-, and wind-dispersed trees. *Ecology* 86:2684-2694.
- Cordeiro, N.J., Howe, H.F. 2001. Low recruitment of trees dispersed by animals in African forest fragments. *Conservation Biology* 15:1733-1741.
- Cordeiro, N.J., Howe, H.F. 2003. Forest fragmentation severs mutualism between seed dispersers and an endemic African tree. *Proceeding and National Academy of Science of USA* 100:14052-14056.
- Cordeiro, N.J., Ndangalasi, H.J., Mcentee, J.P., Howe, H.F. 2009. Disperser limitation and recruitment of an endemic African tree in a fragmented landscape. *Ecology* 90:1030-1041.
- Da Silva, M.T., Tabarelli, M. 2000. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. *Nature* 404:72-74.
- Debussche, M., Cortéz, J., Rimbault, I. 1987. Variation in fleshy fruit composition in the Mediterranean region: the importance of ripening season, life-form, fruit type and geographical distribution. *Oikos* 49: 244-252.
- Dirzo, R., Young, H.S., Galletti, M., Ceballos, M.G., Nick, J.B., Collen, B. 2014. Defaunation in the Anthropocene. *Science* 345:401-406.
- Duffy, J.M. 2003. Biodiversity loss, trophic skew and ecosystem functioning. *Ecology Letters* 6:680-687.
- Emer, C., Galetti, M., Pizo, M.A., Guimaraes, P.R., Moraes, S., Piratelli, A., Jordano, P. 2018. Seed-dispersal interactions in fragmented landscapes – a metanetwork approach. *Ecology Letters* 21:484-493.
- Espelta, J.M., Cortés, P., Molowny-Horas, R., Sánchez-Humanes, B., Retana, J. 2008. Mastig mediated by summer drought reduces acorn predation in Mediterranean oak forests. *Ecology* 89:805-817.
- Fahrig, L. 1998. When does fragmentation of breeding habitat affect population survival? *Ecological Modelling* 105:273-292.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34:487-515.
- Farwig, N., Bohning-Gaese, K., Bleher, B. 2006. Enhanced seed dispersal of *Prunus africana* in fragmented and disturbed forests? *Oecologia* 147:238-252.
- Fedriani, J.M., Delibes, M. 2009. Dispersión de semillas por mamíferos en Doñana: beneficios del mutualismo y consecuencias para la conservación del Parque Nacional. En: *Proyectos de investigación en parques nacionales: 2005-2008*, pp. 249- 262. Organismo autónomo de parques nacionales. Madrid, España.
- Flather, C.H., Bevers, M. 2002. Patchy reaction-diffusion and population abundance: the relative importance of habitat amount and arrangement. *American Naturalist* 159:40-56.
- Galetti, M., Donatti, C.I., Pires A.S., Guimaraes J.A.R., Jordano, P. 2006. Seed survival and dispersal of an endemic Atlantic forest palm: The combined effects of defaunation and forest fragmentation. *Botanical Journal of the Linnean Society* 151:141-149.
- Gil-Romera, G., Carrión J.S., Pausas, J.G., Sevilla-Callejo, M., Lamb, H.F., Fernández, S., Burjachs, F. 2010. Holocene fire activity and vegetation response in south-eastern Iberia. *Quaternary Science Reviews* 29:1082-1092.
- García-Fayos, P., Verdú, M. 1998. Soil seed bank, factors controlling germination and establishment of a Mediterranean shrub: *Pistacia lentiscus* L. *Acta Oecologica* 19: 357-366
- González, A.V., Gómez-Silva, V., Ramírez, M.J., Fontúrbel, F.E. 2020. Meta-analysis of the differential effects of habitat fragmentation and degradation on plant genetic diversity. *Conservation Biology* 34: 711-720.
- González-Varo, J.P., Traveset, A. 2010. Among-individual variation in pollen limitation and inbreeding depression in a mixed-mating shrub. *Annals of Botany* 106:999-1008.
- González-Varo, J.P., Albaladejo, R.G., Aizen, M.A., Arroyo, J., Aparicio, A. 2015. Extinction debt of a common shrub in a fragmented landscape. *Journal of Applied Ecology* 52:580-589.
- González-Varo, J., Carvalho, C.S., Arroyo, J.M., Jordano, P. 2017. Unraveling seed-dispersal through fragmented landscapes: frugivore species operate unevenly as mobile links. *Ecology* 26:4309-4321.
- Haddad, N.M., Brudvig, L.A., Clobert, J., Davies, K.F., Gonzalez, A., Holt, R.D., et al. 2015. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances* 1:e1500052.

- Hamrick, J.L. 2004. Response of forest trees to global environmental changes. *Forest Ecology and Management* 197:323-335.
- Herrera, C.M. 1982a. Vertebrate-dispersed plants of the Iberian Peninsula: a study of fruit characteristics. *Ecological Monographs* 57:305-331.
- Herrera, C.M. 1982b. Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. *Ecology* 63:773-785.
- Herrera, C.M. 1984. Tipos morfológicos y funcionales en plantas del matorral mediterráneo del sur de España. *Studia Oecologica* 5:7-34.
- Herrera, J. 1987. Flower and fruit biology in southern Spanish Mediterranean shrublands. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 74:69-78.
- Herrera, C.M. 1995. Plant-vertebrate seed dispersal systems in the Mediterranean: ecological, evolutionary, and historical determinants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26:705-727.
- Howe, H.F., Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 13:201-228.
- Iwaizumi, M.G., Takahashi, M., Isoda, K., Austerlitz, F. 2013. Consecutive five-year analysis of paternal and maternal gene flow and contributions of gametic heterogeneities to overall genetic composition of dispersed seeds of *Pinus densiflora* (Pinaceae). *American Journal of Botany* 100:1896-1904.
- Janzen, D.H. 1971a. Escape of *Cassia grandis* L. beans from predators in time and space. *Ecology* 52:964-979.
- Janzen, D.H. 1971b. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 2:465-492.
- Jordano, P. 1985. El ciclo anual de los paseriformes frugívoros en el matorral Mediterráneo del sur de España: importancia de su invernada y variaciones interanuales. *Ardeola* 32:69-94.
- Jordano, P. 1988. Polinización y variabilidad de la producción de semillas en *Pistacia lentiscus* L. (Anacardiaceae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 45:213-231.
- Jordano, P. 1989. Pre-dispersal biology of *Pistacia lentiscus* (Anacardiaceae): cumulative effects on seed removal by birds. *Oikos* 55:375-386.
- Jordano, P. 2000. Chapter 6: Fruits and frugivory. En: Fenner, M. (ed.). *Seeds: the ecology of regeneration in natural plant communities. 2nd Edition*, pp. 125-166. Commonwealth Agricultural Bureau International, Wallingford, Reino Unido.
- Jordano, P. 2017. What is long-distance dispersal? And a taxonomy of dispersal events. *Journal Ecology* 105:75-84.
- Jordano, P., Godoy, J.A. 2000. RAPD variation and population genetic structure in *Prunus mahaleb* (Rosaceae), an animal-dispersed tree. *Molecular Ecology* 9:1293-1305.
- Jordano, P., Schupp, E.W. 2000. Seed disperser effectiveness: the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. *Ecological Monographs* 70: 591-615.
- Jordano, P., García, C., Godoy, J., García-Castaño, J.L. 2007. Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. *Proceedings National Academy of Sciences USA* 104:3278-3282.
- Keenan, R.J., Reams, G.A., Achard, F., De Freitas, J.V., Grainger, A., Lindquist, E. 2015. Dynamics of global forest area: Results from the FAO Global Forest Resources Assessment. *Forest Ecology and Management* 352:9-20.
- Koenig, W.D., Ashley, M.V. 2003. Is pollen limited? The answer is blowin' in the wind. *Trends Ecology Evolution* 18:157-159.
- Kremer, A., Ronce, O., Robledo-Arnuncio, J.J., Guillaume, F., Bohrer, G., Nathan, R., et al. 2012. Long-distance gene flow and adaptation of forest trees to rapid climate change. *Ecology Letters* 15:378-392.
- Lehouck, V., Spanhove, T., Colson, L., Astringa-Davis, A., Cordeiro, N.J., Lens, L. 2009. Habitat disturbance reduces seed dispersal of a forest interior tree in a fragmented African cloud forest. *Oikos* 118:1023-1034.
- Lowe, A.J., Cavers, S., Boshier, D., Breed, M.F., Hollingsworth, P.M. 2015. The resilience of forest fragmentation genetics—no longer a paradox—we were just looking in the wrong place. *Heredity* 115:97-99.
- Marañón, T., Camarero, J.J., Castro, J., Díaz, M., Espelta, J., Hampe, A., et al. 2004. Heterogeneidad ambiental y nicho de regeneración. En: Valladares, F. (ed.), *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Páginas 69-99. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S.A., Madrid, España.
- Martínez-López, V., García, C., Zapata, V., Robledano, F., De La Rúa, P. 2020. Intercontinental long-distance seed dispersal across the Mediterranean Basin explains population genetic structure of a bird-dispersed shrub. *Molecular Ecology* 8:1408-1420.
- Martínez-Palle, E., Aronne, G. 2000. Reproductive cycle of *Pistacia lentiscus* (Anacardiaceae) in southern Italy. *Plant Biosystems* 134:365-371.
- Moran, C., Catterall, C.P., Kanowski, J. 2009. Reduced dispersal of native plant species as a consequence of the reduced abundance of frugivore species in fragmented rainforest. *Biological Conservation* 142:541-552.
- Moreira, X., Abdala-Roberts, L., Zas, R., Merlo, E., Lombardero, M.J., Sampedro, L., Mooney, K.A. 2016. Masting behaviour in a Mediterranean pine tree alters seed predator selection on reproductive output. *Plant Biology* 18:973-980.
- Mulcahy, D.L. 1979. The rise of the angiosperms: a genecological factor. *Science* 206:20-23.
- Nora, S., Albaladejo, R.G., Aparicio, A. 2015. Genetic variation and structure in the Mediterranean shrubs *Myrtus communis* and *Pistacia lentiscus* under different landscape contexts. *Plant Biology* 17:311-319.
- Nora, S., Aparicio, A., Albaladejo, R.G. 2016. High correlated paternity leads to negative effects on progeny performance in two Mediterranean shrub species. *PLoS ONE* 11 e0166023.
- Ollerton, J., Winfree, R., Tarrant, S. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120:321-326.
- Oostermeijer, J.G.B., Luijten, S.H., Petanidou, T., Kos, M., Ellis-Adam, A.C., Den Nijs, J.C.M. 2000. Pollination in rare plants: is population size important? *Matematisk Naturvidenskapelige Klasse (The Norwegian Academy of Science and Letters)* 39:201-213.
- Palamarev, E. 1989. Paleobotanical evidences of the Tertiary history and origin of the Mediterranean sclerophyll dendroflora. *Plant Systematics and Evolution* 162:93-107.
- Parejo-Farnés, C., Robledo-Arnuncio, J.J., Albaladejo, R.G., Pérez-Rubio, E., Aparicio, A. 2017. Effects of habitat fragmentation on parental correlations in the seed rain of a bird-dispersed species. *Tree Genetics Genomes* 13:17.
- Parejo-Farnés, C., Albaladejo, R.G., Camacho, C., Aparicio, A. 2018. From species to individuals: combining barcoding and microsatellite analyses from non-invasive samples in plant ecology studies. *Plant Ecology* 219:1151-1158.
- Parejo-Farnés, C., Aguilar, R., Herrera, J.M., Aparicio, A., Albaladejo, R.G. 2020. Effects of habitat fragmentation on frugivorous birds and on seed removal from *Pistacia lentiscus* in two contrasting fruiting seasons. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 45:125541.
- Pons, A. 1981. The history of the mediterranean shrublands. En: Di Castri F, DW Goodall and RL Spetch (eds) *Mediterranean-type shrublands*, pp. 131-138. Elsevier, Amsterdam, Países Bajos.
- Robledo-Arnuncio, J.J., Klein, E.K., Muller-Landau, H.C., Santamaría L. 2014. Space, time and complexity in plant dispersal ecology. *Movement Ecology* 2:16.
- Schupp, E.W., Milleron, T., Russo, S. 2002. Dissemination limitation and the origin and maintenance of species-rich tropical forests. En: Levey, D.J., Silva, W.R., Galetti, M. (eds.), *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*, pp. 19-33. CAB International, Wallingford, Reino Unido.
- Schupp, E.W., Jordano, P., Gomez, J.M. 2017. A general framework for effectiveness concepts in mutualisms. *Ecology Letters* 20:577-590.
- Torimaru, T., Tani, N., Tsumura, Y., Nishimura, N., Tomaru, N. 2007. Effects of kin-structured seed dispersal on the genetic structure of the clonal dioecious shrub *Ilex leucoclada*. *Evolution* 61:1289-1300.
- Traveset, A. 1993. Deceptive fruits reduce seed predation by insects in *Pistacia terebinthus* L. (Anacardiaceae). *Evolutionary Ecology* 7:357-361.
- Traveset, A. 1994. Cumulative effects on the reproductive output of *Pistacia terebinthus* (Anacardiaceae). *Oikos* 71:152-162.
- Trivers, R.L., Willard, D.E. 1973. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science* 79:90-92.
- Uriarte, M., Anciaes, M., Da Silva, M.T., Rubim, P., Johnson, E., Bruna, E.M. 2011. Disentangling the drivers of reduced long-distance seed dispersal by birds in an experimentally fragmented landscape. *Ecology* 9:924-937.

- Valbuena-Carabaña, M., López de Heredia, U., Fuentes-Utrilla, P., González-Doncel, I., Gil, L. 2010. The historical and recent changes in the Spanish forests: a socioeconomic process. *Review of Palaeobotany and Palynology* 16:492-506.
- Verdú, M., García-Fayos, P. 1996a. Nucleation process in a Mediterranean bird-dispersed plant. *Functional Ecology* 10:275-280.
- Verdú, M., García-Fayos, P. 1996b. Postdispersal seed predation in a Mediterranean patchy landscape. *Acta Ecologica* 17:379-391.
- Verdú, M., García-Fayos P. 1998a. Ecological causes, function, and evolution of abortion and parthenocarpy in *Pistacia lentiscus* (Anacardiaceae). *Canadian Journal of Botany* 76:134-141.
- Verdú, M., García-Fayos, P. 1998b. Female biased sex ratios in *Pistacia lentiscus* L. (Anacardiaceae). *Plant Ecology* 135:95-101.
- Verdú, M., García-Fayos, P. 2000. The effect of deceptive fruits on pre-dispersal seed predation by birds in *Pistacia lentiscus*. *Plant Ecology* 156:245-248.
- Verdú, M., García-Fayos, P. 2002. Ecología reproductiva de *Pistacia lentiscus* L. (Anacardiaceae): un anacronismo evolutivo en el matorral mediterráneo. *Revista Chilena Historia Natural* 57-65.
- Young, A., Boyle, T., Brown, T. 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends Ecology Evolution* 11:413-418.
- Ward, M., Johnson, S.D. 2005. Pollen limitation and demographic structure in small fragmented populations of *Brunsvigia radulosa* (Amaryllidaceae). *Oikos* 108:253-262.