



# **UNIVERSIDAD DE JAÉN**

---

**Facultad de Ciencias  
Experimentales  
Biología Animal, Biología  
Vegetal y Ecología**

## **TESIS DOCTORAL**



**Especificidad de las interacciones adulto-juvenil durante el reclutamiento de plantas leñosas: Complementariedad de caracteres funcionales e interacciones planta-antagonista**

**PRESENTADA POR:  
Antonio Jesús Perea Martos**

**DIRIGIDA POR:  
Julio Manuel Alcántara Gámez  
José Luis Garrido Sánchez**

**JAÉN, 30 de Marzo de 2022**

**ISBN**



**Universidad de Jaén**

Escuela de Doctorado

## **TESIS DOCTORAL**

### **Especificidad de las interacciones adulto-juvenil durante el reclutamiento de plantas leñosas: complementariedad de caracteres funcionales e interacciones planta-antagonista.**

Presentada por el Graduado en Biología Antonio Jesús Perea Martos, optando al título de Doctor por la Universidad de Jaén con mención de Doctorado Internacional

PRESENTADA POR:

**Antonio Jesús Perea Martos**

DIRIGIDA POR:

**Julio Manuel Alcántara Gámez**

**José Luis Garrido Sánchez**

JAÉN, Febrero de 2022

**Programa Oficial de Doctorado en Ciencia y Tecnología de la Tierra y del Medio Ambiente**

Los Dres. Julio Manuel Alcántara Gámez, Catedrático de Ecología de la Universidad de Jaén, y José Luis Garrido Sánchez, Científico Titular de la Estación Experimental del Zaidín (EEZ-CSIC),

**CERTIFICAN QUE:**

La memoria realizada por el doctorando A.J.P.M., titulada: *“Especificidad de las interacciones adulto-juvenil durante el reclutamiento de plantas leñosas: complementariedad de caracteres funcionales e interacciones planta-antagonista”*, ha sido realizada bajo nuestra supervisión, y por ello autorizamos su presentación y defensa para optar al grado de Doctor con Mención Internacional por la Universidad de Jaén.

Jaén, Marzo de 2022

Fdo. Dr. Julio Manuel Alcántara Gámez

Fdo. Dr. José Luis Garrido Sánchez

La presente tesis doctoral se ha realizado en la Universidad de Jaén, siendo posible gracias a una ayuda para la contratación laboral de personal investigador en formación financiada por el Ministerio de Ciencia e Innovación (BES-2016-077688) y asociada al Proyecto COEXMED II (CGL-2015-69118-C2-1-P, MINECO, Gobierno de España). Además, parte del trabajo realizado ha sido posible gracias al proyecto COEXMED (CGL2012-36776) y REPNETS (PGC2018-100966-B-I00), al Grupo de Investigación de Ecología, Evolución y Conservación de la Vegetación Mediterránea (PAIDI RNM-354) y a fondos europeos (FEDER).

Esta tesis ha sido posible gracias a la colaboración con otras instituciones como el Instituto Interuniversitario de Investigación del Sistema Tierra de Andalucía (IISTA), La Estación Biológica de Doñana (EBD-CSIC), La Estación Experimental del Zaidín (EEZ-CSIC), el Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología de Sevilla (IRNAS-CSIC), el German Centre for Integrative Biodiversity Research (iDiv) y el Helmholtz Centre for Environmental Research (UFZ), siendo este último donde se ha realizado la estancia para optar a la mención Internacional.



# Índice

<b>Agradecimientos</b> .....	<b>1</b>
<b>RESUMEN</b> .....	<b>5</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>8</b>
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>10</b>
<b>OBJETIVOS</b> .....	<b>15</b>
<b>Capítulo 1</b>	
Plant functional traits involved in the assembly of canopy–recruit interactions.....	<b>19</b>
<b>Capítulo 2</b>	
Legacy effects of seed dispersal mechanisms shape the spatial interaction network of plant species in Mediterranean forests.....	<b>21</b>
<b>Capítulo 3</b>	
Pathogen life-cycle leaves footprint on the spatial distribution of recruitment of their host plants .....	<b>23</b>
<b>Capítulo 4</b>	
Phylogenetic and phenotypic structure reflect ontogenetic shifts in ecological processes of plant community assembly.....	<b>24</b>
<b>RESULTADOS GENERALES</b>	
Rasgos funcionales del reclutamiento y de las interacciones adulto-juvenil.....	<b>26</b>
Mecanismos dependientes de la densidad y la distancia como predictores de las interacciones adulto-juvenil y el ensamblaje de comunidades.....	<b>27</b>
<b>DISCUSIÓN GENERAL</b>	
La especificidad de las Interacciones .....	<b>29</b>
Cambios ontogénicos en las interacciones planta-planta .....	<b>31</b>
<b>CONCLUSIONS</b> .....	<b>34</b>
<b>REFERENCIAS</b> .....	<b>36</b>
<b>INFORMACIÓN SUPLEMENTARIA</b> .....	¡Error! Marcador no definido.



# Agradecimientos

*“...Toda etapa tiene un comienzo y un final, y a lo largo de ese camino nos encontramos con personas que jamás se olvidan...”*

Muchas gracias a todas aquellas que han hecho posible el sueño de una persona algo chiflada que tuvo que volver desde el extranjero en un vuelo lleno de bañadores, gafas de sol y zapatillas para aventurarse en el mundo de la investigación.

En primer lugar, me gustaría agradecer a mis directores de tesis **Julio M. Alcántara** y **José Luis Garrido** por haberme brindado una oportunidad única. Gracias por vuestra ayuda, confianza, esfuerzo y (sobre todo) paciencia a lo largo de estos 4 inolvidables años. Lo siento por vosotros, pero habéis ganado no solo un compañero, sino un amigo de micro-infartos con el que podréis seguir contando. También me quedo con incontables batallitas que espero que se sigan ampliando en futuros muestreos, y que me guardaré en la patata. Realmente gracias.

Pero estas batallitas no hubieran sido posible sin la colaboración del team COEXMED II y REPNETS. **Álvaro...** la auténtica máquina en bioinformática y micorrizas y demás “cosas” para las que hace falta un microscopio si quieres verlas, gracias no solo por ayudarme con la tesis, sino también por esos momentos en la cafetería y por contar conmigo para dirigir esos TFGs (*“menos mal que solo nos corresponden 2 horas...”*). **Jesús...** maestro de la filogenia y la taxonomía, profesional como la copa de un pino y una enorme persona! Sólo han sido 2 años en el grupo, pero la campechinidad, naturalidad y eso de que no nos quedemos sin conversación (básicamente, que no nos callemos ni debajo de agua) han hecho que parezca que te conozca de to la vida. Has sido un gran apoyo para mí, tanto a nivel profesional como personal. **Mariona...** the boss of the plant-fungi networks! Te dejo en manos del mejor equipo posible! Muchas gracias por haber llegado al grupo y haber caído de pie, ofreciéndote cada vez que hacía falta echar una mano en los muestreos.

**Domi, Lise, Elena y Ascen ...** el mejor team-work que he visto nunca, muchas gracias por haber aguantado esa tralla que nos metimos en el campo (walki-takies incluido) y por ese perfecto procesado de muestras en el

laboratorio (vaya palizón hehe). Pero sobre todo gracias por esos buenos ratos de cafelitos pre-muestreo en Jaén y cervecitas post-muestreo en Segura de la Sierra. **Domi y Jesús**, a vosotros además os doy las gracias por solidarizarse conmigo y haber ganado 2 o 3 dioptrías contando hojas infectadas de tomillos y semillas de jaras (this is love).

Gracias a todas/os mis compañeras/os y excompañeras/os de la Universidad de Jaén. Lucía, Antonio Pérez, Carlos, Jorge, Domi, Rubén, Ana, Luisa, Pacorro, Feli, Javi, Cristina, Natalia, Gael, Victor... (espero que no se me olvide nadie). Ojalá que nos sigamos viendo y repitiendo planes en un futuro no muy lejano. Sinceramente, me llevo muy buen recuerdo de estos años.

Gracias a aquellas personas que cuando estuve fuera me hicieron sentir como si estuviera en casa. **Jorge...** Sin ti no hubiera sido posible encontrar piso en Graná y gracias a ti conocí a **Laura y Belén**, dos amigas que me llevo de allí y con las que compartí muy buenos momentos en esta estancia. **Weronika and Simon...** thanks so much for make me feel like at home. I really appreciate these 3 months of cold winter in Leipzig with both of you and hope to see you soon. **Blanca y Marta...** muchas gracias por esos cafecillos en el portu, prometo que no se me olvidarán.

Gracias también al equipo oficial nacional e internacional de cerveceros y gourmets que me han proporcionado apoyo en esos momentos donde un doctorando está apunto de patinar con la tesis y mandarle bien lejos. **Miguel y Gema!** Mis cerveceros catalo-Mexicanos, me habéis ayudado tanto profesional como personal en esta aventura, sin ustedes esto un hubiera sido posible; quedan pendientes publicaciones, pero prefiero priorizar una visitilla y una comilona como dios manda (por mi va bien con un poco de Huítlacoche, Aguachile y Ceviche hehe). **Antonio Archidona!** Mi cervecero germano-andalusí, gracias por esas quedadas en Leipzig a – 10 ° para echar una cerveza en el parque y “aprovechar el sol”. Te prometo que no se me va a olvidar. **Gael y Víctor!** Mis cerveceros andorranos-jiennenses-sanatoriales. Si hay algo que me haya aportado esta etapa en la vida ha sido conoceros a los dos. Se me olvidan cuántos ratos hemos echado juntos (a pesar de mis escapas de fin de semana a Sevilla), pero me han parecido pocos (quizás sea por eso). Así que os propongo a los dos que se sigáis manteniendo las tradiciones que “tanto

trabajo” nos costó establecer. Tenéis un amigo *pa* lo que necesitéis, ¿eso no hace falta que ni os lo diga!

Gracias a mi **Madre, Padre, Hermano y Cuñá**, y a toda la **familia** (**Jimmy** incluido) y **mis amigos** de toda la vida por todo el apoyo que me han prestado desde mis comienzos en el mundo académico. Gracias a vuestra comprensión, cercanía y consejos para poder sobrellevar esta dura etapa. Gracias **Maria José** por haberme aguantado durante todo este tiempo, por estar ahí cuando más lo necesitaba y por no mandarme muy lejos .



## RESUMEN

Los mecanismos que promueven la coexistencia de plantas aún permanecen desconocidos y suponen uno de los grandes retos de la ecología de comunidades. Estudios recientes sugieren que dicha coexistencia podría depender de la estructura de las interacciones entre plantas adultas y plantas que se reclutan bajo ellas. El crecimiento de ambas plantas puede originar el reemplazamiento de la planta adulta, por lo que este proceso permite inferir el ensamblaje y la dinámica de las comunidades de plantas. Aquí es donde se asienta el principal objetivo de la tesis: ¿Qué mecanismos definen las redes adulto-juvenil y, a su vez, el ensamblaje de la comunidad? Específicamente, este trabajo pretende responder a una serie de preguntas propuestas por Sutherland *et al.* (2013), quienes sugieren que la complementariedad de rasgos funcionales entre plantas adultas y las que se reclutan debajo, así como el papel de los organismos antagonistas que interactúan con ellas, desempeñan un papel fundamental en las interacciones planta-planta y en el ensamblaje de la comunidad.

Para responder a dichas cuestiones, se han seleccionado dos sistemas de bosque mixto mediterráneo, dominados por pinos y quercíneas, en el sureste de la Península Ibérica (Sierra Sur de Jaén y Sierra de Segura). En ambos se han considerado todas las plantas leñosas, alcanzando una riqueza total de 37 especies.

En la Sierra Sur de Jaén se han establecido seis parcelas de 50 x 50 metros, mientras que en Sierra de Segura se han establecido tres parcelas del mismo tamaño. Esto ha permitido cuantificar las interacciones adulto-juvenil (número de reclutas o juveniles de una especie establecidos bajo los adultos de otras especies) y la cobertura de cada especie. Paralelamente, se han recogido un total de 18 caracteres de cada especie que podrían potenciar el reclutamiento, tanto desde la perspectiva de la planta recluta, como desde la de la planta adulta (Capítulo 1). Adicionalmente, en cada uno de los sistemas se ha establecido una parcela fija para el análisis de la estructura espacial de las especies leñosas (Capítulo 2, 3 y 4). Cada parcela consta de una superficie de 100 x 100 metros, donde se georreferenciaron todos los ejemplares adultos, y de otra concéntrica de 50 x 50 m, donde se georreferenciaron todos los reclutas. Además, a todos los ejemplares se les midió su diámetro basal equivalente, y en los reclutas se registró la presencia de infección por hongos patógenos.

Estos datos se han analizado mediante análisis de componentes principales y modelos generalizados lineales y mixtos, junto con análisis espacialmente explícitos. Todos los análisis se han realizado en R-software, salvo los análisis espacialmente explícitos, que se realizaron usando el software “Programita” (Wiegand & Moloney 2004; Wiegand & Moloney 2014).

Los resultados obtenidos en esta tesis facilitan la comprensión de los mecanismos de ensamblaje de la comunidad y de las interacciones adulto-juvenil. Específicamente, se ha logrado determinar que: i) la frecuencia de reclutamiento está determinada por los rasgos funcionales de los reclutas y de los adultos. No obstante, parece que las redes de interacción adulto-juvenil dependen de otros mecanismos diferentes a la complementariedad de sus rasgos (Capítulo 1), ii) Los mecanismos de dispersión de semillas juegan un papel clave en el ensamblaje de la comunidad, ya que determinan la estructura espacial del banco de reclutas y condicionan las interacciones adulto-adulto. Sin embargo, las interacciones adulto-juvenil parecen estar condicionadas por la filogenia, de forma que los adultos de coníferas proporcionan un servicio de reclutamiento favorable para un amplio abanico de especies, facilitando también el reclutamiento de ejemplares conoespecíficos (Capítulo 2), iii) Los patógenos se comportan como agentes dependientes de la densidad y de la distancia a focos de infección. Así pues, se ha demostrado que determinados patógenos especialistas pueden disminuir a frecuencia de reclutamiento conspecífica y heteroespecífica. Además, estos patógenos condicionan la estructura espacial de los adultos huéspedes, ya que la probabilidad de encontrar uno junto a otro aumenta con la distancia (Capítulo 3), iv) existe una transición desde la segregación filogenética y fenotípica en el vecindario de los reclutas hacia una agregación filogenética en el vecindario de los adultos. Estos resultados sugieren que el ensamblaje de las comunidades de bosque mixto mediterráneo está determinado por mecanismos que reducen la competencia durante el desarrollo ontogenético de los individuos (Capítulo 4).

La conclusión principal de este trabajo es que las interacciones adulto-juvenil parecen estar determinadas fuertemente por la filogenia de las plantas que interactúan, tal y como se ha demostrado en trabajos anteriores (Verdú *et al.* 2009; Alcántara *et al.* 2018; Martins *et al.* 2018). Este efecto puede ser el reflejo de mecanismos como la dispersión de semillas, el cribado espacial (“thinning”), el efecto de los patógenos o la reducción de la competencia durante

la ontogenia. Estos procesos tienen potencial para modificar espacialmente la comunidad, por lo que su estudio mediante técnicas de análisis espacialmente explícito proporciona nueva información útil para la comprensión de las interacciones planta-planta y el ensamblaje de comunidades.

## ABSTRACT

The mechanisms driving plant coexistence still remain unknown, and constitute one of the main challenges in Ecology. Recent studies suggest that plant coexistence may depend on the interaction between adult plants and those recruiting beneath. The growing of both may eventually lead to the replacement of the adult plant by the recruit plant, being thus a process that allows to infer both assembly and dynamics of plant communities. The main objective of this thesis is to determine which mechanisms define the adult-recruit interactions and the community assembly. Specifically, this work tries to answer some of the questions suggested by Sutherland *et al.* (2013), who proposed that the complementarity of functional-traits between adult and recruit plants, and the effect of antagonists may have a key role in these interactions and, in turn, in the process of community assembly.

We have chosen two Mediterranean mixed forest systems, dominated by pines and oaks in the South-eastern Iberian Peninsula (Sierra Sur de Jaén y Sierra de Segura). In both systems, the study has considered all the woody plant species, reaching a total richness of 37 species.

A total of nine 50 x 50 m plots have been settled in both systems (6 in Sierra de Jaén and 3 in Sierra de Segura). This allowed to quantify adult-recruit interactions (number of recruits of the 37 species growing under adult individuals of the 37 species) and the cover of each species. In parallel, we measured 18 traits in each species that may potentially explain the recruitment, from both the recruit and the adult perspective (**Chapter 1**). Additionally, in each forest system, we established a permanent plot to analyse the spatial structure of the woody plant species (**Chapter 2, 3 and 4**). In each 100 x 100 m plot we georeferenced every adult individual. Concentrically, we settled another 50 x 50 m plot where all the recruits were also georeferenced. For all adults and recruits, the equivalent basal diameter was registered, together with the presence of specialist fungal pathogens, in the case of the recruits (**Chapter 3**).

Overall, data were analysed by means of Principal Component Analysis (PCA), generalised lineal models (glms), generalised lineal mixed models (glmm) and spatially explicit analyses, by using Point Pattern Analysis (PPA). All the analyses have been conducted using R-software, but due to complexity

of point pattern analyses, these data have been analysed by using the free license software “Programita” (Wiegand & Moloney 2014).

This work provides interesting results that may provide an improved approach of the mechanisms driving the community assembly process. The results show that: i) recruitment frequency is determined by functional traits of adult and recruit plants. Nevertheless, it seems that adult-recruit interactions do not depend on the complementarity between their functional traits. (**Chapter 1**); ii) seed dispersal mechanisms play a key role in the community assembly, since they determine the spatial structure of recruit species and condition the interaction between adult species. Additionally, it looks like adult-recruit interactions do not depend strictly on seed dispersal mechanisms, whereas phylogeny has an important weight in these interactions. For instance, conifer adults provide a strong recruitment service, including conspecific recruits (**Chapter 2**); iii) the presence of pathogens depended on density of recruit host species, and on the distance to potential sources of transmission (adults). Thus, this work shows that some specialist and shared pathogens can minimize both the conspecific and also the heterospecific recruitment. Moreover, these pathogens condition the spatial structure of the adult hosts, since the chance of finding adults that share pathogens increases with distance (**Chapter 3**); and iv) there is a transition from a phylogenetic and phenotypic overdispersion in the recruit neighbourhood to a phylogenetic clustering in the adult neighbourhood. Based on this, this work suggests that the community assembly of Mediterranean mixed forests is driven by mechanisms that reduce competition during ontogenetic development of individual (**Chapter 4**).

The main conclusion of this work is that the adult-recruit interactions seem to be driven by the phylogeny of the interacting adult plants, as has been recorded by other researches (Verdú *et al.* 2009; Martins *et al.* 2018). These effects may be the consequence of mechanisms such as seed dispersal, spatial self-thinning, pathogens or ameliorated competition during ontogeny. These processes have the potential to modify spatially the community, so their study by using techniques of spatially explicit analyses provides new and useful information to better understand plant-plant interactions and community assembly.

# INTRODUCCIÓN

La ecología de comunidades de plantas es un campo fundamental en la ecología moderna (Chesson 2000; Hubbell 2001; Wright 2002; Barot & Gignoux 2004; Silvertown 2004). Desde su origen, muchos ecólogos han tratado de aproximar qué mecanismos pueden explicar la coexistencia de las plantas (Sutherland *et al.* 2013; Adler *et al.* 2013). La teoría moderna de coexistencia (Chesson 2000) sugiere que la coexistencia de especies requiere de mecanismos equiparadores y estabilizadores. Mientras que los mecanismos estabilizadores actúan reduciendo el crecimiento poblacional de las especies dominantes y/o favoreciendo el de las especies raras, los mecanismos equiparadores promueven un fitness similar entre especies (Bartomeus & Godoy 2018). Existen múltiples mecanismos estabilizadores y equiparadores. Como ejemplo de mecanismo equiparador, Edwards & Shreiber (2010) propusieron que la intransitividad de las interacciones de competencia entre especies podría explicar la coexistencia, ya que ninguna especie es capaz de derrotar al resto de ellas. Por otra parte, los procesos que dependen de la distancia entre plantas y la densidad de las mismas, como los efectos Janzen-Connell, podrían ser considerados como ejemplo claro de mecanismos estabilizadores. Janzen (1970) y Connell (1971) postularon que cuando los individuos en estadios de vida tempranos (semillas, plántulas y reclutas) están muy agregados y cerca de adultos conoespecíficos tienen mayor probabilidad de morir, ya que ambos comparten antagonistas comunes, como patógenos o herbívoros. Sin embargo, este proceso no afectaría ejemplares heteroespecíficos, lo que favorece la coexistencia de especies. Este tipo de proceso está globalmente extendido, pero aún no está claro cuáles son los mecanismos responsables (Comita *et al.* 2014). La fuerza de los mecanismos dependientes de la distancia o de la densidad es más fuerte sobre las plantas jóvenes que sobre las semillas, lo que sugiere que el estudio de los bancos de juveniles puede proporcionar pistas claves para comprender los mecanismos que gobiernan la coexistencia de especies.

Plántulas y reclutas tienen un papel determinante en el ensamblaje de comunidades (Weiher & Keddy 2001, Wright 2002). Por ejemplo, para desarrollar el estudio de los procesos de reclutamiento y cómo estos afectan a la dinámica de comunidades, Alcántara *et al.* (2012 y 2019) han desarrollado el concepto de redes de reclutamiento. Las redes de reclutamiento describen la frecuencia con la que las plantas adultas de una especie posibilitan el

reclutamiento de otras especies bajo ella, por lo que informan acerca de la probabilidad de que ejemplares adultos de una especie sean reemplazados por ejemplares juveniles de la misma o de otra especie (Alcántara & Rey 2012). Por lo tanto, el estudio de dinámicas y ensamblaje de comunidades puede beneficiarse del análisis de los procesos que ocurren durante el reclutamiento. Como se ha comentado anteriormente, aún se desconoce en gran medida la importancia relativa de los distintos mecanismos que determinan los patrones de reclutamiento. Por ejemplo, existen una multitud de procesos como facilitación, competencia, herbivoría, o infección por patógenos, entre otros, que pueden ser determinantes durante esta etapa de desarrollo.

En este marco de trabajo, algunos autores han propuesto diferentes cuestiones que podrían ayudar a reducir este vacío de conocimiento (Sutherland *et al.* 2013). Entre otras propuestas, estos autores sugieren estudiar la influencia de rasgos funcionales sobre las interacciones entre especies de plantas y el papel de los antagonistas en el ensamblaje de comunidades. De hecho, estas cuestiones están siendo consideradas por muchos investigadores, constituyendo una de las líneas claves para abordar el estudio de la coexistencia entre plantas (Bever *et al.* 2015; Larson & Funk 2016).

Los rasgos funcionales son aquellas características de las especies de plantas que juegan un papel clave en algún momento durante su ciclo de vida (McGill *et al.* 2006; Westoby & Wright 2006). El estudio de los procesos ecológicos a través de estos rasgos funcionales permite comprender los mecanismos involucrados en cada proceso desde un punto de vista simplificado. Sin embargo, un simple rasgo puede ser funcional para diferentes procesos ecológicos, por lo que determinar la asociación entre éste y el proceso concreto objeto de estudio constituye un primer paso fundamental (Weiss & Ray 2019). Cornelissen *et al.* (2003) proporciona un buen enfoque sobre la recolección de rasgos y su funcionalidad en determinados procesos. Por ejemplo, la dureza de la hoja es un buen indicador de la defensa frente a herbívoros o la tolerancia a la sequía. A pesar de la extensa documentación que existe sobre rasgos funcionales y procesos asociados, los rasgos funcionales que determinan el reclutamiento de plantas y las interacciones adulto-juvenil han recibido escasa atención (Navarro-Cano *et al.* 2021).

Los rasgos funcionales podrían explicar el reclutamiento de las plantas (banco de reclutas), pero para inferir qué rasgos explican las interacciones

adulto-juvenil (competencia, facilitación o neutralidad) es preciso atender a los rasgos de los adultos. Así, el reclutamiento puede estar sujeto a la presencia de fuertes competidores o de nodrizas facilitadoras que condicionen el “pool” de especies reclutadas que puedan coocurrir (Landerero & Valiente-Banuet, 2010; Alcántara *et al.* 2018). Al usar una aproximación basada en rasgos, es posible determinar qué procesos podrían estar involucrados en estas interacciones. Curiosamente, esta aproximación ya se ha llevado a cabo en otros sistemas ecológicos como sistemas de planta-polinizador o planta-dispersante. Por ejemplo, la longitud de la corola y la longitud del pico de los colibríes determinan el éxito de polinización en sistemas tropicales (Maglianesi *et al.* 2014), mientras que la longitud del fruto y la longitud del pico explican la dispersión de semillas (Dehling *et al.* 2014). Los resultados obtenidos reflejan que la especificidad de la interacción entre ambos organismos depende de la complementariedad de sus rasgos funcionales. Aunque no está bien definida en sistemas de facilitación (adulto-juvenil), algunos trabajos recientes sugieren que dicha complementariedad favorecería la estabilidad del sistema (de Bello *et al.* 2021; Navarro-Cano *et al.* 2021), lo cual tendría un peso importante en el ensamblaje de comunidades.

Por otra parte, existen estudios que sugieren que el ensamblaje de comunidades vegetales puede ser explicado tanto por procesos estocásticos, como por procesos deterministas que se dan durante el reclutamiento, (Valiente-Banuet *et al.* 2006; Alcántara *et al.* 2019). Los procesos estocásticos incluyen aquellos cuyos mecanismos tienen un componente aleatorio o neutro respecto a la especie de planta, mientras que los procesos deterministas incluyen a aquellos mecanismos cuyos resultados son específicos del par de especies que interactúan (Alcántara *et al.* 2018). Como ejemplo, la dispersión de semillas por anemocoria o barocoria depende de los pulsos, la dirección y la velocidad del viento, así como de la gravedad y el relieve del terreno, respectivamente. Tanto la acción del viento como la de la gravedad no se ven modificadas de formas distintas por la presencia de unas especies u otras (Gómez 2003; Gómez-Aparicio *et al.* 2007). De forma contraria, la dispersión de especies con frutos carnosos está fuertemente condicionada a la ingestión de estos frutos y semillas por animales. Por ejemplo, los pájaros frugívoros pueden consumir una mezcla de frutos y depositar las semillas agregadas bajo las especies que usan preferentemente para forrajear, condicionando la localización de los futuros

reclutas bajo estas especies (Herrera 1984; Verdú & García Fayos 1996; González-Varo *et al.* 2014 & 2021). Así pues, el tipo de mecanismo de dispersión de semillas podría considerarse como un rasgo funcional, ya que condiciona las interacciones adulto-juvenil, algo que ya ha sido valorado en otros trabajos (Chanthorn *et al.* 2018). A pesar de ello, se desconoce hasta qué punto la dispersión de semillas deja un legado que perdure en la distribución espacial de las plantas adultas de la comunidad.

No obstante, es necesario considerar que tras la dispersión de semillas existen otros factores que podrían estar afectando a las interacciones adulto-juvenil y adulto-adulto. Por ejemplo, una vez que ocurre la germinación y el establecimiento de plántulas, los agentes de mortalidad denso-dependientes pueden reducir el éxito de aquellas especies más abundantes, actuando como un mecanismo estabilizador (Bagchi *et al.* 2014). Esto podría alimentar el cribado espacial o “self-thinning” y condicionar las interacciones en la comunidad, apoyando la idea de que los antagonistas juegan un papel clave en el ensamblaje de la comunidad (Sutherland *et al.* 2013; Bever & Mangan 2015). Los antagonistas tienen el potencial de disminuir el fitness de las plantas huésped. Por ejemplo, los herbívoros consumen las hojas y reducen la captación de luz y abren el camino a la colonización de la planta por patógenos, quienes son capaces de infectar diversas estructuras de las plantas y generar múltiples daños, como la pérdida de estructuras fotosintéticas, el colapso del flujo de sabia en el tronco o la podredumbre en las raíces (Burdon 1987; Scholes & Rolfe 2009; Zhou *et al.* 2015). Es esperable que todos estos procesos cambien a lo largo de la ontogenia de las plantas, siendo los efectos mucho más severos cuando las plantas son jóvenes, ya que su capacidad para paliar los daños es más reducida. Así pues, es importante determinar cuál es la función de los patógenos en las interacciones adulto-juvenil, y sus consecuencias en las interacciones adulto-adulto.

Específicamente, estudiar si los patógenos especialistas condicionan las interacciones adulto-juvenil a nivel intra- e inter-específico proporcionaría información que permitiría responder una de las cuestiones planteadas por Sutherland *et al.* (2013). ¿Cuál es la función de los antagonistas en el ensamblaje de comunidades? La mayoría de patógenos son agentes denso-dependientes (Bell *et al.* 2006). Esto significa que su efecto es más fuerte cuando y donde la densidad de huéspedes es relativamente alta, algo que suele

pasar en estadios de vida temprana (reclutas), cerca de los adultos conespecíficos (Nathan & Muller-Landau 2000). Como ejemplo, Bagchi *et al.* (2010) evidenció que el reclutamiento de plántulas en bosques tropicales se reduce cuando la densidad de conespecíficos es alta, lo cual corresponde a un reclutamiento que depende negativamente de la densidad (NDD). Adicionalmente, sugirieron que esta mortalidad sería mayor si estas plántulas estaban localizadas cerca de un adulto conespecífico, generando un patrón sobre-compensado NDD donde el pico de mortalidad depende de la distancia a este adulto. De hecho, este patrón sobre-compensado fue descrito con anterioridad por McCanny (1985), y estaría fuertemente asociado a la hipótesis de Janzen-Connell (Janzen 1970; Connell 1971; McCanny 1985; Bagchi *et al.* 2010). Así pues, tanto la densidad de reclutas como su distancia a adultos conespecíficos (o adultos filogenéticamente cercanos) tendría un peso determinante en las redes de reclutamiento, y consecuentemente en la interacción entre plantas adultas a escalas temporales más amplias.

Estos estudios se han enfocado en especies puntuales, pero hay que añadir que las plantas filogenéticamente próximas tienden a compartir patógenos filogenéticamente próximos (Gilbert & Webb 2007). Consecuentemente, esto también podría condicionar las interacciones entre plantas. Opuestamente, existen casos donde dos plantas filogenéticamente distantes pueden ser infectadas por el mismo patógeno, algo que condicionará sus interacciones, pero que hasta el momento no ha sido estudiado. Por ejemplo, el hongo patógeno *Cronartium ribicola* infecta tanto a especies del género *Pinus* como a especies del género *Ribes*. Debido a su complejo ciclo de vida, se esperaría una menor frecuencia de reclutamiento y coocurrencia entre estas especies (Kaitera & Nuorteva 2006). Sin embargo, el papel de los patógenos en las interacciones planta-planta y sus consecuencias en el ensamblaje de las comunidades permanecen en gran medida inexplorado.

Evaluar hasta qué distancia todos estos procesos ecológicos influyen en las interacciones adulto-juvenil y en el ensamblaje de las comunidades es complicado. Muchos autores han enfocado el efecto de la distancia, y de los procesos relacionados, desde perspectivas diferentes (Murrell *et al.* 2001; Pacala 1997; Wiegand *et al.* 2003; Wiegand & Moloney, 2014). Afortunadamente, en las dos últimas décadas estas herramientas analíticas han mejorado considerablemente, siendo más fiables y fáciles de manejar. Una de

las herramientas más útiles para este propósito es el análisis de los patrones de puntos o “point pattern analysis” (Wiegand & Moloney 2004; Wiegand & Moloney 2014). Este método de análisis se basa en sistemas completamente mapeados, donde es necesaria la toma de las coordenadas y las variables deseadas (marcas asociadas a cada punto) de todos los individuos de las especies de interés en un área delimitada. Usando este método, es posible inferir y determinar qué procesos, dependientes de la densidad y de la distancia, influyen en el ensamblaje de las comunidades de plantas (Wiegand & Moloney 2014). Por ejemplo, McFadden *et al.* (2019) reveló que la tolerancia a la sequía promueve la agregación espacial intraespecífica, sugiriendo el efecto del filtrado de hábitat en el bosque Amazónico. Por otra parte, Chanthorn *et al.* (2018) mostró que los primates aumentan la riqueza de especies cerca de las especies de árboles donde suelen alimentarse en el bosque de Mo Singto en Tailandia, reflejando el resultado del proceso determinista de la dispersión de semillas. También, Bagchi *et al.* (2018), indicó que la defaunación genera agregación espacial y altas densidades de reclutas en comunidades de árboles del este Amazónico. Finalmente, Punchi-Manage *et al.* (2015) trabajó en un bosque de dipterocarpos en Sri Lanka para mostrar que las plantas adultas condicionan la riqueza de especies reclutadas en su vecindario. Todos estos trabajos son ejemplos de análisis espacialmente explícitos, que van aumentando desde finales de los años 90, y proporcionando una visión más detallada de los mecanismos de ensamblaje en comunidades vegetales (Velázquez *et al.* 2016). No obstante, la mayoría de estos trabajos se han realizado en sistemas tropicales, mientras que otros sistemas han sido bastante menos estudiados, como en los bosques Mediterráneos. En esta tesis, se han combinado análisis estadísticos convencionales con análisis de patrones de puntos para responder a las preguntas planteadas.

## **OBJETIVOS**

El objetivo de esta tesis es revelar qué mecanismos determinan la especificidad de las interacciones adulto-juvenil de plantas leñosas Mediterráneas y el ensamblaje de sus comunidades. Específicamente, este objetivo será abordado tanto desde la perspectiva de interacciones directas, condicionadas por la filogenia y el fenotipo de las plantas, como indirectas mediadas por patógenos especialistas.

La tesis se organiza en 4 capítulos, los cuales ya han sido publicados o se encuentran en proceso de revisión. El primer capítulo aborda qué rasgos funcionales de las plantas favorecen el reclutamiento, tanto desde la perspectiva de los reclutas, como desde la de los adultos. Además, este capítulo trata de determinar si la complementariedad de rasgos funcionales entre adultos y reclutas puede predecir la red de reclutamiento (capítulo publicado, Perea *et al.* 2021a). El segundo capítulo evalúa cómo el legado de la dispersión de semillas y los procesos que ocurren durante el reclutamiento moldean espacialmente las redes de interacción adulto-juvenil, a la vez que influyen potencialmente en las interacciones entre plantas adultas (capítulo publicado, Perea *et al.* 2021b). El tercer capítulo evalúa los patrones espaciales de infección de patógenos en plantas reclutas en relación a distancia desde adultos conespecíficos y heteroespecíficos, enfocando la hipótesis de Janzen-Connell desde otra perspectiva (capítulo publicado, Perea *et al.* 2020). El cuarto capítulo define la importancia de los paisajes filogenéticos y fenotípicos para definir los cambios en los procesos ecológicos durante la ontogenia de las especies (este artículo se encuentra actualmente en revisión).

El **capítulo 1, “*Plant functional traits involved in the assembly of canopy-recruit interactions*”**, determina qué rasgos de las plantas pueden ser considerados como funcionales para el reclutamiento, y cuáles de estos rasgos actúan complementariamente entre adultos y reclutas para explicar las redes de reclutamiento. Para ello, se han planteado las siguientes cuestiones: **(a)** ¿Qué rasgos de las plantas adultas determinan la fuerza del “canopy service” (i.e. número de reclutas bajo plantas adultas)? **(b)** ¿Qué rasgos de las plantas reclutas determinan su mayor o menor presencia en el banco de saplings (i.e. número de reclutas de cada especie)? y **(c)** ¿Existe alguna complementariedad entre rasgos de adultos y reclutas que pueda explicar la alta especificidad de las redes de reclutamiento?

A través de estas cuestiones determinamos *i)* qué rasgos funcionales determinan el éxito de reclutamiento y cómo lo hacen, y *ii)* cómo estos rasgos funcionales de adultos y reclutas explican las interacciones adulto-juvenil cuando actúan de manera complementaria.

El **capítulo 2, “*Legacy effects of seed dispersal mechanisms shape the spatial interaction network of plant species in Mediterranean forests*”**, usa análisis espacialmente explícitos, junto con análisis convencionales (modelos

lineales generalizados) para determinar cómo los mecanismos de dispersión de semillas determinan la estructura espacial de los reclutas y condicionan las redes de interacción adulto-adulto. Mediante esto se pretende: **(a)** cuantificar detalladamente los patrones espaciales intraespecíficos de reclutas y adultos y estimar el proceso de cribado espacial que sufre cada especie desde recluta a adulto (i.e. “self-thinning”); **(b)** cuantificar las interacciones espaciales interespecíficas de las redes recluta-recluta, adulto-juvenil y adulto-adulto, de forma ponderada y dirigida; **(c)** determinar si las especies tienden a formar agregaciones multi- o mono-específicas; y por último **(d)** relacionar el peso de las interacciones interespecíficas con el “self-thinning” y los mecanismos de dispersión de semillas de cada especie.

Este capítulo testa las siguientes hipótesis: *i)* Los reclutas y adultos de una misma especie tienen estructuras espaciales similares; *ii)* La red de asociaciones espaciales interespecíficas muestra dominancia de asociaciones positivas, especialmente en el caso de las plantas con frutos carnosos; *iii)* La comunidad está organizada en agregaciones multiespecíficas; y *iv)* Los mecanismos de dispersión de semillas y el “self-thinning” explican el peso de las interacciones interespecíficas.

El **capítulo 3**, ***“Pathogen life-cycle leaves footprint on the spatial distribution of recruitment of their host plants”***, determina si los ciclos de vida de hongos patógenos especialistas afectan a las interacciones adulto-juvenil y moldean espacialmente las interacciones adulto-adulto. Este capítulo está aproximado desde el nivel intraespecífico, evaluando la hipótesis de Janzen-Connell, pero también desde un punto de vista interespecífico. En este último caso se estudió cómo un patógeno especialista de dos especies de plantas filogenéticamente muy distantes puede afectar a las interacciones adulto-juvenil y adulto-adulto. Así pues, este capítulo responde a las siguientes preguntas: **(a)** ¿Refleja la distribución espacial de los reclutas el patrón de dispersión de semillas?; **(b)** ¿Incrementa la probabilidad de encontrar un adulto huésped respecto a otro con la distancia?; y **(c)** ¿Depende la infección de los reclutas de sus densidades y de la distancia a los focos potenciales de patógenos?

Usando esta aproximación se espera *i)* que la distribución espacial de reclutas en relación a adultos refleje la dispersión de semillas simuladas; *ii)* que la probabilidad de encontrar adultos que compartan patógenos aumente con la

distancia; y *iii*) que la probabilidad de infección de reclutas por patógenos especialistas sea mayor en lugares cercanos a focos potenciales de patógenos. El capítulo 4, “***Phylogenetic and phenotypic structure reflect ontogenetic shifts in ecological processes of plant community assembly***”, define la importancia de usar rasgos filogenéticos y fenotípicos de las especies para obtener una visión más detallada de los procesos que podrían determinar el ensamblaje espacial de la comunidad. Particularmente, se estudia: **(a)** si los reclutas dependen espacialmente de la disimilaridad filogenética y fenotípica de los reclutas su entorno, **(b)** si los reclutas dependen espacialmente de la disimilaridad filogenética y fenotípica de los adultos de su entorno; **(c)** si los adultos dependen espacialmente de la disimilaridad filogenética y fenotípica de los adultos de su entorno, y **(d)** si los patrones espaciales observados a nivel de comunidad reflejan los patrones de espaciales de cada especie.

Basado en estos escenarios, se espera *i*) que los reclutas de la comunidad no dependan espacialmente de la disimilaridad filogenética y fenotípica con otros reclutas debido a la alta estocasticidad de la dispersión de semillas; *ii*) que el patrón anterior se repita al evaluar las interacciones adulto-juvenil; *iii*) que los adultos reflejen cambios respecto a los patrones anteriores; y *iv*) que las especies sigan el mismo patrón espacial que la comunidad.

Finalmente, los resultados de este trabajo aportan un conocimiento más exhaustivo sobre cómo las redes de reclutamiento y el ensamblaje de la comunidad están afectadas por diversos mecanismos que moldean y estructuran espacialmente a las especies desde estado de recluta hasta estado adulto. Además, se pone de manifiesto la importancia y la necesidad de incorporar análisis espacialmente explícitos al estudio de las interacciones planta-planta y de los procesos de ensamblaje de comunidades de plantas.

# Capítulo 1

## Plant functional traits involved in the assembly of canopy–recruit interactions

Perea, A. J., Garrido, J. L., & Alcántara, J. M. (2021). Plant functional traits involved in the assembly of canopy–recruit interactions. *Journal of Vegetation Science*, 32(1), e12991.

<https://doi.org/10.1111/jvs.12991>

### ABSTRACT

**Questions:** The assembly of plant-communities depends strongly on mechanisms that determine the recruitment of different plant species. Studying recruitment using a trait-based approach may help in the search for general or dominant mechanisms involved in this process. Here, we try to disentangle what traits of saplings and established (canopy) plants can be considered as functional for recruitment, and whether the complementarity of these functional traits may be a driver of the plant community assembly.

**Location:** Regional. Two pine-oak forest communities in Sierra Sur de Jaén and one in Sierra de Segura. Southeast of the Iberian Peninsula.

**Methods:** In each forest community, we established three 50 × 50 m plots, where we identified the saplings of each species recruiting under the canopy of each species or in open interspaces. The study focuses on 37 woody species. Measures of 18 traits were conducted for 30 saplings and 10 adults of each species.

**Results:** Seed mass and the ratio height-basal diameter of saplings were positively associated with species abundance in the sapling bank under vegetation, while abundance in the sapling bank in open interspaces was only related to the type of mycorrhizal association. On the other hand, some traits of adult plants (LMA, seed dispersal mechanism, leaf habit and branch density) favour the recruitment of other species in their close proximity. However, we

found only circumstantial evidence of canopy-recruit trait complementarity affecting recruitment.

**Conclusions:** Our results suggest that the assembly of canopy-recruit interactions is primarily driven by the filtering effect of canopy species on recruitment, through traits that affect both seed arrival and soil properties. Species abundance in the sapling bank was related to resource acquisition traits. We did not find any clear evidence supporting that trait complementarity is involved in the interaction between canopy and recruit species.

**Keywords:** plant community assembly, functional traits, canopy service, sapling bank, plant recruitment, recruitment networks, Mediterranean forests, trait-based approach, woody plants.

# Capítulo 2

## Legacy effects of seed dispersal mechanisms shape the spatial interaction network of plant species in Mediterranean forests

Perea, A. J., Wiegand, T., Garrido, J. L., Rey, P. J., & Alcántara, J. M. (2021). Legacy effects of seed dispersal mechanisms shape the spatial interaction network of plant species in Mediterranean forests. *Journal of Ecology*, 109(10), 3670-3684

<https://doi.org/10.1111/1365-2745.13744>

### ABSTRACT

1. Seed dispersal by frugivores plays a key role in structuring and maintaining tree diversity in forests. However, little is known about how the spatial legacy of seed dispersal and early recruitment shapes spatial patterns and the spatial interaction network of plant species in mature forest communities.

2. We analysed two fully mapped mixed Pine-Oak forest communities using spatial point pattern analysis to determine (i) the detailed structure of the intraspecific spatial patterns of saplings and adults, (ii) the intra- and interspecific spatial interaction of saplings, adults, and saplings relative to adults, (iii) the spatial patterns of species richness at the community level, and (iv) whether seed dispersal mechanisms affect the plant-plant interaction networks and the ratio of adult to sapling neighbourhood densities used as surrogate for spatial self-thinning.

3. The intraspecific spatial patterns of saplings and adults showed in general complex nested cluster structures that were similar for sapling and adult stages, despite of substantial self-thinning in some dry-fruited species. The spatial network of saplings was characterized by positive spatial interactions. Adults of several tree species facilitated saplings in their proximity; however, adults of dry-fruited species, but not those of fleshy-fruited ones, lost almost all positive

interactions that occurred at the sapling stage. Besides, interaction strength between adults was positive and often significantly stronger if both species were fleshy-fruited. At the community level, the forests were structured into multispecies clumps across all life stages.

4. *Synthesis.* Our analyses highlight the importance of the spatial legacy of seed dispersal and early recruitment in the assembly of plant communities. Particularly, animal seed dispersal can lead to multispecies clusters and positive spatial associations across life stages in Mediterranean forests, with surprisingly little signatures of negative interactions. Our analysis suggests that changes of the spatial structure across plant life stages are driven by seed dispersal mechanisms and subsequent spatial self-thinning, generating a spatial footprint at the sapling stage that conditions the long-term interactions between adult plants. Combining spatial point pattern analysis with network analysis and species traits is a promising way to disentangle the processes underlying observed patterns of local diversity.

**Keywords:** Coexistence mechanisms, community-assembly, forest dynamics, plant-facilitation, point pattern analysis, recruitment networks, spatial self-thinning, species interactions.

# Capítulo 3

## Pathogen life-cycle leaves footprint on the spatial distribution of recruitment of their host plants

Perea, A. J., Garrido, J. L., Fedriani, J. M., Rey, P. J., & Alcántara, J. M. (2020). Pathogen life-cycle leaves footprint on the spatial distribution of recruitment of their host plants. *Fungal Ecology*, 47, 100974.

<https://doi.org/10.1016/j.funeco.2020.100974>

### ABSTRACT

Interactions between established and recruiting plants play an important role in species coexistence in natural plant communities. However, our knowledge on the particular ecological drivers of these interactions is still limited. We use spatial point pattern analysis to study the spatial patterns of recruitment and infection in two plant-pathogen systems, each involving a fungus with a different life cycle: the pair *Quercus faginea*-*Trabutia quercina* and the triad *Crataegus monogyna*-*Gymnosporangium* sp.-*Juniperus oxycedrus*. Our results show that *T. quercina*, an autoecious fungus, may act as a stabilizing mechanism in the population dynamics of *Q. faginea*. In turn, the effect of the heteroecious *Gymnosporangium* sp. on *C. monogyna* recruitment was more related to distance from the alternate host *J. oxycedrus* than to distance from conspecifics. These results demonstrate that the complexity of pathogen life cycle may impact recruitment and the development of interspecific plant-plant interactions in real plant communities.

**Keywords:** canopy-recruit interactions, distance-dependent recruitment, forest community dynamics, indirect interactions, Janzen-Connell, Phyllachoraceae, plant species coexistence, Point Pattern Analysis, Puccinaceae, tree recruitment.

# Capítulo 4

## Phylogenetic and phenotypic structure reflect ontogenetic shifts in ecological processes of plant community assembly

**Perea, A. J., Wiegand, T., Garrido, J. L., Rey, P. J., & Alcántara, J. M. (Per review). Phylogenetic and phenotypic structure reflect ontogenetic shifts in ecological processes of plant community assembly. *Oikos***

### **ABSTRACT**

The analysis of phylogenetic and phenotypic structure of plant communities can provide clues about the processes and interactions governing their assembly. These processes and interactions may imprint a signature on the spatial structure of the species and communities, which can shift during the plant ontogeny. In this study we used point pattern analyses to explore the phylogenetical and phenotypic landscapes of dissimilarity across life stages, testing whether they change from sapling to adult stages.

We used data from two fully-mapped communities of mixed pine-oak forests in southern Spain. Our analyses combined information on the phylogenetic structure and eight phenotypic traits for 15 woody plant species. We obtained phylogenetical and phenotypic landscapes by using normalised phylogenetic and phenotypic mark-correlation function, and mean phylogenetic and phenotypic dissimilarity.

Consistently across sites, the sapling bank at the community level lacked phylogenetic or phenotypic spatial pattern, whereas there was phylogenetic clustering in the adult stage. Nevertheless, the sapling bank at species levels frequently showed overdispersed patterns in both phylogenetic and phenotypic landscapes for rare species. In contrast, at the adult stage, we found phylogenetic clustering in just one species and phenotypic clustering in four species, the rest showing independence from phylogenetic or phenotypic landscapes

*Synthesis:* The processes driving the assembly of sapling banks and adult plants in the studied communities leave detectable signals in the spatial structure. Our findings reinforce the existence of ontogenetic shifts in the types of mechanisms involved in plant community assembly. Facilitation between phylogenetically distant and phenotypically divergent species favours the recruitment of rare species. However, processes acting later ameliorate the competition between close relatives and determine the spatial structure of adult plants. Nevertheless, the role of phenotype in shaping the interactions between adult plants was context- and trait-dependent. The use of spatial point pattern analysis allowed a more nuanced interpretation of the phylogenetic and phenotypic structures of plant communities.

**Keywords**

phylogeny, phenotype, functional traits, community assembly, ontogeny, point pattern analysis, facilitation, competition, forests, plant-plant interactions.

## RESULTADOS GENERALES

Los resultados de esta tesis pueden separarse en dos grandes bloques. El primero incluye los resultados correspondientes al estudio de la influencia de los rasgos funcionales que afectan al reclutamiento y sus implicaciones en las interacciones adulto-juvenil. Dicho bloque aborda el ensamblaje de la comunidad desde el punto de vista de procesos directos que dependen exclusivamente de las características fenotípicas de las especies de plantas (Capítulo 1). El segundo bloque incluye los resultados del estudio de los procesos dependientes de la distancia y la densidad en las interacciones adulto-juvenil y en el ensamblaje de las comunidades: dispersión de semillas, self-thinning, patógenos especialistas, y competencia y facilitación durante la ontogenia (Capítulo 2, 3 y 4, respectivamente). Este bloque aborda, desde una perspectiva espacialmente explícita, cómo diferentes mecanismos directos e indirectos pueden determinar el ensamblaje de las comunidades de plantas.

### Rasgos funcionales del reclutamiento y de las interacciones adulto-juvenil

Los resultados mostraron un grupo de rasgos que pueden ser considerados como funcionales para el reclutamiento, ya que determinaron la frecuencia de reclutamiento de las especies. Dichos rasgos funcionales que aumentaron el reclutamiento bajo cobertura arbórea fueron un bajo ratio altura/diámetro basal y unas semillas más grandes, mientras que la frecuencia de reclutamiento aumento en espacios abiertos para especies capaces de establecer simbiosis con ectomicorrizas. De acuerdo con la literatura, estos rasgos están asociados, entre otros, con procesos de crecimiento de la planta, evasión de predadores y uso de recursos, respectivamente (Goldberg *et al.* 1990, Westoby *et al.* 1996; Cornelissen *et al.* 2003; Birhane *et al.* 2012).

Al considerar el servicio que las plantas adultas proporcionan al reclutamiento de la comunidad (i.e. “canopy-service”), se obtuvo que las especies con baja densidad de ramas, frutos leñosos, alto LMA (Leaf mass per unit area/ masa de hoja por unidad de área) y hojas perennes aumentaban el número de reclutas en su proximidad. Consecuentemente, procesos como la interceptación de luz y de semillas, el reclamo postdispersivo de antagonistas, la descomposición de hojarasca, o la reducción de estrés, respectivamente, tienen

importancia en el “canopy-service” (Wright 2002; Garnier *et al.* 2004; Ramírez *et al.* 2006; Pouden *et al.* 2008).

A pesar de haber estudiado un grupo numeroso de rasgos, solo algunos de ellos pudieron ser considerados como funcionales para el reclutamiento. Curiosamente, al testar si la complementariedad de estos rasgos predice las interacciones adulto-juvenil, la hipótesis fue rechazada (**Capítulo 1**). Por ello, se necesitan otros enfoques que permitan responder a la pregunta principal de la tesis ¿Qué mecanismos predicen las interacciones adultos reclutas y el ensamblaje de comunidades?

### **Mecanismos dependientes de la densidad y la distancia como predictores de las interacciones adulto-juvenil y el ensamblaje de comunidades**

El uso de análisis espacialmente explícitos junto con los análisis convencionales permitió responder con un mayor nivel de detalle a la pregunta anterior. Esta aproximación permite determinar si los mecanismos ecológicos dependientes de la densidad y la distancia entre individuos de diferentes especies puede predecir las interacciones adulto-juvenil y el ensamblaje de las comunidades.

El legado de la dispersión de semillas mostró que las especies con frutos carnosos (la mayoría dispersadas por mamíferos y pájaros frugívoros) tienen un menor self-thinning. Esto, sumado a que sus agentes dispersivos suelen presentar una dieta mixta de frutos, les permite conservar las interacciones con especies de características similares cuando ambas sean adultas. Por el contrario, las especies dispersadas por frutos leñosos tienen un self-thinning muy fuerte y se dispersan de una forma más estocástica que les dificulta mantener esas interacciones en estado adulto. Conjuntamente, este estudio reveló que las especies tienden a estar agregadas y formar clústeres multiespecíficos, ya que el índice espacial de Simpson mostró valores mayores a los esperados. No obstante, es necesario considerar otros mecanismos postdispersivos, como la mortalidad causada por patógenos especialistas, ya que estos también podrían afectar a la distribución espacial de las especies, y por consiguiente al patrón filogenético y fenotípico de la comunidad (**Capítulo 2**).

Al evaluar el efecto de los patógenos en las comunidades de plantas se obtuvieron unos resultados interesantes. Estos sugieren la presencia del efecto Janzen-Connell en bosques mediterráneos, ya que la densidad de reclutas de *Q. faginea* fue menor cerca de adultos conoespecíficos que la esperada por la dispersión de semillas. De hecho, la densidad incrementa casi exponencialmente desde los 0 hasta los 5 metros (lo cual sugiere mayor mortalidad entre estas distancias; “overcompensating mortality” *sensu* Bagchi *et al.* 2010). Además, a esta distancia es donde la densidad de reclutas fue máxima, coincidiendo con la mayor probabilidad de infección por el hongo especialista *Trabutia quercina*. Finalmente, estos resultados mostraron que la probabilidad de encontrar un adulto de esta especie cerca de otro adulto conoespecífico incrementa progresivamente desde 0 a 20 metros (**Capítulo 3**).

Además, al evaluar el efecto de los patógenos a nivel interespecífico (Triada *Gymnosporangium* spp., *Juniperus oxycedrus*, *Crataegus monogyna*), los resultados mostraron un patrón similar al anterior: los reclutas de *C. monogyna* cerca de *J. oxycedrus* (foco de *Gymnosporangium* spp.) presentaron una mayor probabilidad de infección por el patógeno especialista, mientras que la probabilidad de encontrar un adulto de la primera especie junto a un adulto de la segunda especie incrementó desde los 0 hasta los 15 metros de distancia (**Capítulo 3**).

Los mecanismos de dispersión de semillas, el self-thinning y la denso-dependencia de los patógenos condiciona la distribución espacial de muchas de las especies de plantas presentes en estas comunidades. Esto puede generar diferentes huellas espaciales que permiten obtener una visión conjunta de los mecanismos de ensamblaje de las comunidades (**Capítulo 4**). Se ha observado que la comunidad de reclutas no depende ni filogénica ni fenotípicamente de los reclutas y adultos de su vecindario. Un patrón definido por las especies dominantes. No obstante, al evaluar los reclutas a nivel de especie, se observó que las especies raras, en su mayoría, tenían reclutas y adultos que eran filogenética y fenotípicamente más disimilares (sobredispersión). Curiosamente, la comunidad de adultos presentó agregación filogenética a nivel de comunidad, contrario a los resultados anteriores e indicando que los adultos tienden a estar rodeados de adultos filogenéticamente similares, lo cual sugiere que existe un cambio ontogénico en los procesos de ensamblaje. Sin embargo, solo uno de

los sitios evaluados presento agregación fenotípica. Además, al evaluar estos patrones a nivel de especie, se obtuvo que la mayoría de las especies de adultos son filogenética y fenotípicamente independientes del vecindario.

## DISCUSIÓN GENERAL

El proceso de reclutamiento en una especie está influido por una multitud de factores abióticos e interacciones bióticas que pueden afectarle positiva o negativamente. Cada especie posee unas características que le permiten responder a esos factores e interacciones de una manera particular. Como consecuencia, el entramado ecológico que da lugar a la estructura de una comunidad puede verse *a priori* como un sistema que opera de forma prácticamente caótica y, por tanto, poco o nada predecible. Sin embargo, los resultados obtenidos en esta tesis aportan nuevas evidencias al creciente número de estudios que sostienen que las interacciones planta-planta no se organizan de una forma puramente estocástica.

### La especificidad de las Interacciones

Los resultados de esta tesis han mostrado que no existe un único mecanismo que explique el éxito de las interacciones planta-planta durante el reclutamiento (Capítulos 1 y 4). De hecho, esto es lo que cabría esperar si tenemos en cuenta que el éxito de estas interacciones es específico del par de especies que interactúan (Gómez-Aparicio 2008; Alcántara *et al.* 2018). No obstante, hemos encontrado que ciertos caracteres se asocian con el éxito general de las plantas durante el reclutamiento (i.e. con su abundancia en el banco de reclutas), mientras que otros se asocian con el papel de las especies como nodrizas. La existencia de caracteres funcionales para el reclutamiento general muestra la importancia de los filtros bióticos y abióticos que operan de forma uniforme sobre todas las especies de la comunidad, como pueden ser las condiciones macroclimáticas o la actividad de antagonistas generalistas. Se trata, por tanto, de factores que no promueven la existencia de especificidad en las interacciones planta-planta.

La especificidad de las interacciones no se ajusta a un patrón simple en el que un carácter del recluta se complementa con un carácter del adulto. Algunas especies se comportan como generalistas respecto a las plantas de su entorno, de forma que su reclutamiento no depende de su similitud

filogenética o fenotípica con éstas. Esto les permite reclutarse de forma abundante por todo el suelo del bosque, convirtiéndose en especies dominantes del banco de reclutas. Por ejemplo, en el capítulo 1, los caracteres funcionales que más potencian el reclutamiento corresponden principalmente a los del género *Quercus*, que es capaz de establecerse en cualquier lugar, independientemente del vecindario circundante, por lo que su éxito de reclutamiento es muy alto. Sin embargo, otras especies se reclutan mejor cuando lo hacen en un entorno de especies alejadas filogenética o fenotípicamente. Estas especies, por tanto, sí que muestran especificidad en sus interacciones, lo que limita su reclutamiento y las convierte en especies raras en el banco de reclutas de la comunidad.

Las especies raras no presentan unos caracteres funcionales óptimos para el reclutamiento bajo las condiciones macroecológicas de nuestro sistema de estudio, por lo que dependen en mayor medida de los procesos de facilitación mediados por caracteres funcionales específicos de la planta nodriza. Por ejemplo, el género *Pinus*, cumple con la mayoría de requisitos para ser considerado como un género facilitador de otras especies de árboles (véase capítulo 1). Además, los resultados del capítulo 2 apoyan esta teoría, ya que la mayoría de las interacciones de facilitación consideradas en este estudio corrieron a cargo de especies de este género. Dado que estas especies son las más alejadas filogenéticamente del resto de la comunidad, su servicio de reclutamiento puede generar el patrón de sobredispersión filogenética observado en las interacciones adulto-juvenil de las especies raras (capítulo 4). Estos resultados apoyan previos trabajos que definen que la facilitación es más fuerte entre especies filogenéticamente distantes, y es más frecuente cuando al menos uno de los dos interactuantes es una especie rara (Valiente-Banuet & Verdú 2007; Soliveres *et al.* 2015; Alcántara *et al.* 2018; Calatayud *et al.* 2020).

Sin embargo, la especificidad de las interacciones no debe confundirse con el hecho de que todas las interacciones sean positivas. Estudios previos han mostrado que el 14.12% de las interacciones adulto-juvenil presentes en estas mismas comunidades de estudio tienen un valor negativo (Alcántara *et al.* 2018). Estos valores negativos pueden atribuirse a diversos mecanismos directos que deprimen el reclutamiento, como la competencia o los compuestos alelopáticos, pero también a diversos mecanismos indirectos como la acción de los antagonistas especialistas. Uno de los resultados obtenidos en el capítulo 3

ha demostrado que el efecto Janzen-Connell existe en sistemas mediterráneos. Por ejemplo, el hongo especialista *Trabutia quercina* tiene el potencial de disminuir el reclutamiento de *Quercus faginea* bajo adultos conoespecíficos. De igual manera, ha sido muy interesante mostrar que dos especies filogenéticamente distantes comparten un hongo patógeno, y que éste tiene una función primordial en sus interacciones adulto-juvenil. Particularmente, los resultados han mostrado un detrimento del reclutamiento de *C. monogyna* bajo *J. oxycedrus*, potencialmente causado por el hongo patógeno *Gymnosporangium* spp.

### **Cambios ontogénicos en las interacciones planta-planta**

Las necesidades de las especies cambian a lo largo de su ciclo de vital, por lo que es esperable que los procesos que determinan la especificidad de sus interacciones también lo hagan. Estudios previos sugieren que el balance entre facilitación y competencia es favorable a la primera durante el reclutamiento, pero puede ser favorable a la segunda a medida que la planta facilitada crece. Además, este cambio es más fuerte cuando las especies que interactúan están próximas filogenéticamente (Valiente-Banuet & Verdú 2008). Por lo tanto, determinar cómo la especificidad de las interacciones planta-planta cambia a lo largo de su ciclo vital permite definir los procesos ecológicos que determinan el ensamblaje de la comunidad y la coexistencia de las especies.

Los resultados obtenidos en el capítulo 2 han permitido definir que el tipo de mecanismo de dispersión de semillas juega un papel relevante en la estructuración espacial del banco de reclutas de la comunidad. Pese a que todas las especies han mostrado un cierto grado de agregación, se ha observado que las plantas dispersadas por vertebrados (frutos carnosos) tienen una agregación espacial más laxa en su estado recluta que las plantas dispersadas principalmente por factores abióticos (frutos secos). Esta elevada densidad de reclutas constituye un caldo de cultivo ideal para la proliferación de agentes de mortalidad denso-dependiente, como los hongos patógenos especialistas. Por ejemplo, en el capítulo 3 se ha mostrado que la infección por el hongo patógeno especialista, *Trabutia quercina*, depende de la densidad de reclutas de la especie hospedadora *Quercus faginea* (i.e. frutos secos). Estos antagonistas pueden generar un patrón sobrecompensado de mortalidad (Bagchi *et al.* 2010),

que explicaría por qué el cribado espacial es más fuerte en las especies más agregadas durante el reclutamiento.

El desproporcionadamente mayor tamaño de los individuos adultos respecto a los reclutas y su persistencia en el tiempo sugieren que éstos deben jugar un papel aún más relevante que las interacciones recluta-recluta en el ensamblado del banco de reclutas. La presencia de los adultos arrastra los procesos que se manifiestan en las interacciones recluta-recluta, pero puede añadir procesos adicionales, tanto positivos como negativos, que determinen la especificidad de algunas interacciones. Por ejemplo, los procesos de nucleación sugieren que las plantas de frutos carnosos tienden a reclutar otras especies de frutos carnosos (Verdú & García-Fayos 1996). Este fenómeno se ha visto parcialmente apoyado por los resultados expuestos en el capítulo 2. En dicho trabajo, *Juniperus oxycedrus* tiene un fuerte potencial como planta nodriza para *Pistacia lentiscus*, incluso puede favorecer el reclutamiento conoespecífico en la Sierra de Jaén. No obstante, al considerar el par *Crataegus laciniata*-*Crataegus monogyna* se observa que existe una inhibición del reclutamiento en la Sierra de Segura. Estas diferencias entre patrones de facilitación adulto-juvenil pueden estar generadas por procesos post-dispersivos que se asocian a cada especie y que están determinados por procesos dependientes de la distancia y la densidad, como la infección por hongos patógenos especialistas (capítulo 3). Como se ha expuesto anteriormente, los mecanismos de dispersión de semillas y las interacciones con patógenos especialistas afectan tanto a las interacciones entre reclutas, como a las adulto-juvenil. Sin embargo, las interacciones entre adultos y reclutas pueden involucrar otros mecanismos.

Los mecanismos que explican patrones de sobredispersión filogenética o fenotípica no están claros. Estudios previos han sugerido que ésta puede ser explicada por la existencia de segregación de nicho entre las plantas que interactúan, o por procesos de facilitación entre plantas. La segregación de nicho implica la acción de la competencia, pero Cahill *et al.* (2008) concluyeron que la fuerza de la competencia entre plantas vasculares no depende de la distancia filogenética, y Mayfield & Levine (2010) dan soporte a este hallazgo desde un punto de vista teórico. Así pues, parece que los patrones de sobredispersión filogenética y/o fenotípica están definidos principalmente por la acción de la facilitación adulto-juvenil. La facilitación por sí misma puede ser el reflejo de los diferentes mecanismos directos e indirectos que operan durante el

reclutamiento. Una facilitación directa ocurre cuando la planta adulta atempera las condiciones microclimáticas y favorece el reclutamiento de ciertas especies. No obstante, no está claro que ese atemperamiento actúe de forma selectiva sobre especies alejadas filogenéticamente, por lo que no se puede asegurar que sea el responsable de la sobredispersión observada. En otras ocasiones la facilitación puede ser el resultado de interacciones indirectas en las que participan terceros organismos. Por ejemplo, cuando las especies de adultos y reclutas comparten los mismos mutualistas. Pero en este caso, lo que observaríamos sería agregación filogenética, ya que las interacciones mutualistas tienden a estar conservadas filogenéticamente (Gómez *et al.* 2010). Una explicación alternativa podría ser que exista una facilitación aparente (Levine 1999) causada por las diferencias en la comunidad de antagonistas asociadas a cada especie de planta. Por ejemplo, el reclutamiento de una planta se puede ver aparentemente facilitado bajo otras con las que no comparte antagonistas. En este caso, adulto y recluta no interactúan en realidad, pero el reclutamiento no se ve afectado negativamente debido a la ausencia de estos terceros. Estudios previos han demostrado que la comunidad de antagonistas tiende a estar conservada filogenéticamente (Parker *et al.* 2015). Por tanto, esta facilitación aparente sí que explicaría la sobredispersión filogenética observada (capítulo 4).

Los mecanismos que afectan a los patrones de reclutamiento pueden verse modificados durante la ontogenia de las plantas, provocando cambios en la estructura espacial desde el banco de reclutas hasta la comunidad de adultos. Efectivamente, nuestros resultados han mostrado que el patrón filogenético espacial pasa de estar sobredispersado o neutro en el banco de reclutas a estar agregado en el estado adulto. Esto sugiere que algunos mecanismos operan durante la ontogenia causando la mortalidad selectiva de vecinos más alejados filogenéticamente. Esto contrasta con lo que hallaron Valiente-Banuet y Verdú (2008), quienes encontraron que un aumento de la competencia durante la ontogenia entre especies filogenéticamente próximas daba lugar a sobredispersión en las interacciones adulto-adulto. Este contraste puede deberse a que las interacciones entre plantas en ecosistemas más estresantes, como donde realizaron el estudio, requieren de la persistencia de interacciones positivas que ocurren durante el reclutamiento. Por el contrario, unas

condiciones más benignas, como en nuestros sistemas, promueven que los mecanismos que ocurren durante la ontogenia sean distintos.

A pesar de que la agregación filogenética sugiere un filtrado por hábitat, la homogeneidad ambiental, el tamaño de nuestras parcelas y las escalas espaciales a las que se testaron estas interacciones permite rechazar esta hipótesis. Así pues, otros mecanismos pueden explicar la agregación filogenética observada. La explicación más factible de este patrón sería una reducción aparente de la competencia a lo largo de la ontogenia (Fichtner *et al.* 2017). Esta reducción podría ser causada por un aumento del efecto beneficioso de organismos mutualistas, como por ejemplo los hongos micorrízicos que conectan eficientemente plantas relacionadas filogenéticamente (Beltrán *et al.* 2012; Montesinos-Navarro *et al.* 2019). No obstante, otra posibilidad es la acción de patógenos especialistas cuyos hospedadores están distanciados filogenéticamente (Kaitera & Nuorteva 2006; Jin *et al.* 2010; Lorrain *et al.* 2018). Por ejemplo, los resultados obtenidos en el capítulo 3 han mostrado que *Gymnosporangium* spp. genera segregación espacial entre *Crataegus monogyna* y *Juniperus oxycedrus* cuando ambos son adultos. Estos patógenos podrían explicar la agregación filogenética a nivel de comunidad. Además, este mismo patrón se manifiesta la estructura espacial filogenética de uno de los hospedadores de este hongo, *Crataegus monogyna*. La mayoría de los ejemplos de hongos patógenos heterocíclicos involucran plantas leñosas y herbáceas, por lo que no está claro hasta qué punto éstos pueden jugar un papel importante en la configuración espacial de plantas leñosas en bosques

## CONCLUSIONS

1. There are several traits that are functional for the recruitment process. Traits related to the resource uptake (ratio height/EBD, seed mass and mycorrhizal association) increase the recruitment in the sapling bank. Canopy plants modify the environment in their vicinity, and those traits related to light and seed interception and litter quality (branch density, dispersal mechanisms, LMA, leaf habit) determine the canopy service.

2. There was no evidence of complementarity between traits of recruits and canopy-plants to explain the specificity of pairwise interactions.
3. Seed dispersal mechanisms condition the assembly of the community by leaving a spatial legacy that is manifested in the spatial structure of adult plants.
4. Adults of fleshy-fruited species tend to occur closely, whereas dry-fruited species tend to be isolated, a difference determined by the stronger spatial self-thinning of the later species, occurring after the seed dispersal process.
5. Pathogens are distance- and density-dependent agents of mortality that condition the outcome of interactions across the life stages of their hosts. At intraspecific levels, the results evidenced patterns consistent with the Janzen-Connell hypothesis, whereas at interspecific levels shared pathogens modify the spatial structure of the host population across life stages.
6. Ecological processes and plant-plant interactions change along the species ontogeny, and condition the spatial phylogenetic pattern of the community. There was a shift from phylogenetic overdispersion to clustering across life stages that suggested an amelioration of the competition possibly caused by indirect interactions with mutualistic microorganisms.
7. Spatially explicit analyses provide a more nuanced method to disentangle the mechanisms involved in the assembly of plant-plant interactions.

## REFERENCIAS

- Ackerly, D., Knight, C., Weiss, S., Barton, K., & Starmer, K. (2002). Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia*, 130(3), 449-457.
- Adler, P. B., Fajardo, A., Kleinhesselink, A. R., & Kraft, N. J. (2013). Trait-based tests of coexistence mechanisms. *Ecology letters*, 16(10), 1294-1306
- Adler, P. B., Smull, D., Beard, K. H., Choi, R. T., Furniss, T., Kulmatiski, A., ..., Veblen, K. E., (2018). Competition and coexistence in plant communities: intraspecific competition is stronger than interspecific competition. *Ecology Letters*, 21(9), 1319-1329.
- Aerts, R. (1990). Nutrient use efficiency in evergreen and deciduous species from heathlands. *Oecologia*, 84(3), 391-397.
- Alcántara, J. M., & Rey, P. J. (2012). Linking topological structure and dynamics in ecological networks. *The American Naturalist*, 180(2), 186-199.
- Alcántara, J. M., & Rey, P. J. (2014). Community dynamics: lessons from a skeleton. *Frontiers in ecology, evolution and complexity*, 40.
- Alcántara, J. M., Rey, P. J., & Manzaneda, A. J. (2015). A model of plant community dynamics based on replacement networks. *Journal of Vegetation Science*, 26(3), 524-537.
- Alcántara, J. M., Pulgar, M., & Rey, P. J. (2017). Dissecting the role of transitivity and intransitivity on coexistence in competing species networks. *Theoretical Ecology*, 10(2), 207-215.
- Alcántara, J. M., Pulgar, M., Trøjelsgaard, K., Garrido, J. L., & Rey, P. J. (2018). Stochastic and deterministic effects on interactions between canopy and recruiting species in forest communities. *Functional Ecology*, 32(9), 2264-2274.

- Alcántara, J. M., Garrido, J. L., & Rey, P. J. (2019). Plant species abundance and phylogeny explain the structure of recruitment networks. *New Phytologist*, 223(1), 366-376.
- Alcántara, J. M., Garrido, J. L., Montesinos-Navarro, A., Rey, P. J., Valiente-Banuet, A., & Verdú, M. (2019). Unifying facilitation and recruitment networks. *Journal of Vegetation Science*, 30(6), 1239-1249.
- Anthelme, F., & Dangles, O. (2012). Plant–plant interactions in tropical alpine environments. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14(5), 363-372.
- Aponte, C., García, L. V., & Marañón, T. (2013). Tree species effects on nutrient cycling and soil biota: a feedback mechanism favouring species coexistence. *Forest Ecology and Management*, 309, 36-46.
- Armada, E., Azcón, R., López-Castillo, O. M., Calvo-Polanco, M., & Ruiz-Lozano, J. M. (2015). Autochthonous arbuscular mycorrhizal fungi and *Bacillus thuringiensis* from a degraded Mediterranean area can be used to improve physiological traits and performance of a plant of agronomic interest under drought conditions. *Plant Physiology and Biochemistry*, 90, 64-74.
- Armas, C., & Pugnaire, F. I. (2009). Ontogenetic shifts in interactions of two dominant shrub species in a semi-arid coastal sand dune system. *Journal of Vegetation Science*, 20(3), 535-546.
- Arnell, M., Ehrlén, J., & Eriksson, O. (2021). Local distribution patterns of fleshy-fruited woody plants—testing the orchard hypothesis. *Ecography*, 44(3), 481-492.
- Ashkannejhad, S., & Horton, T. R. (2006). Ectomycorrhizal ecology under primary succession on coastal sand dunes: interactions involving *Pinus contorta*, suilloid fungi and deer. *New Phytologist*, 169(2), 345-354.
- Augspurger, C. K., & Kelly, C. K. (1984). Pathogen mortality of tropical tree seedlings: experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density, and light conditions. *Oecologia*, 61(2), 211-217.
- Axer, M., Schlicht, R., & Wagner, S. (2021). Modelling potential density of natural regeneration of European oak species (*Quercus robur* L.,

*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) depending on the distance to the potential seed source: Methodological approach for modelling dispersal from inventory data at forest enterprise level. *Forest Ecology and Management*, 482, 118802.

- Baddeley, A., Rubak, E., Turner, R., (2015). *Spatial Point Patterns: Methodology and Applications with R*. Chapman and Hall/CRC.
- Baddeley, A. (2020). *Spatial point pattern analysis, model-fitting, simulation, tests*.
- Bagchi, R., Swinfield, T., Gallery, R. E., Lewis, O. T., Gripenberg, S., Narayan, L., & Freckleton, R. P. (2010). Testing the Janzen-Connell mechanism: Pathogens cause overcompensating density dependence in a tropical tree. *Ecology letters*, 13(10), 1262-1269.
- Bagchi, R., Henrys, P. A., Brown, P. E., Burslem, D. F. P., Diggle, P. J., Gunatilleke, C. S., ... & Valencia, R. L. (2011). Spatial patterns reveal negative density dependence and habitat associations in tropical trees. *Ecology*, 92(9), 1723-1729.
- Bagchi, R., Gallery, R. E., Gripenberg, S., Gurr, S. J., Narayan, L., Addis, C. E., ... & Lewis, O. T. (2014). Pathogens and insect herbivores drive rainforest plant diversity and composition. *Nature*, 506(7486), 85-88.
- Bagchi, R., Swamy, V., Latorre Farfan, J. P., Terborgh, J., Vela, C. I., Pitman, N. C., & Sanchez, W. G. (2018). Defaunation increases the spatial clustering of lowland Western Amazonian tree communities. *Journal of Ecology*, 106(4), 1470-1482.
- Bai, X., Queenborough, S. A., Wang, X., Zhang, J., Li, B., Yuan, Z., ... & Hao, Z. (2012). Effects of local biotic neighbors and habitat heterogeneity on tree and shrub seedling survival in an old-growth temperate forest. *Oecologia*, 170(3), 755-765.
- Baraloto, C., Hardy, O. J., Paine, C. T., Dexter, K. G., Cruaud, C., Dunning, L. T., ... & Chave, J. (2012). Using functional traits and phylogenetic trees to examine the assembly of tropical tree communities. *Journal of Ecology*, 100(3), 690-701.

- Barot, S., & Gignoux, J. (2004). Mechanisms promoting plant coexistence: can all the proposed processes be reconciled?. *Oikos*, 106(1), 185-192.
- Barr, M. E., 1987. The genus *Trabutia* and its position in the ascomycetes. *Mycologia*, 79(2), 188-192.
- Barrett, L. G., Kniskern, J. M., Bodenhausen, N., Zhang, W., & Bergelson, J. (2009). Continua of specificity and virulence in plant host–pathogen interactions: causes and consequences. *New Phytologist*, 183(3), 513-529.
- Bartomeus, I., & Godoy, O. (2018). Biotic controls of plant coexistence. *Journal of Ecology* 106 (5), 1767–1772.
- Bazzaz, F. A. (1979). The physiological ecology of plant succession. *Annual review of Ecology and Systematics*, 10(1), 351-371.
- Beckman, N. G., Neuhauser, C., & Muller-Landau, H. C. (2012). The interacting effects of clumped seed dispersal and distance- and density-dependent mortality on seedling recruitment patterns. *Journal of Ecology*, 100(4), 862-873. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2012.01978.x>
- Beckman, N. G., & Rogers, H. S. (2013). Consequences of seed dispersal for plant recruitment in tropical forests: interactions within the seedscape. *Biotropica*, 45(6), 666-681. <https://doi.org/10.1111/btp.12071>
- Bell, T., Freckleton, R. P., & Lewis, O. T. (2006). Plant pathogens drive density-dependent seedling mortality in a tropical tree. *Ecology letters*, 9(5), 569-574.
- Beltrán, E., Valiente-Banuet, A., & Verdú, M. (2012). Trait divergence and indirect interactions allow facilitation of congeneric species. *Annals of botany*, 110(7), 1369-1376.
- Benítez, M. S., Hersh, M. H., Vilgalys, R., Clark, J. S., (2013). Pathogen regulation of plant diversity via effective specialization. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(12), 705-711.

- Bertness, M. D., & Callaway, R. (1994). Positive interactions in communities. *Trends in ecology & evolution*, 9(5), 191-193.
- Bever, J. D., Mangan, S. A., & Alexander, H. M. (2015). Maintenance of plant species diversity by pathogens. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 46, 305-325.
- Biganzoli, F., Wiegand T., and Batista W.B., (2009). Fire-mediated interactions between shrubs in a South American temperate savannah. *Oikos* 118: 1383–1395.
- Bigler, C. (2016). Trade-offs between growth rate, tree size and lifespan of mountain pine (*Pinus montana*) in the Swiss National Park. *PLoS One*, 11(3), e0150402. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0150402>
- Birhane, E., Sterck, F. J., Fetene, M., Bongers, F., & Kuyper, T. W., (2012). Arbuscular mycorrhizal fungi enhance photosynthesis, water use efficiency, and growth of frankincense seedlings under pulsed water availability conditions. *Oecologia*, 169(4), 895-904.
- Brand, G., & Shattock, R. (2006). Sorting out Gymnosporangium species—the aecial stage. *Field Mycology*, 7(4), 123-127.
- Brooks, M. E., Kristensen, K., van Benthem, K. J., Magnusson, A., Berg, C. W., Nielsen, A., ... & Bolker, B. M. (2017). glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *The R journal*, 9(2), 378-400.
- Burdon, J. J. (1987). *Diseases and plant population biology*. CUP Archive.
- Bussotti, F. (2008). Functional leaf traits, plant communities and acclimation processes in relation to oxidative stress in trees: a critical overview. *Global Change Biology*, 14(11), 2727-2739.
- Butterfield, B. J., & Briggs, J. M. (2011). Regeneration niche differentiates functional strategies of desert woody plant species. *Oecologia*, 165(2), 477-487.
- Cadotte, M. W., Dinnage, R., & Tilman, D. (2012). Phylogenetic diversity promotes ecosystem stability. *Ecology*, 93(sp8), S223-S233.

- Cadotte, M., Albert, C. H., & Walker, S. C. (2013). The ecology of differences: assessing community assembly with trait and evolutionary distances. *Ecology letters*, 16(10), 1234-1244.
- Cadotte, M. W., Arnillas, C. A., Livingstone, S. W., & Yasui, S. L. E. (2015). Predicting communities from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 30(9), 510-511.
- Cadotte, M. W., Carboni, M., Si, X., & Tatsumi, S. (2019). Do traits and phylogeny support congruent community diversity patterns and assembly inferences?. *Journal of Ecology*, 107(5), 2065-2077.
- Cahill Jr, J. F., Kembel, S. W., Lamb, E. G., & Keddy, P. A. (2008). Does phylogenetic relatedness influence the strength of competition among vascular plants?. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 10(1), 41-50.
- Callaway, R. M., & Walker, L. R. (1997). Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78(7), 1958-1965.
- Callaway, R.M. (2007) *Positive Interactions and Interdependence in Plant Communities*. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- Caravaca, F., Figuerola, D., Barea, J. M., Azcon-Aguilar, C., & Roldan, A. (2004). Effect of mycorrhizal inoculation on nutrient acquisition, gas exchange, and nitrate reductase activity of two Mediterranean-autochthonous shrub species under drought stress. *Journal of Plant Nutrition*, 27(1), 57-74.
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., ... & Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486(7401), 59-67.
- Carson, W. P., & Peterson, C. J. (1990). The role of litter in an old-field community: impact of litter quantity in different seasons on plant species richness and abundance. *Oecologia*, 85(1), 8-13.
- Cavender-Bares, J., Ackerly, D. D., Baum, D. A., & Bazzaz, F. A. (2004). Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *The American Naturalist*, 163(6), 823-843.

- Cavender-Bares, J., Kozak, K. H., Fine, P. V., & Kembel, S. W. (2009). The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology letters*, 12(7), 693-715.
- Chanthorn, W., Wiegand, T., Getzin, S., Brockelman, W. Y., & Nathalang, A. (2018). Spatial patterns of local species richness reveal importance of frugivores for tropical forest diversity. *Journal of Ecology*, 106(3), 925-935.
- Chesson, P., (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual review of Ecology and Systematics*, 31(1), 343-366.
- Chu, C., Adler, P. B., 2015. Large niche differences emerge at the recruitment stage to stabilize grassland coexistence. *Ecological Monographs*, 85(3), 373-392.
- Chun, J. H., & Lee, C. B. (2019). Temporal changes in species, phylogenetic, and functional diversity of temperate tree communities: Insights from assembly patterns. *Frontiers in plant science*, 10, 294.
- Clark, J. S., Macklin, E., Wood, L., 1998. Stages and spatial scales of recruitment limitation in southern Appalachian forests. *Ecological Monographs*, 68(2), 213-235.
- Clarke K.R., Warwick R.M. (1998). A taxonomic distinctness index and its statistical properties. *Journal of Applied Ecology* 35(4):523–31
- Cohen, J. E., Pimm, S. L., Yodzis, P., & Saldaña, J. (1993). Body sizes of animal predators and animal prey in food webs. *Journal of Animal Ecology*, 67-78.
- Comita, L. S., Queenborough, S. A., Murphy, S. J., Eck, J. L., Xu, K., Krishnadas, M., ... & Zhu, Y. (2014). Testing predictions of the Janzen–Connell hypothesis: a meta-analysis of experimental evidence for distance-and density-dependent seed and seedling survival. *Journal of Ecology*, 102(4), 845-856.
- Connell, J. H. (1971). On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *Dynamics of populations*, 298, 312.

- Connell, J. H., & Slatyer, R. O. (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist*, 111(982), 1119-1144.
- Coomes, D. A., & Grubb, P. J. (2000). Impacts of root competition in forests and woodlands: a theoretical framework and review of experiments. *Ecological monographs*, 70(2), 171-207.
- Cornelissen, J. H. C., & Thompson, K. (1997). Functional leaf attributes predict litter decomposition rate in herbaceous plants. *New Phytologist*, 135(1), 109-114.
- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., ... & Poorter, H. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian journal of Botany*, 51(4), 335-380.
- Crawford, K. M., Bauer, J. T., Comita, L. S., Eppinga, M. B., Johnson, D. J., Mangan, S. A., ... & Bever, J. D. (2019). When and where plant-soil feedback may promote plant coexistence: a meta-analysis. *Ecology Letters*, 22(8), 1274-1284.
- Cressie, N., 1993. *Statistics for Spatial Data*, Revised Edition. John Wiley & Sons, New York.
- de Bello, F., Šmilauer, P., Diniz-Filho, J. A. F., Carmona, C. P., Lososová, Z., Herben, T., & Götzenberger, L. (2017). Decoupling phylogenetic and functional diversity to reveal hidden signals in community assembly. *Methods in Ecology and Evolution*, 8(10), 1200-1211.
- de Bello, F., Lavorel, S., Hallett, L. M., Valencia, E., Garnier, E., Roscher, C., ... & Lepš, J. (2021). Functional trait effects on ecosystem stability: assembling the jigsaw puzzle. *Trends in Ecology & Evolution*.
- De la Cruz, M., Romao R.L., Escudero A., Maestre F.T., (2008). Where do seedlings go? A spatio-temporal analysis of seedling mortality in a semi-arid gypsophyte. *Ecography* 31: 1–11.
- Debussche, M., Isenmann, P., (1989). Fleshy fruit characters and the choices of bird and mammal seed dispersers in a Mediterranean region. *Oikos* 56, 327-338.

- Dehling, D. M., Töpfer, T., Schaefer, H. M., Jordano, P., Böhning-Gaese, K., & Schleuning, M. (2014). Functional relationships beyond species richness patterns: trait matching in plant–bird mutualisms across scales. *Global Ecology and Biogeography*, 23(10), 1085-1093.
- Dehling, D. M., Jordano, P., Schaefer, H. M., Böhning-Gaese, K., & Schleuning, M. (2016). Morphology predicts species' functional roles and their degree of specialization in plant–frugivore interactions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1823), 20152444.
- Dervis, S., Dixon, L., Doğanlar, M., & Rossman, A., (2010). Gall production on hawthorns caused by *Gymnosporangium* spp. in Hatay province, Turkey. *Phytoparasitica*, 38(4), 391-400.
- Diggle, P. J., Gratton, R. J., (1984). Monte Carlo methods of inference for implicit statistical models. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)*, 46(2), 193-212.
- Diggle, P.J., (2003). *Statistical Analysis of Spatial Point Patterns*. 2nd ed. Arnold, London.
- Duncan, R. P. (1991). Competition and the coexistence of species in a mixed podocarp stand. *Journal of Ecology*, 1073-1084. <https://doi.org/10.2307/2261099>
- Edwards, K. F., & Schreiber, S. J. (2010). Preemption of space can lead to intransitive coexistence of competitors. *Oikos*, 119(7), 1201-1209.
- Egan, C., Li, D. W., & Klironomos, J. (2014). Detection of arbuscular mycorrhizal fungal spores in the air across different biomes and ecoregions. *Fungal Ecology*, 12, 26-31.
- El-Gholl, N. E., Schubert, T. S., (1987). Tar Spot of Live Oak. Florida Department of Agriculture and Consumer Services.
- Emerson, B. C., & Gillespie, R. G. (2008). Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(11), 619-630.

- Fedriani, J. M., & Wiegand, T. (2014). Hierarchical mechanisms of spatially contagious seed dispersal in complex seed-disperser networks. *Ecology*, 95(2), 514-526.
- Fichtner, A., Härdtle, W., Li, Y., Bruelheide, H., Kunz, M., & von Oheimb, G. (2017). From competition to facilitation: how tree species respond to neighbourhood diversity. *Ecology Letters*, 20(7), 892-900.
- Freckleton, R. P., Lewis, O. T., (2006). Pathogens, density dependence and the coexistence of tropical trees. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1604), 2909-2916.
- Funk, J. L., Larson, J. E., Ames, G. M., Butterfield, B. J., Cavender-Bares, J., Firn, J., ... & Wright, J. (2017). Revisiting the Holy Grail: using plant functional traits to understand ecological processes. *Biological Reviews*, 92(2), 1156-1173.
- Gamfeldt, L., Snäll, T., Bagchi, R., Jonsson, M., Gustafsson, L., Kjellander, P., ... & Bengtsson, J. (2013). Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. *Nature communications*, 4(1), 1-8.
- García, D., Zamora, R., Hódar, J. A., Gómez, J. M., & Castro, J. (2000). Yew (*Taxus baccata* L.) regeneration is facilitated by fleshy-fruited shrubs in Mediterranean environments. *Biological Conservation*, 95(1), 31-38.
- García-Cervigón, A. I., Gazol, A., Sanz, V., Camarero, J. J., Olano, J. M., (2013). Intraspecific competition replaces interspecific facilitation as abiotic stress decreases: The shifting nature of plant–plant interactions. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 15(4), 226-236.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M. L., Roumet, C., Debussche, M., ... & Toussaint, J. P. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85(9), 2630-2637.
- Garzón-López, C. X., Ballesteros-Mejía, L., Ordóñez, A., Bohlman, S. A., Olff, H., Jansen, P. A., (2015). Indirect interactions among tropical tree species through shared rodent seed predators: a novel mechanism of tree species coexistence. *Ecology Letters*, 18(8), 752-760.

- Gavrikov, V., Stoyan, D., (1995). The use of marked point processes in ecological and environmental forest studies. *Environmental and Ecological Statistics*, 2(4), 331-344.
- Gerhold, P., Cahill, J. F., Winter, M., Bartish, I. V., & Prinzing, A. (2015). Phylogenetic patterns are not proxies of community assembly mechanisms (they are far better). *Functional Ecology*, 29(5), 600-614.
- Getzin, S., Wiegand, T., Wiegand, K., & He, F. (2008). Heterogeneity influences spatial patterns and demographics in forest stands. *Journal of Ecology*, 96(4), 807-820.
- Getzin, S., Wiegand, T., & Hubbell, S. P. (2014). Stochastically driven adult–recruit associations of tree species on Barro Colorado Island. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1790), 20140922.  
<https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0922>
- Gilbert, G. S., & Webb, C. O. (2007). Phylogenetic signal in plant pathogen–host range. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(12), 4979-4983.
- Godoy, O., Kraft, N. J., Levine, J. M., (2014). Phylogenetic relatedness and the determinants of competitive outcomes. *Ecology Letters*, 17(7), 836-844.
- Goldberg, D. E. (1990). Components of resource competition in plant communities. *Perspectives on plant competition*, ed. J.B. Grace, D. Tilman, pp. 27–49. San Diego, CA: Academic.
- Goldberg, D. E., & Landa, K. (1991). Competitive effect and response: hierarchies and correlated traits in the early stages of competition. *Journal of Ecology*, 1013-1030.
- Goldberg, D. E., & Barton, A. M. (1992). Patterns and consequences of interspecific competition in natural communities: a review of field experiments with plants. *The American Naturalist*, 139(4), 771-801.  
<https://doi.org/10.1086/285357>.
- Gómez, J. M. (2003). Spatial patterns in long-distance dispersal of *Quercus ilex* acorns by jays in a heterogeneous landscape. *Ecography*, 26(5), 573-584.

- 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(2), 287-297.
- Gómez, J. M., Verdú, M., & Perfectti, F. (2010). Ecological interactions are evolutionarily conserved across the entire tree of life. *Nature*, 465(7300), 918-921.
- Gómez-Aparicio, L., M. Gómez, J., & Zamora, R. (2007). Spatiotemporal patterns of seed dispersal in a wind-dispersed Mediterranean tree (*Acer opalus* subsp. *granatense*): implications for regeneration. *Ecography*, 30(1), 13-22.
- Gómez-Aparicio, L. (2008). Spatial patterns of recruitment in Mediterranean plant species: linking the fate of seeds, seedlings and saplings in heterogeneous landscapes at different scales. *Journal of Ecology*, 96(6), 1128-1140. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01431.x>
- González-Varo, J. P., Arroyo, J. M., & Jordano, P. (2014). Who dispersed the seeds? The use of DNA barcoding in frugivory and seed dispersal studies. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(8), 806-814.
- González-Varo, J. P., Onrubia A., Pérez-Méndez N., Tarifa R., Illera J.C. (2021). Fruit abundance and trait matching determine diet type and body condition across frugivorous bird populations. *Oikos*, 0, 1-13
- Grossman, J. J., Cavender-Bares, J., Reich, P. B., Montgomery, R. A., Hobbie, S. E., (2019). Neighborhood diversity simultaneously increased and decreased susceptibility to contrasting herbivores in an early stage forest diversity experiment. *Journal of Ecology*, 107(3), 1492-1505.
- Grubb, P. J. (1977). The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, 52(1), 107-145.
- Hammer, E. C., Pallon, J., Wallander, H., & Olsson, P. A. (2011). Tit for tat? A mycorrhizal fungus accumulates phosphorus under low plant carbon availability. *FEMS microbiology ecology*, 76(2), 236-244.

- Hanley, M. E., & Sykes, R. J. (2009). Impacts of seedling herbivory on plant competition and implications for species coexistence. *Annals of Botany*, 103(8), 1347-1353.
- Hardesty, B. D. (2005). Seed dispersal of woody plants in tropical forests: concepts, examples and future directions. *Biotic interactions in the tropics: Their role in the maintenance of species diversity* (pp 267-309). Cambridge University Press.  
<https://doi.org/10.1017/CBO9780511541971.012>
- Hardy, O. J., & Senterre, B. (2007). Characterizing the phylogenetic structure of communities by an additive partitioning of phylogenetic diversity. *Journal of Ecology*, 95(3), 493-506.
- Herrera, C. M. (1984). A study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interaction in Mediterranean scrublands. *Ecological monographs*, 54(1), 1-23.
- Herrera, J. M., Morales, J. M., García, D., (2011). Differential effects of fruit availability and habitat cover for frugivore-mediated seed dispersal in a heterogeneous landscape. *Journal of Ecology*, 99(5), 1100-1107.
- Hortal, J., de Bello, F., Diniz-Filho, J. A. F., Lewinsohn, T. M., Lobo, J. M., & Ladle, R. J. (2015). Seven shortfalls that beset large-scale knowledge of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46, 523-549.
- Horton, T. R. (2017). Spore dispersal in ectomycorrhizal fungi at fine and regional scales. *Biogeography of mycorrhizal symbiosis*. New York, NY, USA: Springer International Publishing, 61–78.
- Howe, H. F. (1989). Scatter-and clump-dispersal and seedling demography: hypothesis and implications. *Oecologia*, 79(3), 417-426.  
<https://doi.org/10.1007/BF00384323>
- Hubbell, S. P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography* (MPB-32) (Vol. 32). Princeton University Press.
- Illian, J., Penttinen, A., Stoyan, H., & Stoyan, D. (2008). *Statistical analysis and modelling of spatial point patterns* (Vol. 70). John Wiley & Sons.

- Jacquemyn, H., Endels P., Honnay O., Wiegand T., (2010). Spatio-temporal analysis of seedling recruitment, mortality and persistence into later life stages in the rare *Primula vulgaris*. *Journal of Applied Ecology* 47: 431–440.
- Janse-Ten Klooster, S. H., Thomas, E. J., & Sterck, F. J. (2007). Explaining interspecific differences in sapling growth and shade tolerance in temperate forests. *Journal of Ecology*, 95(6), 1250-1260.
- Janzen, D. H. (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, 104(940), 501-528.
- Jensen, A. M., & Löf, M. (2017). Effects of interspecific competition from surrounding vegetation on mortality, growth and stem development in young oaks (*Quercus robur*). *Forest Ecology and Management*, 392, 176-183. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.03.009>
- Jin, Y., Szabo, L. J., & Carson, M. (2010). Century-old mystery of *Puccinia striiformis* life history solved with the identification of *Berberis* as an alternate host. *Phytopathology*, 100(5), 432-435.
- Johnson, D. J., Condit, R., Hubbell, S. P., & Comita, L. S. (2017). Abiotic niche partitioning and negative density dependence drive tree seedling survival in a tropical forest. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1869), 20172210.
- Jordán de Urrés, M., 1941. Datos para la flora española de micromicetos (segunda nota). In *Anales del Jardín Botánico de Madrid* (Vol. 1, No. 1, pp. 59-78). Real Jardín Botánico.
- Juhásová, G., Praslicka, J., 2002. Occurrence and harmful effects of *Gymnosporangium sabiniae* (Dicks.) Winter in Slovak Republic. *Plant Protection Science-Prague-*, 38(3), 89-93.
- Kadowaki, K., Yamamoto, S., Sato, H., Tanabe, A. S., Hidaka, A., & Toju, H. (2018). Mycorrhizal fungi mediate the direction and strength of plant–soil feedbacks differently between arbuscular mycorrhizal and ectomycorrhizal communities. *Communications Biology*, 1(1), 1-11.
- Kaitera, J., & Nuorteva, H. (2006). Susceptibility of *Ribes* spp. to pine stem rusts in Finland. *Forest Pathology*, 36(4), 225-246.

- Kassambara, A., & Mundt, F. (2017). Package 'factoextra'. Extract and visualize the results of multivariate data analyses, 76.
- Kattge, J., Bönisch, G., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I. C., Leadley, P., ... & Cuntz, M. (2020). TRY plant trait database—enhanced coverage and open access. *Global change biology*, 26(1), 119-188.
- Kazakou, E., Violle, C., Roumet, C., Pintor, C., Gimenez, O., & Garnier, E. (2009). Litter quality and decomposability of species from a Mediterranean succession depend on leaf traits but not on nitrogen supply. *Annals of Botany*, 104(6), 1151-1161.
- Kembel, S. W., & Hubbell, S. P. (2006). The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. *Ecology*, 87(sp7), S86-S99.
- Kraft, N. J., Cornwell, W. K., Webb, C. O., & Ackerly, D. D. (2007). Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. *The American Naturalist*, 170(2), 271-283.
- Kraft, N. J., Valencia, R., & Ackerly, D. D. (2008). Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, 322(5901), 580-582.
- Kraft, N. J., & Ackerly, D. D. (2010). Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecological monographs*, 80(3), 401-422.
- Kraft, N. J., & Ackerly, D. D. (2014). Assembly of plant communities. *Ecology and the Environment*, 8, 67-88.
- Kraft, N. J., Adler, P. B., Godoy, O., James, E. C., Fuller, S., & Levine, J. M. (2015). Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional ecology*, 29(5), 592-599.
- Kraft, N. J., Godoy, O., & Levine, J. M. (2015). Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(3), 797-802.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.1413650112>
- Kumar, S., Stohlgren, T. J., & Chong, G. W. (2006). Spatial heterogeneity influences native and non-native plant species

richness. *Ecology*, 87(12), 3186-3199. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[3186:SHINAN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[3186:SHINAN]2.0.CO;2)

- Kunstler, G., Falster, D., Coomes, D. A., Hui, F., Kooyman, R. M., Laughlin, D. C., ... & Aiba, M. (2016). Plant functional traits have globally consistent effects on competition. *Nature*, 529(7585), 204-207.
- Lal, C. B., Annapurna, C., Raghubanshi, A. S., & Singh, J. S. (2001). Effect of leaf habit and soil type on nutrient resorption and conservation in woody species of a dry tropical environment. *Canadian Journal of Botany*, 79(9), 1066-1075.
- Laliberté, E., Legendre, P., Shipley, B., & Laliberté, M. E. (2014). Package 'FD'. Measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology.
- Lan, G., Getzin, S., Wiegand, T., Hu, Y., Xie, G., Zhu, H., & Cao, M. (2012). Spatial distribution and interspecific associations of tree species in a tropical seasonal rain forest of China. *PloS one*, 7(9), e46074. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0046074>
- Landero, J. P., & Valiente-Banuet, A. (2010). Species-specificity of nurse plants for the establishment, survivorship and growth of a columnar cactus. *American Journal of Botany*, 97, 1289–1295.
- Lara-Romero, C., de la Cruz, M., Escribano-Ávila, G., García-Fernández, A., & Iriondo, J. M. (2016). What causes conspecific plant aggregation? Disentangling the role of dispersal, habitat heterogeneity and plant–plant interactions. *Oikos*, 125(9), 1304-1313. <https://doi.org/10.1111/oik.03099>
- Larson, J. E., & Funk, J. L. (2016). Regeneration: an overlooked aspect of trait-based plant community assembly models. *Journal of Ecology*, 104(5), 1284-1298.
- Law, R., Illian, J., Burslem, D. F., Gratzner, G., Gunatilleke, C. V. S., & Gunatilleke, I. A. U. N. (2009). Ecological information from spatial patterns of plants: insights from point process theory. *Journal of Ecology*, 97(4), 616-628.
- Le Roux, P. C., Shaw, J. D., & Chown, S. L. (2013). Ontogenetic shifts in plant interactions vary with environmental severity and affect

population structure. *New Phytologist*, 200(1), 241-250.  
<https://doi.org/10.1111/nph.12349>

- Lehto, T., & Zwiazek, J. J. (2011). Ectomycorrhizas and water relations of trees: a review. *Mycorrhiza*, 21(2), 71-90.
- Leishman, M. R., & Westoby, M. (1994). The role of seed size in seedling establishment in dry soil conditions: experimental evidence from semi-arid species. *Journal of Ecology*, 82, 249-258.
- Lenth, R., & Lenth, M. R. (2018). Package 'lsmeans'. *The American Statistician*, 34(4), 216-221.
- Levine, J. M. (1999). Indirect facilitation: evidence and predictions from a riparian community. *Ecology*, 80(5), 1762-1769.
- Levine, J. M., Bascompte, J., Adler, P. B., Allesina, S., (2017). Beyond pairwise mechanisms of species coexistence in complex communities. *Nature*, 546(7656), 56-64.
- Liancourt, P., Tielbörger, K., Bangerter, S., & Prasse, R. (2009). Components of 'competitive ability' in the LHS model: Implication on coexistence for twelve co-occurring Mediterranean grasses. *Basic and Applied Ecology*, 10(8), 707-714.
- Loosmore, N.B., Ford E.D., (2006). Statistical inference using the G or K point pattern spatial statistics. *Ecology* 87: 1925–1931.
- Lorrain, C., Marchal, C., Hacquard, S., Delaruelle, C., Pétrowski, J., Petre, B., ... & Duplessis, S. (2018). The rust fungus *Melampsora larici-populina* expresses a conserved genetic program and distinct sets of secreted protein genes during infection of its two host plants, larch and poplar. *Molecular plant-microbe interactions*, 31(7), 695-706.
- Losapio, G., de la Cruz, M., Escudero, A., Schmid, B., & Schöb, C. (2018). The assembly of a plant network in alpine vegetation. *Journal of Vegetation Science*, 29(6), 999-1006. <https://doi.org/10.1111/jvs.12681>
- Lotwick, H. W., & Silverman, B. W. (1982). Methods for analysing spatial processes of several types of points. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)*, 44(3), 406-413.

- Lucas, C. M., Bruna, E. M., & Nascimento, C. M. (2013). Seedling co-tolerance of multiple stressors in a disturbed tropical floodplain forest. *Ecosphere*, 4(1), 1-20.
- Luzuriaga, A. L., Sánchez, A. M., Maestre, F. T., & Escudero, A. (2012). Assemblage of a semi-arid annual plant community: abiotic and biotic filters act hierarchically. *PloS one*, 7(7), e41270.
- Maestre, F. T., Valladares, F., & Reynolds, J. F. (2005). Is the change of plant–plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments. *Journal of Ecology*, 93(4), 748-757.
- Maestre, F. T., Callaway, R. M., Valladares, F., & Lortie, C. J. (2009). Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology*, 97(2), 199-205.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01017.x>
- Maglianesi, M. A., Blüthgen, N., Böhning-Gaese, K., & Schleuning, M. (2014). Morphological traits determine specialization and resource use in plant–hummingbird networks in the neotropics. *Ecology*, 95(12), 3325-3334.
- Mangan, S. A., Schnitzer, S. A., Herre, E. A., Mack, K. M., Valencia, M. C., Sanchez, E. I., & Bever, J. D. (2010). Negative plant–soil feedback predicts tree-species relative abundance in a tropical forest. *Nature*, 466(7307), 752-755.
- Martínez, I., González-Taboada, F., (2009). Seed dispersal patterns in a temperate forest during a mast event: performance of alternative dispersal kernels. *Oecologia*, 159(2), 389-400.
- Martínez, I., Wiegand, T., González-Taboada, F., & Obeso, J. R. (2010). Spatial associations among tree species in a temperate forest community in North-western Spain. *Forest Ecology and Management*, 260(4), 456-465.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.04.039>
- Martins, V. F., Seger, G. D. D. S., Wiegand, T., & Santos, F. A. M. D. (2018). Phylogeny contributes more than site characteristics and traits to the spatial distribution pattern of tropical tree populations. *Oikos*, 127(9), 1368-1379.

- Matías, L., Zamora, R., Mendoza, I., & Hódar, J. A. (2010). Seed dispersal patterns by large frugivorous mammals in a degraded mosaic landscape. *Restoration Ecology*, 18(5), 619-627.
- Mayfield, M. M., & Levine, J. M. (2010). Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters*, 13(9), 1085-1093.
- McCanny, S. J. (1985). Alternatives in parent-offspring relationships in plants. *Oikos*, 45(1), 148-149.
- McClanahan, T. R., & Wolfe, R. W. (1987). Dispersal of ornithochorous seeds from forest edges in central Florida. *Vegetatio*, 71(2), 107-112.
- McFadden, I. R., Bartlett, M. K., Wiegand, T., Turner, B. L., Sack, L., Valencia, R., & Kraft, N. J. (2019). Disentangling the functional trait correlates of spatial aggregation in tropical forest trees. *Ecology*, 100(3), e02591.
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in ecology & evolution*, 21(4), 178-185.
- Menge, B. A., Sutherland, J. P., (1987). Community regulation: variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. *The American Naturalist*, 130(5), 730-757.
- Miriti, M. N. (2006). Ontogenetic shift from facilitation to competition in a desert shrub. *Journal of Ecology*, 94(5), 973-979.
- Moeur, M. (1997) Spatial models of competition and gap dynamics in old-growth *Tsuga heterophylla* / *Thuja plicata* forests. *Forest Ecology and Management*, 94, 175–186.
- Montesinos-Navarro, A., Segarra-Moragues, J. G., Valiente-Banuet, A., Verdú, M., (2012). Plant facilitation occurs between species differing in their associated arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 196(3), 835-844.
- Montesinos-Navarro, A., Segarra-Moragues, J. G., Valiente-Banuet, A., & Verdú, M. (2016). Fungal phylogenetic diversity drives plant facilitation. *Oecologia*, 181(2), 533-541.

- Montesinos-Navarro, A., Díaz, G., Torres, P., Caravaca, F., & Roldán, A. (2019). Phylogenetic rewiring in mycorrhizal–plant interaction networks increases community stability in naturally fragmented landscapes. *Communications Biology*, 2(1), 1-8.
- Morán-Ordóñez, A., Ramsauer, J., Coll, L., Brotons, L., & Ameztegui, A. (2021). Ecosystem services provision by Mediterranean forests will be compromised above 2°C warming. *Global Change Biology*, 27(18), 4210-4222.
- Mordecai, E. A., 2011. Pathogen impacts on plant communities: unifying theory, concepts, and empirical work. *Ecological Monographs*, 81(3), 429-441.
- Mori, A. S. (2017). Biodiversity and ecosystem services in forests: management and restoration founded on ecological theory. *Journal of Applied Ecology*, 54(1), 7-11.
- Morte, A., Lovisolo, C., & Schubert, A. (2000). Effect of drought stress on growth and water relations of the mycorrhizal association *Helianthemum almeriense*-*Terfezia clavaryi*. *Mycorrhiza*, 10(3), 115-119.
- Muller-Landau, H. C., Wright, S. J., Calderón, O., Hubbell, S. P., Foster, R. B., (2002). Assessing recruitment limitation: concepts, methods and case-studies from a tropical forest. *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*, 35-53.
- Muñoz, A., Bonal, R., Espelta, J. M., (2014). Acorn–weevil interactions in a mixed-oak forest: Outcomes for larval growth and plant recruitment. *Forest Ecology and Management*, 322, 98-105.
- Murphy, S. J., Wiegand, T., Comita, L. S., (2017). Distance-dependent seedling mortality and long-term spacing dynamics in a neotropical forest community. *Ecology Letters*, 20(11), 1469-1478.
- Murrell, D. J. (2009). On the emergent spatial structure of size-structured populations: when does self-thinning lead to a reduction in clustering?. *Journal of Ecology*, 97(2), 256-266.

- Murrell, D. J., Purves, D. W., & Law, R. (2001). Uniting pattern and process in plant ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(10), 529-530.
- Nathan, R., & Muller-Landau, H. C. (2000). Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in ecology & evolution*, 15(7), 278-285.
- Navarro-Cano, J. A., Goberna, M., Valiente-Banuet, A., & Verdú, M. (2021). Phenotypic structure of plant facilitation networks. *Ecology Letters*, 24(3), 509-519.
- Nuismer, S. L., & Harmon, L. J. (2015). Predicting rates of interspecific interaction from phylogenetic trees. *Ecology Letters*, 18(1), 17-27.
- Okamoto, K. W., Amarasekare, P., Post, D. M., Vasseur, D. A., & Turner, P. E. (2019). The interplay between host community structure and pathogen life-history constraints in driving the evolution of host-range shifts. *Functional Ecology*, 33(12), 2338-2353.
- Pacala, S. W. (1997). Dynamics of plant communities. In M. J. Crawley (Ed.), *Plant ecology* (pp. 532–555). Blackwell Scientific. <https://doi.org/10.2307/177102>
- Pacala, S. W., Canham, C. D., Silander Jr, J. A., & Kobe, R. K. (1994). Sapling growth as a function of resources in a north temperate forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 24(11), 2172-2183.
- Packer, A., Clay, K., (2000). Soil pathogens and spatial patterns of seedling mortality in a temperate tree. *Nature*, 404(6775), 278-281.
- Parker, I. M., Saunders, M., Bontrager, M., Weitz, A. P., Hendricks, R., Magarey, R., ... & Gilbert, G. S. (2015). Phylogenetic structure and host abundance drive disease pressure in communities. *Nature*, 520(7548), 542-544.
- Parker, I. M., Gilbert, G. S., (2018). Density-dependent disease, life-history trade-offs, and the effect of leaf pathogens on a suite of co-occurring close relatives. *Journal of Ecology*, 106(5), 1829-1838.

- Paterno, G. B., Siqueira Filho, J. A., & Ganade, G. (2016). Species-specific facilitation, ontogenetic shifts and consequences for plant community succession. *Journal of Vegetation Science*, 27(3), 606-615.
- Perea, A. J., Garrido, J. L., Fedriani, J. M., Rey, P. J., & Alcántara, J. M. (2020). Pathogen life-cycle leaves footprint on the spatial distribution of recruitment of their host plants. *Fungal Ecology*, 47, 100974.
- Perea, A. J., Garrido, J. L., & Alcántara, J. M. (2021a). Plant functional traits involved in the assembly of canopy–recruit interactions. *Journal of Vegetation Science*, 32(1), e12991.
- Perea, A. J., Wiegand, T., Garrido, J. L., Rey, P. J., & Alcántara, J. M. (2021b). Legacy effects of seed dispersal mechanisms shape the spatial interaction network of plant species in Mediterranean forests. *Journal of Ecology*, 109(10), 3670-3684.
- Petersen, R. H., 1974. The rust fungus life cycle. *The Botanical Review*, 40(4), 453-513.
- Petrie, M. D., Bradford, J. B., Hubbard, R. M., Lauenroth, W. K., Andrews, C. M., & Schlaepfer, D. R. (2017). Climate change may restrict dryland forest regeneration in the 21st century. *Ecology*, 98(6), 1548-1559.
- Piao, T., Chun, J. H., Yang, H. M., & Cheon, K. (2014). Negative density dependence regulates two tree species at later life stage in a temperate forest. *PLoS one*, 9(7): e103344.
- Pichler, M., Boreux, V., Klein, A. M., Schleuning, M., & Hartig, F. (2020). Machine learning algorithms to infer trait-matching and predict species interactions in ecological networks. *Methods in Ecology and Evolution*, 11(2), 281-293.
- Plotkin, J.B., Chave, J. & Ashton, P.S. (2002) Cluster analysis of spatial patterns in Malaysian tree species. *The American Naturalist*, 160, 629–644.
- Poorter, L., Wright, S. J., Paz, H., Ackerly, D. D., Condit, R., Ibarra-Manríquez, G., ... & Muller-Landau, H. C. (2008). Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology*, 89(7), 1908-1920.

- Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I. J., & Villar, R. (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New phytologist*, 182(3), 565-588.
- Pouden, E., Greene, D. F., Quesada, M., & Contreras Sánchez, J. M. (2008). The effect of collisions with vegetation elements on the dispersal of winged and plumed seeds. *Journal of Ecology*, 96(4), 591-598.
- Pulgar, M., Alcántara, J. M., & Rey, P. J. (2017). Effects of sampling effort on estimates of the structure of replacement networks. *Journal of Vegetation Science*, 28(2), 445-457. <https://doi.org/10.1111/jvs.12492>
- Punchi-Manage, R., Wiegand, T., Wiegand, K., Getzin, S., Huth, A., Gunatilleke, C. S., & Gunatilleke, I. N. (2015). Neighborhood diversity of large trees shows independent species patterns in a mixed dipterocarp forest in Sri Lanka. *Ecology*, 96(7), 1823-1834.
- Purschke, O., Schmid, B. C., Sykes, M. T., Poschlod, P., Michalski, S. G., Durka, W., ... & Prentice, H. C. (2013). Contrasting changes in taxonomic, phylogenetic and functional diversity during a long-term succession: insights into assembly processes. *Journal of Ecology*, 101(4), 857-866.
- Quero, J. L., Herrero, A., & Zamora, R. (2011). Linking stochasticity to determinism of woody plant recruitment in a mosaic landscape: a spatially explicit approach. *Basic and applied ecology*, 12(2), 161-171.
- R Core Team. (2016). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. [www.r-project.org](http://www.r-project.org)
- Ramírez, J. M., Rey, P. J., Alcántara, J. M., & Sánchez-Lafuente, A. M. (2006). Altitude and woody cover control recruitment of *Helleborus foetidus* in a Mediterranean mountain area. *Ecography*, 29(3), 375-384.
- Reinhart, K. O., Clay, K., (2009). Spatial variation in soil-borne disease dynamics of a temperate tree, *Prunus serotina*. *Ecology*, 90(11), 2984-2993.
- Rey, P. J., Alcántara, J. M., Manzaneda, A. J., Sánchez-Lafuente, A. M., (2016). Facilitation contributes to Mediterranean woody plant

diversity but does not shape the diversity–productivity relationship along aridity gradients. *New Phytologist*, 211(2), 464-476.

- Rey, P. J., Manzaneda, A. J., Alcántara, J. M., (2017). The interplay between aridity and competition determines colonization ability, exclusion and ecological segregation in the heteroploid *Brachypodium distachyon* species complex. *New Phytologist*, 215(1), 85-96.
- Rüger, N., Huth, A., Hubbell, S. P., & Condit, R. (2009). Response of recruitment to light availability across a tropical lowland rain forest community. *Journal of Ecology*, 97(6), 1360-1368.
- Russo, S. E., Portnoy, S., & Augspurger, C. K. (2006). Incorporating animal behaviour into seed dispersal models: implications for seed shadows. *Ecology*, 87(12), 3160-3174. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[3160:iabisd\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[3160:iabisd]2.0.co;2)
- Sakai, S. (1995). Evolutionarily stable growth of a sapling which waits for future gap formation under closed canopy. *Evolutionary Ecology*, 9(4), 444-452.
- Schädler, M., Jung, G., Auge, H., & Brandl, R. (2003). Palatability, decomposition and insect herbivory: patterns in a successional old-field plant community. *Oikos*, 103(1), 121-132.
- Scholes, J. D., & Rolfe, S. A. (2009). Chlorophyll fluorescence imaging as tool for understanding the impact of fungal diseases on plant performance: a phenomics perspective. *Functional Plant Biology*, 36(11), 880-892.
- Shen, G., T. Wiegand, X. Mi, and F. He (2013). Quantifying spatial phylogenetic structures of fully mapped plant communities. *Methods in Ecology and Evolution* 4: 1132-1141
- Silvertown, J. (2004). Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & evolution*, 19(11), 605-611.
- Soliveres, S., Maestre, F. T., Berdugo, M., & Allan, E. (2015). A missing link between facilitation and plant species coexistence: nurses benefit generally rare species more than common ones. *Journal of Ecology*, 103(5), 1183-1189.

- Spiegel, O., & Nathan, R. (2010). Incorporating density dependence into the directed-dispersal hypothesis. *Ecology*, 91(5), 1538-1548. <https://doi.org/10.1890/09-1166.1>
- Steele, M. A., Carlson, J. E., Smallwood, P. D., Mc Euen, A. B., Contreras, T. A., Terzaghi, W. B., (2007). 14 Linking Seed and Seedling Shadows: A Case Study in the Oaks (*Quercus*). *Seed Dispersal: Theory and its Application in a Changing World*, 322.
- Sutherland, W. J., Freckleton, R. P., Godfray, H. C. J., Beissinger, S. R., Benton, T., Cameron, D. D., ... & Wiegand, T. (2013). Identification of 100 fundamental ecological questions. *Journal of ecology*, 101(1), 58-67.
- Swamy, V., Terborgh, J., Dexter, K. G., Best, B. D., Alvarez, P., Cornejo, F., (2011). Are all seeds equal? Spatially explicit comparisons of seed fall and sapling recruitment in a tropical forest. *Ecology Letters*, 14(2), 195-201.
- Swenson, N. G., & Enquist, B. J. (2009). Opposing assembly mechanisms in a Neotropical dry forest: implications for phylogenetic and functional community ecology. *Ecology*, 90(8), 2161-2170.
- Tedersoo, L., Bahram, M., & Zobel, M. (2020). How mycorrhizal associations drive plant population and community biology. *Science*, 367(6480).
- Timóteo, S., Correia, M., Rodríguez-Echeverría, S., Freitas, H., & Heleno, R. (2018). Multilayer networks reveal the spatial structure of seed-dispersal interactions across the Great Rift landscapes. *Nature communications*, 9(1), 140. <https://doi.org/10.1038/s41467-017-02658-y>
- Trapero, A., Sánchez, M. E., (2003). *Quercus canariensis*, a new host of *Trabutia quercina*. *Plant Disease*, 87(2), 201-201.
- Ulrich, W., Zaplata, M. K., Winter, S., & Fischer, A. (2017). Spatial distribution of functional traits indicates small scale habitat filtering during early plant succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 28, 58-66.
- Umaña, M. N., Zhang, C., Cao, M., Lin, L., & Swenson, N. G. (2017). A core-transient framework for trait-based community ecology: an

example from a tropical tree seedling community. *Ecology Letters*, 20(5), 619-628.

- Valdez, J. W., Hartig, F., Fennel, S., Poschlod, P., (2019). The recruitment niche predicts plant community assembly across a hydrological gradient along ploughed and undisturbed transects in a former agricultural wetland. *Frontiers in Plant Science*, 10, 88.
- Valiente-Banuet, A., Vite, F., Zavala-Hurtado, J. A., (1991). Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana*. *Journal of Vegetation Science*, 2(1), 11-14.
- Valiente-Banuet, A., Rumebe, A. V., Verdu, M., & Callaway, R. M. (2006). Modern Quaternary plant lineages promote diversity through facilitation of ancient Tertiary lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(45), 16812-16817.
- Valiente-Banuet, A., & Verdú, M. (2007). Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. *Ecology Letters*, 10(11), 1029-1036.
- Valiente-Banuet, A., & Verdú, M. (2008). Temporal shifts from facilitation to competition occur between closely related taxa. *Journal of Ecology*, 96(3), 489-494.
- Valiente-Banuet, A., & Verdú, M. (2013). Plant facilitation and phylogenetics. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 44, 347-366.
- Valladares, F., & Niinemets, Ü. (2008). Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39, 237-257.  
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173506>
- Valladares, F., Bastias, C. C., Godoy, O., Granda, E., & Escudero, A. (2015). Species coexistence in a changing world. *Frontiers in plant science*, 6, 866. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00866>
- van de Voorde, T. F., van der Putten, W. H., & Martijn Bezemer, T. (2011). Intra-and interspecific plant–soil interactions, soil legacies and priority effects during old-field succession. *Journal of Ecology*, 99(4), 945-953.

- Van Der Heijden, M. G., Horton, T. R., (2009). Socialism in soil? The importance of mycorrhizal fungal networks for facilitation in natural ecosystems. *Journal of Ecology*, 97(6), 1139-1150.
- Velázquez, E., Paine, C. T., May, F., & Wiegand, T. (2015). Linking trait similarity to interspecific spatial associations in a moist tropical forest. *Journal of Vegetation Science*, 26(6), 1068-1079.
- Velázquez, E., Martínez, I., Getzin, S., Moloney, K. A., & Wiegand, T. (2016). An evaluation of the state of spatial point pattern analysis in ecology. *Ecography*, 39(11), 1042-1055.
- Verdú, M., & García-Fayos, P. (1996). Nucleation processes in a Mediterranean bird-dispersed plant. *Functional Ecology*, 10, 275-280.
- Verdú, M., & Valiente-Banuet, A. (2008). The nested assembly of plant facilitation networks prevents species extinctions. *The American Naturalist*, 172(6), 751-760.
- Verdu, M., Rey, P. J., Alcantara, J. M., Siles, G., & Valiente-Banuet, A. (2009). Phylogenetic signatures of facilitation and competition in successional communities. *Journal of Ecology*, 97(6), 1171-1180.
- Verdú, M., Jordano, P., Valiente-Banuet, A., (2010). The phylogenetic structure of plant facilitation networks changes with competition. *Journal of Ecology*, 98(6), 1454-1461.
- Wada, N., Murakami, M., Yoshida, K., (2000). Effects of herbivore-bearing adult trees of the oak *Quercus crispula* on the survival of their seedlings. *Ecological Research*, 15(2), 219-227.
- Wada, N., Ribbens, E., (1997). Japanese maple (*Acer palmatum* var. *Matsumurae*, *Aceraceae*) recruitment patterns: seeds, seedlings, and saplings in relation to conspecific adult neighbors. *American Journal of Botany*, 84(9), 1294-1300.
- Wang, X., Wiegand, T., Hao, Z., Li, B., Ye, J., & Lin, F. (2010). Species associations in an old-growth temperate forest in north-eastern China. *Journal of Ecology*, 98(3), 674-686.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01644.x>

- Wang, X., Swenson, N. G., Wiegand, T., Wolf, A., Howe, R., Lin, F., ... & Hao, Z. (2013). Phylogenetic and functional diversity area relationships in two temperate forests. *Ecography*, 36(8), 883-893.
- Wang, X., Wiegand, T., Swenson, N. G., Wolf, A. T., Howe, R. W., Hao, Z., ... & Yuan, Z. (2015). Mechanisms underlying local functional and phylogenetic beta diversity in two temperate forests. *Ecology*, 96(4), 1062-1073.
- Wang, X., Wiegand, T., Kraft, N. J. B., Swenson, N.G., Davies, S.J., Hao, Z., ... & Wolf A. (2016). Stochastic dilution effects weaken deterministic effects of niche-based processes on the spatial distribution of large trees in species rich forests. *Ecology* 97: 347-360.
- Wang, X., Wiegand, T., Anderson-Teixeira, K. J., Bourg, N. A., Hao, Z., Howe, R., ... & Myers, J. A. (2018). Ecological drivers of spatial community dissimilarity, species replacement and species nestedness across temperate forests. *Global Ecology and Biogeography*, 27(5), 581-592.
- Warton, D. I., Shipley, B., & Hastie, T. (2015). CATS regression—a model-based approach to studying trait-based community assembly. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(4), 389-398.
- Webb, C. O., Peart, D. R., (1999). Seedling density dependence promotes coexistence of Bornean rain forest trees. *Ecology*, 80(6), 2006-2017.
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., & Kembel, S. W. (2008). Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics*, 24(18).
- Weiher, E., & Keddy, P. (Eds.). (2001). *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*. Cambridge University Press.
- Weiss, K.C. and Ray, C.A. (2019) Unifying functional trait approaches to understand the assemblage of ecological communities: synthesizing taxonomic divides. *Ecography*, 42(12), 2012–2020.
- Welden, C. W., Hewett, S. W., Hubbell, S. P., & Foster, R. B. (1991). Sapling survival, growth, and recruitment: relationship to canopy height in a neotropical forest. *Ecology*, 72(1), 35-50.

- Wennström, A., Eriksson, B., (1997). Dispersal patterns of the rust *Gymnosporangium cornutum* between the hosts *Juniperus communis* and *Sorbus aucuparia*. *Écoscience*, 4(1), 117-119.
- Westoby, M., Leishman, M., & Lord, J. (1996). Comparative ecology of seed size and dispersal. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 351(1345), 1309-1318.
- Westoby, M., & Wright, I. J. (2006). Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in ecology & evolution*, 21(5), 261-268.
- Wickham, H. (2011). ggplot2. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Computational Statistics*, 3(2), 180-185.
- Wiegand, T., Jeltsch, F., Hanski, I., & Grimm, V. (2003). Using pattern-oriented modeling for revealing hidden information: a key for reconciling ecological theory and application. *Oikos*, 100(2), 209-222.
- Wiegand, T., & A. Moloney, K. (2004). Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*, 104(2), 209-229.
- Wiegand, T., Gunatilleke, S., & Gunatilleke, N. (2007). Species associations in a heterogeneous Sri Lankan dipterocarp forest. *The American Naturalist*, 170(4), E77-E95. <https://doi.org/10.1086/521240>
- Wiegand, T., Martínez, I., & Huth, A. (2009). Recruitment in tropical tree species: revealing complex spatial patterns. *The American Naturalist*, 174(4), E106-E140. <https://doi.org/10.1086/605368>
- Wiegand, T., Huth, A., Getzin, S., Wang, X., Hao, Z., Gunatilleke, C. S., & Gunatilleke, I. N. (2012). Testing the independent species' arrangement assertion made by theories of stochastic geometry of biodiversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1741), 3312-3320. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.0376>
- Wiegand, T., He, F., & Hubbell, S. P. (2013). A systematic comparison of summary characteristics for quantifying point patterns in ecology. *Ecography*, 36(1), 92-103. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07361.x>

- Wiegand, T., & Moloney, K. A. (2014). *Handbook of spatial point-pattern analysis in ecology*. Chapman & Hall/CRC Press.
- Wiegand, T., P. Grabarnik, and D. Stoyan. (2016). Envelope tests for spatial point patterns with and without simulation. *Ecosphere* 7(6):e01365
- Wiegand, T., May, F., Kazmierczak, M., & Huth, A. (2017a). What drives the spatial distribution and dynamics of local species richness in tropical forest?. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1863), 20171503.
- Wiegand, T., Uriarte, M., Kraft, N. J., Shen, G., Wang, X., & He, F. (2017b). Spatially explicit metrics of species diversity, functional diversity, and phylogenetic diversity: Insights into plant community assembly processes. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48, 329-351.
- Wiegand, T., Wang, X., Anderson-Teixeira, K. J., Bourg, N. A., Cao, M., Ci, X., ... & Huth, A. (2021). Consequences of spatial patterns for coexistence in species-rich plant communities. *Nature Ecology & Evolution*, 1-9. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01440-0>
- Wood, S. N. (2010). Statistical inference for noisy nonlinear ecological dynamic systems. *Nature*, 466(7310), 1102-1104. <https://doi.org/10.1038/nature09319>
- Wright, J. S. (2002). Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 130(1), 1-14.
- Wróbel, A., Crone, E. E., & Zwolak, R. (2019). Differential impacts of soil microbes on native and co-occurring invasive tree species. *Ecosphere*, 10(7), e02802.
- Xiong, S., & Nilsson, C. (1999). The effects of plant litter on vegetation: a meta-analysis. *Journal of Ecology*, 87(6), 984-994.
- Xiong, S., Johansson, M. E., Hughes, F. M., Hayes, A., Richards, K. S., & Nilsson, C. (2003). Interactive effects of soil moisture, vegetation canopy, plant litter and seed addition on plant diversity in a wetland community. *Journal of Ecology*, 91(6), 976-986.

- Zapata, V. M., Robledano, F., Ramos, V., & Martínez-López, V. (2014). Bird-mediated seed dispersal of fleshy fruits of mediterranean shrubs in semiarid forest patches: the role of *Pinus halepensis* Miller trees as seed receptors. *Plant Ecology*, 215(11), 1337-1350.
- Zenni, R. D., & Nuñez, M. A. (2013). The elephant in the room: the role of failed invasions in understanding invasion biology. *Oikos*, 122(6), 801-815.
- Zhang, Y., Zhong, C. L., Chen, Y., Chen, Z., Jiang, Q. B., Wu, C., & Pinyopusarerk, K. (2010). Improving drought tolerance of *Casuarina equisetifolia* seedlings by arbuscular mycorrhizas under glasshouse conditions. *New Forests*, 40(3), 261-271.
- Zhao, P., Liu, F., Li, Y. M., & Cai, L. (2016). Inferring phylogeny and speciation of *Gymnosporangium* species and their coevolution with host plants. *Scientific reports*, 6(1), 1-10.
- Zhao, N., Yu, G., Wang, Q., Wang, R., Zhang, J., Liu, C., & He, N. (2020). Conservative allocation strategy of multiple nutrients among major plant organs: From species to community. *Journal of Ecology*, 108(1), 267-278.
- Zhou, S., Lou, Y. R., Tzin, V., & Jander, G. (2015). Alteration of plant primary metabolism in response to insect herbivory. *Plant physiology*, 169(3), 1488-1498.
- Zhou, Q., Shi, H., Shu, X., Xie, F., Zhang, K., Zhang, Q., Dang, H., 2019. Spatial distribution and interspecific associations in a deciduous broad-leaved forest in north-central China. *Journal of Vegetation Science*.
- Zobel, D. B., & Antos, J. A. (1991). Growth and development of natural seedlings of *Abies* and *Tsuga* in old-growth forest. *The Journal of Ecology*, 985-998.