



HAL
open science

Movimiento de genes (polen y semillas) en poblaciones fragmentadas de plantas

S. Nora, R. G. Albaladejo, Santiago C. González-Martínez, J.J. Robledo-Arnuncio, A. Aparicio

► **To cite this version:**

S. Nora, R. G. Albaladejo, Santiago C. González-Martínez, J.J. Robledo-Arnuncio, A. Aparicio. Movimiento de genes (polen y semillas) en poblaciones fragmentadas de plantas. *Ecosistemas*, 2011, 20 (2), pp.35-45. hal-02643675

HAL Id: hal-02643675

<https://hal.inrae.fr/hal-02643675>

Submitted on 28 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial 4.0 International License

Movimiento de genes (polen y semillas) en poblaciones fragmentadas de plantas

S. Nora ¹, R.G. Albaladejo ¹, S.C. González Martínez ², J.J. Robledo-Arnuncio ², A. Aparicio ¹

(1) Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Sevilla, E-41012 Sevilla, España

(2) Departamento de Ecología y Genética Forestal, CIFOR-INIA, E-28040 Madrid, España.

➤ Recibido el 3 de febrero de 2011, aceptado el 14 de marzo de 2011.

Nora, S., Albaladejo, R.G., González-Martínez, S.C., Robledo-Arnuncio, J.J., Aparicio, A. (2011). Movimiento de genes (polen y semillas) en poblaciones fragmentadas de plantas. *Ecosistemas* 20(2-3):35-45.

La fragmentación es un proceso de alteración de un hábitat (pérdida de calidad y extensión) que conduce a una inevitable pérdida de biodiversidad. A nivel intraespecífico puede ocasionar deriva génica y endogamia y reducir la variabilidad genética. En espermatofitas, los granos de polen (gametofito haploide) y las semillas (esporofito diploide) son las únicas fases con capacidad dispersiva dentro del ciclo de vida, por lo que la dinámica genética de las poblaciones está influenciada por los sistemas de reproducción (autogamia vs. xenogamia) y dispersión dentro- y entre- individuos y poblaciones. El movimiento de polen y semillas no solo determina la "cantidad" sino la "calidad" (diversidad y valor adaptativo) del intercambio genético asociado. Por ello, el estudio genético de la dispersión es fundamental para los biólogos especializados en conservación ya que proporciona medidas precisas sobre las consecuencias reales de la fragmentación y se vuelve crucial para la delimitación de unidades de conservación. Dada la complejidad de todos estos procesos, comprender los patrones de dispersión de genes en poblaciones naturales representa un reto que exige romper las barreras disciplinares para ser abordada desde una perspectiva más exhaustiva y global.

Palabras clave: conservación, dispersión, flujo génico, fragmentación, polinización, valle del Guadalquivir.

Nora, S., Albaladejo, R.G., González-Martínez, S.C., Robledo-Arnuncio, J.J., Aparicio, A. (2011). Gene flow (pollen and seed) in fragmented populations of plants. *Ecosistemas* 20(2-3):35-45.

Fragmentation is a process of habitat transformation (including a reduction in extension and quality) which leads to an unavoidable loss of biodiversity. Further, reduced population sizes promote inbreeding, genetic drift and genetic impoverishment. In the whole life cycle of seeding plants, only pollen grains (haploid gametophyte) and seeds (diploid sporophyte) have dispersal capability. So, the genetic fate of plant populations depends on breeding (autogamy vs. xenogamy) and dispersal systems both within- and among- individuals and populations. Consequently, pollen and seed dispersal inherently determinates both 'quantity' and 'quality' (i.e. diversity and fitness) of gene flow. Gene dispersal studies are pivotal for conservation biologists because they help to understand the actual consequences of fragmentation and to delimit conservation units. Due to the complexities of the underlying processes, gauging gene flow across natural populations is a great challenge that extends beyond single study fields and needs from multidisciplinary approaches.

Key words: conservation, fragmentation, gene flow, Guadalquivir river valley, pollen dispersal, seed dispersal.

Desde hace décadas, la comunidad científica ha mostrado un creciente interés por conocer las consecuencias reales de la antropización de la biosfera, propiciando el marco conceptual y teórico de la Biología de la Conservación o Conservación Biológica y el desarrollo de refinadas técnicas de muestreo y análisis. De hecho, este ha sido uno de los campos científicos más florecientes de la última década y ha llegado a establecer que la fragmentación, como proceso de alteración y transformación de la disposición original de un hábitat (y unida a la reducción del mismo), constituye una de las mayores amenazas para la biodiversidad global del planeta (Sala et al. 2000). En efecto, la mayor parte de los trabajos empíricos apuntan hacia consecuencias negativas de la fragmentación, revelando pérdida de diversidad taxonómica y genética a diversas escalas. La pérdida de la calidad del hábitat en los fragmentos remanentes y el aislamiento de las poblaciones parecen conducir a una inevitable disminución en parámetros de biodiversidad.

Desde un punto de vista genético, la disminución del **tamaño poblacional efectivo** (véase glosario en **CUADRO 1**) y el incremento en el grado de aislamiento, hace que las poblaciones fragmentadas sean más susceptibles a la **deriva génica** y

a la **endogamia**, disminuyendo el éxito y el potencial evolutivo de las especies e incrementando el riesgo de extinción (Ellstrand y Elam 1993; Young et al. 1996). No obstante, algunos autores consideran que se ha creado un paradigma en torno a esta teoría de la genética poblacional, particularmente en su vertiente aplicada a la conservación, y que la relación entre disminución del tamaño poblacional y extinción no es siempre tan directa y predecible. Por ejemplo, Ouborg y colaboradores (2006) proporcionan un reto intelectual y analítico a este paradigma argumentando: (i) que disminución de tamaño poblacional y aislamiento no son parámetros intercambiables; (ii) que la depresión endogámica es un fenómeno genético y no un parámetro poblacional; (iii) que la existencia de relaciones interespecíficas en una comunidad puede también influir en el éxito o fracaso de una determinada especie; (iv) que se requiere el uso de **marcadores moleculares** no neutros (i.e. aquellos obtenidos de zonas codificantes de genes) para el estudio del potencial evolutivo real de las especies; y, finalmente, (v) que las especies tienen una idiosincrasia particular (raras, comunes, invasivas, amenazadas, etc.) que puede alterar en gran medida las consecuencias genéticas de la fragmentación. Por su parte, Kramer y colaboradores (2008) argumentan que, en el caso de las plantas, el paradigma genético puede dar lugar a falsas interpretaciones cuando la realidad genética no coincide con la realidad ecológica de las poblaciones. Es decir, cuando el límite de un pequeño fragmento no delimita la población real en la que se está produciendo el intercambio genético vía polen o semillas o cuando la larga vida de las especies aplaza en el tiempo evidencias observables de la deriva génica o depresión endogámica. En palabras de los propios autores *“puede que la degradación genética no sea tan importante como la degradación ecológica solo hasta muchas décadas después de acontecer la fragmentación del hábitat”*. Por todo ello, a pesar de las evidencias generales deberíamos meditar sobre la idiosincrasia de los distintos sistemas de estudio (p.e. especies con historias vitales muy diferentes) y la inherente dificultad de hacer generalizaciones. El mismo proceso de fragmentación puede tener consecuencias muy diferentes para distintas especies ya que las interacciones de los caracteres vitales con el medio ambiente y las relaciones de competencia intra- e interespecíficas son muy complejas y, a veces, impredecibles (Leimu et al. 2006; Honnay y Jacquemyn 2007; Aguilar et al. 2008; Fortuna et al. 2009; Aparicio et al. 2011).

Análisis de paternidad/maternidad: Métodos estadísticos basados en el estudio de marcadores moleculares hipervariables que proporcionan la probabilidad de que una progenie (i.e. un embrión) haya sido originada por un determinado individuo reproductor de entre todos los candidatos paternos/maternos potenciales de la población.

Autogamia/xenogamia: Sistema de reproducción en plantas que se refiere a la fecundación exitosa con gametos masculinos y femeninos provenientes del mismo individuo (autogamia) o de individuos distintos (xenogamia). En plantas está mediado por el proceso de polinización.

Cuello de botella: Reducción significativa del número de individuos en una población. En poblaciones naturales puede suceder tras un proceso de fragmentación y pérdida del hábitat (origen antrópico) o tras un efecto fundador o colonizador. Un cuello de botella genético ocurre cuando se pierde diversidad genética como consecuencia de una reducción drástica del tamaño poblacional efectivo.

Endogamia (biparental): Cruzamiento entre individuos genéticamente emparentados. Habitualmente conlleva la reducción de la viabilidad (fitness) de los organismos resultantes como consecuencia de la expresión de alelos deletéreos en estado de homocigosis (i.e. depresión por endogamia).

Deriva génica: Cambios aleatorios que se producen en las frecuencias alélicas de una población en el tiempo, más acentuados a menor tamaño poblacional efectivo.

Flujo génico: Intercambio de genes entre poblaciones. En plantas está mediado por el movimiento de los gametos masculinos (dentro del polen) y de los cigotos (dentro de las semillas).

Marcadores moleculares: Secuencias de ADN y proteínas que, una vez determinadas sus características de estado o composición, revelan niveles de variación genética a diversas escalas (dentro y entre individuos, poblaciones y especies).

Paternidad correlacionada: Medida de la diversidad de progenitores que engendró las progenes de una determinada planta madre. Específicamente es la proporción de la progenie que ha sido fecundada por un mismo padre (hermanos completos).

Sistemas de incompatibilidad: Mecanismos de base genética que en especies hermafroditas evitan la autofecundación. Se requiere el cruce entre individuos genéticamente compatibles para la producción de progenie viable.

Tamaño poblacional efectivo: Número promedio de individuos en una población cuyos genes pasan a la siguiente generación.

Probabilidad de exclusión: Probabilidad de excluir un individuo candidato como progenitor de otro, cuando realmente no lo es, mediante la comparación de sus perfiles genéticos (i.e. batería de marcadores moleculares).

Unidades de conservación: Grupos de organismos que, aislados por tiempo suficiente de otros grupos, tienen particularidades genéticas por las que pueden ser reconocidos. Este concepto es especialmente relevante cuando tales grupos (i.e. poblaciones) no son continuos sino que se encuentran físicamente subdivididos en el espacio (véase, p.e., Paetkau 1999).

Cuadro 1. Glosario

Movimiento de genes en poblaciones fragmentadas

A pesar de que las plantas son sésiles en su estado vegetativo, presentan una gran capacidad de movimiento en algunas fases de su ciclo de vida: como gametofitos (haploides) dentro de los granos de polen y como embriones (diploides) dentro de frutos y semillas. Es esta movilidad la que determina el grado real de aislamiento de las poblaciones y el destino genético de las mismas cuando se fragmentan. Mecanismos eficaces de dispersión a media y larga distancia pueden permitir niveles relativamente altos de **flujo génico** en sistemas fragmentados, mientras que sistemas de dispersión restringidos, o fallidos, en el tiempo y/o en el espacio pueden causar la interrupción de la conectividad genética incluso en poblaciones continuas (White et al. 1999; Lowe et al. 2005). Pero la *cantidad* de flujo genético (vía semillas o polen) en sí misma no previene de los efectos negativos del posible aislamiento genético (i.e. depresión endogámica, falta de diversidad) y cabría preguntarse también por la *calidad* del flujo genético. Esta calidad viene determinada por el número de fuentes (individuos o poblaciones) de donde provienen los genes así como su varianza genética y diferenciación respecto a la población receptora. Por tanto, la caracterización efectiva de la cantidad y diversidad genética asociada al movimiento de propágulos, en sus dos componentes: polínica y de semillas, es fundamental para comprender la dinámica de la fragmentación y sus consecuencias, y para ayudar en el diseño efectivo de estrategias de conservación.

Dispersión de polen

Para el estudio de los patrones de flujo polínico existen métodos directos de asignación genética a individuos (análisis de paternidad) o poblaciones de origen y métodos indirectos basados en la estructura genética de la nube de polen. Por su parte, los **análisis de paternidad** (basados en marcadores moleculares neutros hipervariables como los microsatélites) han sido los métodos más usados en los estudios de dispersión polínica en paisajes fragmentados dado que permiten una identificación relativamente precisa de las fuentes emisoras de polen (Sork et al. 1999; Smouse y Sork 2004; Robledo-Arnuncio y Gil 2005; Ward et al. 2005). Pero la generalización de su uso se encuentra limitada por razones logísticas ya que el método requiere el muestreo exhaustivo y el genotipado de todos los individuos reproductores de la población de estudio, algo muy difícil de conseguir en poblaciones naturales, especialmente cuando son densas. Por ello, para situaciones en las que no es viable genotipar todos los parentales en la población o cuando la escala espacial del estudio es muy amplia, se han desarrollado métodos indirectos menos exigentes logísticamente ya que no requieren un muestreo exhaustivo. A partir de la posición geográfica y los genotipos de una serie de madres y una fracción de sus respectivas progenies, estos métodos proporcionan, entre otros datos, estimas de la composición y distancia media de dispersión polínica (nube de polen). Ambos tipos de métodos ya han sido revisados en detalle en un volumen previo de *Ecosistemas* (Robledo-Arnuncio y González-Martínez 2009). A una escala espacial aún mayor, los métodos basados en asignación genética de individuos precisos a sus poblaciones de origen ofrecen una herramienta más adecuada que los métodos anteriormente citados para el estudio del flujo genético entre fragmentos o poblaciones, si bien requieren cierto nivel de diferenciación genética entre los mismos (Manel et al. 2005; Robledo-Arnuncio 2011).

Independientemente del método, un resultado común a muchos de estos estudios es que las tasas de polen inmigrante en poblaciones fragmentadas pueden ser muy elevadas e incluso adscribirse a poblaciones alejadas del orden de centenares o hasta miles de metros. Por ejemplo, Bacles y Ennos (2008) han estimado tasas de inmigración de polen de entre el 43-68% en individuos de la especie anemófila *Fraxinus excelsior*, y Byrne y colaboradores (2008) valores de hasta un 55,3% en la especie entomófila *Eucalyptus wandoo*. En cuanto a las distancia promedio de dispersión de polen, en especies anemófilas puede oscilar entre los 10-15 m estimados para *Juglans mandshurica* (Bai et al. 2007) y los 7,6 km estimados en *Populus trichocarpa* (Slavov et al. 2009); en especies polinizadas por insectos, se han estimado distancias que abarcan desde los 21 m en *Centaurea corymbosa* (Hardy et al. 2004) hasta los impresionantes 88,6 km de la higuera *Ficus sycomorus* (Ahmed et al. 2009) (cuya polinización es llevada a cabo por la pequeña avispa *Ceratosolen arabicus* que es a su vez dispersada por el viento a largas distancias).

Así, cada vez más indicios apuntan a que muchas poblaciones físicamente fragmentadas no se encuentran genéticamente aisladas puesto que los límites de los fragmentos pueden no representar barreras físicas que impidan la dispersión efectiva a larga distancia (Sork y Smouse 2006; Kamm et al. 2009; Lander et al. 2010; Robledo-Arnuncio 2011).

Si bien la *cantidad* de flujo génico es importante, no lo es menos la *calidad*. Un estadístico de gran interés para valorar esta calidad es N_{ep} o el 'número efectivo de donadores de polen' que engendran la progenie de una determinada planta madre. Mide la proporción de hermanos completos que existen en dicha progenie por lo que también se le denomina **paternidad correlacionada** (en realidad la 'paternidad correlacionada' es el valor inverso de N_{ep}). Entre los factores que disminuyen N_{ep} en plantas se encuentran la dispersión correlacionada del polen (que puede afectar principalmente a frutos polispermos) y la disponibilidad limitada de padres potenciales. A su vez, esta disponibilidad depende del alcance espacial de la dispersión, de la densidad efectiva, de la sincronía de la floración, de la varianza de la fecundidad masculina entre individuos y/o de la existencia de **sistemas de incompatibilidad** (Hardy et al. 2004).

Por otro lado, existen datos que apoyan que los sistemas de polinización repercuten también en los valores de N_{ep} de forma significativa e intrínseca. Esto provoca que las especies anemófilas y zoófilas en paisajes fragmentados puedan sufrir distintos niveles de deriva génica a largo plazo. Las evidencias actuales son que N_{ep} es significativamente menor en especies polinizadas por animales que en las especies polinizadas por el viento, a igualdad de otros factores (Smouse y Sork 2004). Esto puede ser debido a que en especies entomófilas el grado de conectividad genética de las poblaciones es dependiente de la distribución, la abundancia y comportamiento de sus vectores de polinización, que a su vez también se ven afectados por la fragmentación (Aguilar et al. 2008; Kramer et al. 2008; aunque ver Hamrick 2004).

Una disminución de N_{ep} puede tener consecuencias ecológicas y evolutivas importantes, ya que progenies compuestas en su mayor parte por hermanos completos podrían presentar, teóricamente, una capacidad menor de explotar ambientes heterogéneos en comparación con cohortes de semillas sin relación de parentesco (Karron y Marshal 1990, 1993; Rousset y Billiard 2000). Este hecho puede ser crucial en hábitats fragmentados extremos, donde la conectividad espacial es muy baja y la disponibilidad de microhábitats disponibles para la llegada y posterior establecimiento de plántulas se encuentra mucho más reducida que en una situación de hábitat continuo. Adicionalmente, el incremento de la estructura genética local resultante de la dispersión de progenies maternas con un elevado nivel de correlación paterna puede, al cabo de varias generaciones, contribuir a procesos de depresión endogámica a escala local. Podemos encontrar apoyo para esta idea en algunos estudios empíricos que encuentran que semillas producidas en fragmentos aislados tienen una menor tasa de germinación y las plántulas menor diversidad genética y vigor en comparación a las producidas en bosques continuos (Nason y Hamrick 1997; Rocha y Aguilar 2001; Fernández-M. y Sork 2005). Un caso muy interesante lo encontramos en el árbol neotropical *Spondias mombin*, en el cual a pesar de tasas de inmigración más elevadas en las poblaciones fragmentadas, pequeñas y aisladas, la producción de frutos y la germinación de las semillas es significativamente menor en ellas debido a los efectos deletéreos de los apareamientos consanguíneos o **endogamia** (Nason y Hamrick 1997).

Dispersión de semillas

En las espermatofitas, la dispersión de las semillas es un proceso importante para la dinámica de las poblaciones porque aúna efectos demográficos y genéticos. A través de los vectores de dispersión (y su conducta, en el caso de especies zoócoras), la dispersión de las semillas no solo supone el estadio inicial del proceso de regeneración, sino que determina el tamaño efectivo de las poblaciones, la distribución espacial de los nuevos genotipos, y la estructura genética espacial a escala fina (Jordano 2010). Sin embargo, mientras que la componente polínica del flujo génico ha recibido bastante atención (p.e. Smouse et al. 2001; Robledo-Arnuncio et al. 2007), debido a limitaciones metodológicas el flujo génico vía semillas está sensiblemente peor caracterizado. Aunque la mayor parte de los aspectos genéticos relacionados con la lluvia de semillas han permanecido prácticamente inexplorados hasta la última década, hoy en día comienzan a ser abordables (p.e. Grivet et al. 2005, 2009; Jordano et al. 2007; Robledo-Arnuncio y García 2007; García et al. 2009; Jordano 2010).

De modo similar a los granos de polen, las semillas se dispersan gracias al concurso de vectores bióticos y abióticos. En los bosques de zonas templadas, los frugívoros (habitualmente aves y pequeños mamíferos) se alimentan de los frutos para posteriormente defecar o regurgitar las semillas. Por ello, los cambios sobrevenidos en la composición y comportamiento de los dispersores tras eventos de destrucción y fragmentación de los hábitats naturales pueden ser limitantes para el proceso de dispersión (Cordeiro y Howe 2003). La dispersión está limitada cuando (i) es escasa la producción de semillas (componente demográfica), (ii) los dispersores no alejan las semillas (componente espacial), (iii) las semillas tan solo son transportadas a determinados microhábitats (componente ecológica) y (iv) los dispersores prefieren alimentarse exclusivamente sobre determinados individuos (Jordano y Godoy 2002; García et al. 2009).

En conjunto, un escenario de limitación de la dispersión puede conducir a la disminución del número efectivo de parentales a una escala temporal breve e incrementar la deriva genética en sucesivas generaciones, especialmente cuando existen madres dominantes con una contribución gamética muy elevada (i.e. maternidad correlacionada) o eventos de dispersión correlacionada (Torimaru et al. 2007; Grivet et al. 2009). Por ejemplo, Schnabel et al. (1998) cuantificaron que en dos poblaciones de *Gleditsia triacanthos* en un paisaje fragmentado cerca de la mitad de las plántulas provenían únicamente de tres madres, y Aldrich y Hamrick (1998), también en poblaciones fragmentadas de *Symphonia globulifera*, que el 68% de las plántulas eran inmigrantes provenientes de un número muy reducido de madres espacialmente aisladas.

La predominancia de sólo unas pocas madres en la producción de plántulas de la siguiente generación se ha observado también en especies extratropicales con distribución continua, como los robles (Valbuena-Carabaña et al. 2005) y los pinos Mediterráneos (González-Martínez et al. 2006). Si el número efectivo de madres y padres se reduce en el tiempo, el progresivo aumento de la estructura genética espacial a escala local puede incrementar los niveles de endogamia biparental y explicar la disminución observada en la producción de semillas y en las tasas de germinación y vigor.

Metodológicamente, el rastreo genético de semillas una vez dispersadas supone el denominado *two parent problem*, ya que no es posible distinguir la contribución gamética masculina y femenina en el genotipo diploide de un embrión (excepción hecha de las especies dioicas). Para que la asignación materna sea posible es condición necesaria la persistencia de tejidos maternos (p.e. el endocarpo o pericarpo de la pared del fruto) en la diáspora dispersada y una batería de marcadores hipervariables suficientemente amplia como para permitir alcanzar **probabilidades de exclusión** muy elevadas (>99%). Así, la persistencia de estos tejidos maternos permite la determinación categórica del genotipo diploide de la madre independientemente de los progenitores potenciales (véase Moran y Clark 2011 para un método alternativo muy reciente basado en marcadores de herencia biparental). En la actualidad se ha extraído con éxito ADN materno del endocarpo pétreo de *Prunus* (Godoy y Jordano 2001; Schueler et al. 2003; Suyama 2004; García et al. 2007; Robledo-Arnuncio y García 2007), del pericarpo de las bellotas de varias especies de *Quercus* (Ziegenhagen et al. 2003; Grivet et al. 2005, 2009; Scofield et al. 2010a, 2010b) y de las alas de las semillas de *Abies* (Ziegenhagen et al. 2003) y *Jacaranda* (Jones et al. 2005) (en gimnospermas también se ha utilizado la persistencia del gametofito femenino para este tipo de análisis; p.e. Iwaizumi et al. 2007). De este modo, mediante análisis directos de maternidad es posible asignar una madre, de entre todas las posibles candidatas en la población, a cada embrión, y una vez controlada la distancia que recorren las semillas caracterizar la distribución de distancias de dispersión de semillas de modo similar a como se realiza en los análisis de dispersión polínica (Robledo-Arnuncio y García 2007).

Pero, al margen de los métodos directos de maternidad, también se han desarrollado métodos indirectos. Recientemente, Grivet y colaboradores (2009) han avanzado un método estadístico indirecto para caracterizar la estructura genética de grupos de semillas dispersadas naturalmente (aplicable también a semillas recogidas en colectores o trampas) que se basa en el cálculo de correlaciones parentales mediante coeficientes de parentesco genético entre pares de semillas, definiéndose una correlación parental como la probabilidad de que dos semillas dadas compartan un mismo progenitor. De este modo se puede estimar el número efectivo de parentales (N_e) que han originado la muestra de semillas recolectadas y diseccionar la contribución relativa materna (N_{em}), o número efectivo de donadores de semillas, y el número efectivo de padres (N_{ep}), o donadores de polen, al muestrearse tejidos de diferente origen: materno (endocarpo) y biparental (embrión).

Finalmente, aunque en general se considera que el flujo genético vía polen excede al flujo genético mediado por semillas (Petit et al. 2005) pueden destacarse algunos resultados interesantes en sentido contrario. Por ejemplo, Bacles et al. (2005) han estimado que entre un 50-75% de las plántulas de la especie anemócora *Fraxinus excelsior* en un paisaje altamente fragmentado provienen de semillas generadas por madres ajenas a la población de estudio, y García et al. (2007) han estimado una tasa de inmigración de semillas de 19-20% en una población aislada del arbolillo endozoócoro *Prunus mahaleb*. Estos datos pueden servir para acabar enfatizando que la dispersión de genes en el polen y en las semillas no son, en absoluto, procesos independientes. A pesar de que la dispersión de polen (haploide) a larga distancia se traduce en un importante mecanismo de conectividad genética, la limitación en la dispersión de las semillas (diploide) implica limitación en la distribución de genes tanto maternos como paternos. La dispersión limitada de semillas puede originar **cuellos de botella** genéticos y tener un fuerte impacto en la estructura genética local de la población a corto plazo a pesar de que el flujo de polen pueda ser extenso (Grivet et al. 2009). Además, la colonización de nuevos ambientes es sólo posible mediante eventos efectivos de dispersión de semillas.

Caso de estudio: el valle del río Guadalquivir

Actualmente, una parte importante de lo que se conoce sobre los efectos de la desaparición y fragmentación de los hábitats en la estructura genética de plantas a escala fina y flujo genético proviene de casos de estudio proporcionados por especies de árboles en su mayor parte tropicales (aunque también algunos de zonas templadas) (p.e. Sork et al. 2002; Dick et al. 2003; Ziegenhagen et al. 2003; Jones et al. 2005; Bittencourt y Sebbenn 2008; García et al. 2009; Grivet et al. 2009). Dichos estudios, al centrarse en árboles que por su gran tamaño, longevidad, y mecanismos de dispersión de polen y semillas a larga distancia tienen generalmente mayor capacidad de dispersión (Petit y Hampe 2006), pueden ser poco representativos de otros biotipos vegetales. Por esta razón, es interesante abordar cuestiones relacionadas con la estructura genética a escala de paisaje y flujo de genes para otro tipo de especies como las que integran una de las áreas de mayor biodiversidad en el planeta: los matorrales mediterráneos (Cox y Underwood 2011).

Desde una perspectiva histórica, la presión antrópica sobre los bosques en la zona templada de Europa comenzó hace unos 6000 años (Valbuena-Carabaña et al. 2010). Hoy, el manejo secular de la vegetación mediterránea en general, y del valle del Guadalquivir en particular, ha dado lugar a un paisaje de tipo “relictico” (sensu McIntyre y Hobbs 1999) fisonómicamente compuesto por una constelación de manchas boscosas naturales o semi-naturales embebidas en una matriz severamente antropizada (**Fig. 1**). En el valle del río Guadalquivir (Sur de España) queda menos del 1% del hábitat forestal potencial y los fragmentos tienen una bajísima conectividad física y estado de conservación. A nivel regional (Andalucía Occidental), esta constelación está compuesta por más de 500 fragmentos de pinares, encinares y alcornoques con una superficie menor de 12 hectáreas en más de la mitad de ellos (Aparicio 2008).



Figura 1. (A) Paisaje característico del valle del Guadalquivir donde el bosque mediterráneo se encuentra reducido a escasos y, en general, pequeños fragmentos embebidos en una matriz predominantemente agrícola. (B) La dispersión de genes se realiza a través de vectores de bióticos y abióticos; abeja polinizadora del género *Megachile* visitando una flor de mirto (*Myrtus communis*) (C), inflorescencias masculinas anemófilas de lentisco (*Pistacia lentiscus*) (D), curruca cabecinegra (*Sylvia melanocephala*) en un mirto con sus frutos carnosos. Fotografías de Abelardo Aparicio, Sofia Nora, Rafael G. Albaladejo y Juan Pedro González-Varo.

Analizando 23 fragmentos que difieren tanto en el tamaño como en el grado de aislamiento y en los que cohabitan cuatro especies (*Pistacia lentiscus* L., *Quercus coccifera* L., *Myrtus communis* L. y *Cistus salviifolius* L.) con caracteres vitales contrastados (longevidad, sistema de reproducción y dispersión) hemos encontrado que los valores de diversidad genética (riqueza alélica, heterozigosidad y diversidad genotípica) parecen seguir un gradiente relacionado con la longevidad de las especies (*Cistus* < *Myrtus* < *Pistacia* < *Quercus*) y que las especies anemófilas (*Pistacia* y *Quercus*) tienen mayores niveles de riqueza alélica y de diversidad genética que las entomófilas (*Myrtus* y *Cistus*). Además, la única especie autocompatible (*Myrtus communis*) presenta los mayores niveles de diferenciación genética interpoblacional. Este tipo de estudios comparativos resalta que el mismo proceso de fragmentación puede tener consecuencias muy diferentes, y que las interacciones de los caracteres vitales de las especies con el medio ambiente (biótico o abiótico) son muy complejas. Desde un punto de vista de Biología de Conservación, esta idiosincrasia nos obliga a meditar sobre la dificultad de hacer generalizaciones entre los distintos sistemas (p. ej. especies o poblaciones) de estudio (Fortuna et al. 2009; Aparicio et al. 2011).

A nivel de especie, sabemos que en *Myrtus communis*, una de las especies entomófilas más exhaustivamente estudiada en este conjunto de fragmentos, el sistema de apareamiento (**autogamia** vs. **xenogamia**) sufre cambios significativos en función de la densidad de conoespecíficos en la población: los ejemplares más solitarios experimentan mayor proporción de cruces autógamos mientras que aquellos que se localizan en situaciones de mayor densidad experimentan mayor proporción de cruces xenógamos; además, las progenies que provienen de cruces xenógamos son más exitosas (González-Varo et al. 2009, 2010). En todo caso, la probabilidad de supervivencia de las plántulas es hasta 44 veces superior en fragmentos grandes frente a fragmentos pequeños tan solo como consecuencia de la calidad del hábitat (González-Varo 2010). Finalmente, niveles relativamente elevados de inmigración vía semillas en el mirto parecen insuficientes para evitar la erosión genética y la diferenciación poblacional (Albaladejo et al. 2009a).

Por otra parte, en *Pistacia lentiscus* la fragmentación implica cambios drásticos en los patrones de dispersión polínica disminuyendo el número efectivo de padres y aumentando las tasas de paternidad correlacionada. Datos empíricos sobre esta especie muestran que el número efectivo de padres es significativamente mayor en poblaciones extensas y continuas que en poblaciones fragmentadas. Además, a pesar del elevado potencial para la dispersión del polen y las semillas en el lentisco, hemos observado que a escala local pueden generarse patrones de agregación de genotipos emparentados (Albaladejo et al. 2009b). Este hecho parece estar relacionado con procesos de limitación en la dispersión debido a restricción en la distancia, a la heterogeneidad espacial y/o del número de madres dispersantes.

Conclusiones y perspectivas

El estudio de la dispersión de genes es fundamental para los biólogos especializados en conservación ya que proporciona medidas precisas sobre los efectos reales de la fragmentación, además de conocimiento acerca de cómo se distribuye la diversidad genética entre y dentro de las poblaciones. Esta información se vuelve entonces crucial para la identificación de **unidades de conservación**, particularmente cuando las poblaciones no son físicamente discretas y la diversidad genética no se encuentra uniformemente distribuida en el espacio (Diniz Filho y Telles 2002, 2006).

En la actualidad, sabemos que tanto factores ecológicos como demográficos y genéticos son los que determinan cómo diferentes especies reaccionan a la fragmentación del hábitat (Kramer et al. 2008). Nuestros propios datos confirman que la respuesta genética de las plantas a la fragmentación está más influida por los propios caracteres vitales de las especies que por variables relacionadas con la fragmentación en sí misma (aislamiento, tamaño, estado de conservación del fragmento; Aparicio et al. 2011). Además, las comunidades naturales están sustentadas en una compleja red de interacciones interespecíficas donde el destino de una especie puede estar supeditado al de muchas otras especies. Se sabe que la fragmentación puede alterar la relación de las plantas con sus polinizadores, predadores o agentes patógenos de una forma drástica e impredecible (Ouborg et al. 2006). Por tanto, los efectos de la fragmentación no tienen por qué manifestarse de forma uniforme en todas las especies ni tampoco en todo un paisaje (Sork y Smouse 2006).

Dada la complejidad de los procesos involucrados, comprender los fundamentos de la dispersión y de la dinámica genética asociada en poblaciones fragmentadas representa un reto que exige romper las barreras disciplinares para ser abordada desde una perspectiva más global y exhaustiva. En realidad, la Biología de la Conservación es en sí misma una disciplina sintética de carácter multidisciplinar en la interfase de la ecología, la genética, la biogeografía, la biología reproductiva y disciplinas aplicadas como la ingeniería forestal o agronómica (Brussard 1991).

Agradecimientos

Juan Pedro González-Varo, Laura Fernández, Beatriz Guzmán, Encarni Rubio y María León han colaborado activamente en los trabajos del valle del Guadalquivir. Agradecemos a la Consejería de Medioambiente (Junta de Andalucía) el apoyo y las facilidades para trabajar en la zona y al servicio de Invernadero y Biología Molecular del CITIUS de la Universidad de Sevilla la ayuda prestada. Los estudios han sido financiados por proyectos de Excelencia de la Junta de Andalucía (proyectos P06-RNM-01499 y P07-RNM-02869) y del Plan Nacional del Ministerio de Ciencia e Innovación (CGL2008-000938BOS). Sofia Nora posee una beca predoctoral FPI (MCINN). JJRA disfruta de un contrato del programa Ramón y Cajal del Ministerio de Ciencia e Innovación. Agradecemos también los comentarios de dos revisores anónimos que han contribuido a hacer el manuscrito más inteligible.

Referencias

Aguilar, R., Quesada, M., Ashworth, L., Herrerías-Diego, Y., Lobo, J. 2008. Genetic consequences of habitat fragmentation in plant populations: susceptible signals in plant traits and methodological approaches. *Molecular Ecology* 17:5177-5188.

Ahmed, S., Compton, S.G., Butlin, R.K., Gilmartin, P.M. 2009. Windborne insects mediate directional pollen transfer between desert fig trees 160 kilometres apart. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 106:20342-20347.

- Albaladejo, R.G., Carrillo, L.F., Aparicio, A., Fernández-Manjarrés, J.F., González-Varo, J.P. 2009a. Population genetic structure in Myrtus communis L. in a chronically fragmented landscape in the Mediterranean: can gene flow counteract habitat perturbation? *Plant Biology* 11:442-453.
- Albaladejo, R.G., González-Martínez, S.C., Heuertz, M., Vendramin, G.G., Aparicio, A. 2009b. Spatiotemporal mating pattern variation in a wind-pollinated Mediterranean shrub. *Molecular Ecology* 18:5195-5206.
- Aldrich, P.R., Hamrick, J.L. 1998. Reproductive dominance of pasture trees in a fragmented tropical forest mosaic. *Science* 281:103-105.
- Aparicio, A. 2008. Descriptive analysis of the 'relictual' Mediterranean landscape in the Guadalquivir River valley (southern Spain): a baseline for scientific research and the development of conservation action plans. *Biodiversity and Conservation* 17:2219-2232.
- Bacles, C.F.E., Ennos, R.A. 2008. Paternity analysis of pollen-mediated gene flow for Fraxinus excelsior L. in a chronically fragmented landscape. *Heredity* 101:368-380.
- Bacles, C.F.E., Burczyk, J., Lowe, A.J., Ennos, R.A. 2005. Historical and contemporary mating patterns in remnant populations of the forest tree Fraxinus excelsior L. *Evolution* 59:979-990.
- Bai, W.N., Zeng, Y.F., Zhang, D.Y. 2007. Mating patterns and pollen dispersal in a hererodichogamous tree, Juglans mandhurica (Juglandaceae). *New Phytologist* 176:699-707.
- Bittencourt, J.V.M., Sebbenn, A.M. 2008. Pollen movement within a continuous forest of wind-pollinated Araucaria angustifolia, inferred from paternity and TWOGENER analysis. *Conservation Genetics* 9:855-868.
- Brussard, P.F. 1991. The role of ecology in biological conservation. *Ecological Applications* 1:6-12.
- Byrne, M., Elliot, C.P., Yates, C.J., Coates, D.J. 2008. Maintenance of high pollen dispersal in Eucalyptus wandoo, a dominant tree of the fragmented agricultural region in Western Australia. *Conservation Genetics* 9:97-105.
- Cordeiro, N.J., Howe, H.F. 2003. Forest fragmentation severs mutualism between seed dispersers and an endemic African tree. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 24:14052-14056.
- Cox, R., Underwood, E. 2011. The importance of conserving biodiversity outside of protected areas in Mediterranean ecosystems. *PLoS ONE* 6: e14508.
- Dick, C.W., Etchelecu, G., Austerlitz, F. 2003. Pollen dispersal of tropical trees (Dinizia excelsa: Fabaceae) by native insects and African honeybees in pristine and fragmented Amazonian forest. *Molecular Ecology* 12:753-764.
- Diniz-Filho, J.A.F., Telles, M.P.C. 2002. Spatial autocorrelation analysis and the identification of operational units for conservation in continuous populations. *Conservation Biology* 16:924-935.
- Diniz-Filho, J.A.F., Telles, M.P.C. 2006. Optimization procedures for establishing reserve networks for biodiversity conservation taking into account population genetic structure. *Genetics and Molecular Biology* 29:207-214.
- Ellstrand, N.C., Elam, D.R. 1993. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:217-242.
- Fernández-M., J.F., Sork, V.L. 2005. Mating patterns of a subdivided population of the Andean oak (Quercus humboldtii Bonpl., Fagaceae). *Journal of Heredity* 96:635-643.
- Fortuna, M.A., Albaladejo, R.G., Fernández, L., Aparicio, A., Bascompte, J. 2009. Networks of spatial genetic variation across species. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 106:19044-19049.
- García, C., Jordano, P., Arroyo, J.M., Godoy, J.A. 2009. Maternal genetic correlations in the seed rain: effects of frugivore activity in heterogeneous landscapes. *Journal of Ecology* 97:1424-1435.

- García, C., Jordano, P., Godoy, J.A. 2007. Contemporary pollen and seed dispersal in a Prunus mahaleb population: patterns in distance and direction. *Molecular Ecology* 16:1947-1955.
- Godoy, J.A., Jordano, P. 2001. Seed dispersal by animals: exact identification of source trees with endocarp DNA microsatellites. *Molecular Ecology* 10:2275-2283.
- González-Martínez, S.C., Burczyk, J., Nathan, R., Gil, L., Alía, R. 2006. Gene dispersal and mother-tree reproductive success in Mediterranean maritime pine (Pinus pinaster Aiton). *Molecular Ecology* 15:4577-4588.
- González-Varo, J.P. 2010. *Biología de la conservación de Myrtus communis en un paisaje fragmentado: ecología de la reproducción, efectos genéticos y regeneración*. Tesis Doctoral, Universidad de Sevilla, España.
- González-Varo, J.P., Albaladejo, R.G., Aparicio, A. 2009. Mating patterns and spatial distribution of conspecific neighbours in the Mediterranean shrub Myrtus communis (Myrtaceae). *Plant Ecology* 203:207-215.
- González-Varo, J.P., Albaladejo, R.G., Aparicio, A., Arroyo, J. 2010. Linking genetic diversity, mating patterns and progeny performance in fragmented populations of a Mediterranean shrub. *Journal of Applied Ecology* 47:1242-1252.
- Grivet, D., Smouse, P.E., Sork, V.L. 2005. A novel approach to an old problem: tracking dispersed seeds. *Molecular Ecology* 14:3585-3595.
- Grivet, D., Robledo-Arnuncio, J.J., Smouse, P.E., Sork, V. 2009. Relative contribution of contemporary pollen and seed dispersal to the effective parental size of seedling population of California valley oak (Quercus lobata, Née). *Molecular Ecology* 18:3967-3979.
- Hamrick, J. L. 2004. Response of forest trees to global environmental changes. *Forest Ecology and Management* 197:323-335.
- Hardy, O.J., González-Martínez, S.C., Colas, B., Fréville, H., Mignot, A., Olivieri, I. 2004. Fine-scale genetic structure and gene dispersal in Centaurea corymbosa (Asteraceae). II. Correlated paternity within and among sibships. *Genetics* 168:1688-1695.
- Honnay, O., Jacquemyn, H. 2007. Susceptibility of rare and common plant species to the genetic consequences of habitat fragmentation. *Conservation Biology* 21:824-831.
- Iwaizumi, M.G., Watanabe, A., Masatoshi, U. 2007. Use of different seed tissues for separate biparentage identification of dispersed seeds in conifers: confirmations and practices for gene flow in Pinus densiflora. *Canadian Journal of Forest Research* 37: 2022-2030.
- Jones, F.A., Chen, J., Weng, G.J., Hubell, S.P. 2005. A genetic evaluation of seed dispersal in the Neotropical tree Jacaranda copaia (Bignoniaceae). *American Naturalist* 166:543-555.
- Jordano, P. 2010. Pollen, seeds and genes: the movement ecology of plants. *Heredity* 105:329-330.
- Jordano, P., García, C., Godoy, J.A., García-Castaño, J.L. 2007. Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104:3278-3282.
- Jordano, P., Godoy, J.A. 2002. Frugivore-generated seed shadows: a landscape view of demographic and genetic effects. En: Levey, D.J., Silva, W.R., Galetti, M. (eds.), *Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution and conservation*, pp. 305-321, CAB International, Wallingford, UK.
- Kamm, U., Rotach, P., Gugerli, F., Siroky, M., Edwards, P., Holderegger, R. 2009. Frequent long-distance gene flow in a rare temperate forest tree (Sorbus domestica) at the landscape scale. *Heredity* 103:476-482.
- Karron, J.D., Marshall, D.L. 1990. Fitness consequences of multiple paternity in wild radish, Raphanus sativus. *Evolution* 44:260-268.
- Karron, J.D., Marshall, D.L. 1993. Effects of environmental variation on fitness of singly and multiply sired progenies of Raphanus sativus (Brassicaceae). *American Journal of Botany* 80:1407-1412.

- Kramer, A.T., Ison, J.L., Ashley, M.V., Howe, H.F. 2008. The paradox of forest fragmentation genetics. *Conservation Biology* 22:878-885.
- Lander, T.A., Boshier, D.H., Harris, S.A. 2010. Fragmented but not isolated: Contribution of single trees, small patches and long-distance pollen flow to genetic connectivity for Gomortega keule, an endangered Chilean tree. *Molecular Ecology* 143:2583-2590.
- Leimu, R., Mutikainen, P., Koricheva, J., Fischer, M. 2006. How general are positive relationships between plant population size, fitness and genetic variation? *Journal of Ecology* 94:942-952.
- Lowe, A.J., Boshier, D., Ward, D., Bacles, C.F.E., Navarro, C. 2005. Genetic resource impacts of habitat loss and degradation; reconciling empirical evidence and predicted theory for neotropical trees. *Heredity* 95:255-273.
- Manel, S., Gaggiotti, O.E., Waples, R.S. 2005. Assignment methods: matching biological questions with appropriate techniques. *Trends in Ecology and Evolution* 20:136-142.
- McIntyre, S., Hobbs, R. 1999. A framework for conceptualising human effects on landscapes and its relevance to management and research models. *Conservation Biology* 13:1282-1292.
- Moran, E.V., Clark, J.S. 2011. Estimating seed and pollen movement in a monoecious plant: a hierarchical Bayesian approach integrating genetic and ecological data. *Molecular Ecology* 20:1248-1262.
- Nason, J.D., Hamrick, J.L. 1997. Reproductive and genetic consequences of forest fragmentation: two case studies of neotropical canopy trees. *Journal of Heredity* 88:264-276.
- Ouborg, N.J., Vergeer, P., Mix, C. 2006. The rough edges of the conservation genetics paradigm for plants. *Journal of Ecology* 94:1233-1248.
- Paetkau, D. 1999. Using genetic to identify intraspecific conservation units: a critique of current methods. *Conservation Biology* 13:1507-1509.
- Petit, R.J., Duminil, J., Fineschi, S., Hampe, A., Salvini, D., Vendramin, G.G. 2005. Comparative organization of chloroplast, mitochondrial and nuclear diversity in plant populations. *Molecular Ecology* 14:689-701.
- Petit, R.J., Hampe, A. 2006. Some evolutionary consequences of being a tree. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 37:187-214.
- Robledo-Arnuncio, J.J. 2011. Wind pollination over mesoscale distances: an investigation with Scots pine. *New Phytologist* 190:222-233.
- Robledo-Arnuncio, J.J., Austerlitz, F., Smouse, P.E. 2007. POLDISP: a software package for indirect estimation of contemporary pollen dispersal. *Molecular Ecology Notes* 7:763-766.
- Robledo-Arnuncio, J.J., García, C. 2007. Estimation of the seed dispersal kernel from exact identification of source plants. *Molecular Ecology* 16:5098-5109.
- Robledo-Arnuncio, J.J., Gil, L. 2005. Patterns of pollen dispersal in a small population of Pinus sylvestris L. revealed by total-exclusion paternity analysis. *Heredity* 94:12-22.
- Robledo-Arnuncio, J.J., González Martínez, S.C. 2009. Marcadores Moleculares y ecología del movimiento. *Ecosistemas* 18:44-51.
- Rocha, O.J., Aguilar, G. 2001. Variation in the breeding behavior of the dry forest tree Enterolobium cyclocarpum (guanacaste) in Costa Rica. *American Journal of Botany* 88:1600-1606.
- Rousset, F., Billiard, S. 2000. A theoretical basis for measures of kin selection in subdivided populations: finite populations and localized dispersal. *Journal of Evolutionary Biology* 13:814-825.

- Sala, O.E., Chapin, F.S. III, Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R. et al. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287:1770-1774.
- Schnabel, A., Nason, J., Hamrick, J.L. 1998. Understanding the population genetic structure of *Gleditsia triacanthos* L.: seed dispersal and variation in female reproductive success. *Molecular Ecology* 7:819-832.
- Schueler, S., Tusch, A., Schuster, M., Ziegenhagen, B. 2003. Characterization of microsatellites in wild and sweet cherry—markers for individual identification and reproductive processes. *Genome* 46:95-102.
- Scofield, D.G., Alfaro, V.R., Sork, V.L., Grivet, D., Martinez, E., Papp, J., Pluess, A.R., Koenig, W.D., Smouse, P.E. 2010a. Foraging patterns of acorn woodpeckers (*Melanerpes formicivorus*) on valley oak (*Quercus lobata* Née) in two California oak savanna-woodlands. *Oecologia* 166:187-196.
- Scofield, D.G., Sork, V.L., Smouse, P.E. 2010b. Influence of acorn woodpecker social behaviour on transport of coast live oak (*Quercus agrifolia*) acorns in a southern California oak savanna. *Journal of Ecology* 98:561-572.
- Slavov, G.T., Leonardi, S., Burczyk, J., Adams, W.T., Strauss, S.H., Difazio, S.P. 2009. Extensive pollen flow in two ecologically contrasting populations of *Populus trichocarpa*. *Molecular Ecology* 18:357-373.
- Smouse, P.E., Dyer, R.J., Westfall, R.D., Sork, V.L. 2001. Two-generation analysis of pollen flow across a landscape. I. Male gamete heterogeneity among females. *Evolution* 55:260-271.
- Smouse, P.E., Sork, V.L. 2004. Measuring pollen flow in forest trees: an exposition of alternative approaches. *Forest Ecology and Management* 197:21-38.
- Sork, V.L., Davis, F.W., Smouse, P.E., Apsit, V.J., Dyer, R.J., Fernández-M, J.F. 2002. Pollen movement in declining populations of California Valley oak, *Quercus lobata*: where have all the fathers gone? *Molecular Ecology* 11:1657-1688.
- Sork, V.L., Nason, J., Campbell, D.R., Fernandez, J.F., 1999. Landscape approaches to historical and contemporary gene flow in plants. *Trends in Ecology and Evolution* 14:219-224.
- Sork, V.L., Smouse, P.E. 2006. Genetic analysis of landscape connectivity in tree populations. *Landscape Ecology* 21:821-836.
- Suyama, Y. 2004. Identification of mother trees based on microsatellite analysis of maternal tissues from seeds, fruits, and seedlings. *Journal of Japanese Forestry Society* 86:177-183.
- Torimaru, T., Tani, N., Tsumura, Y., Nishimura, N., Tomaru, N. 2007. Effects of kin-structured seed dispersal on the genetic structure of the clonal dioecious shrub *Ilex leucoclada*. *Evolution* 61:1289-1300.
- Valbuena-Carabaña, M., González-Martínez, S.C., Sork, V., Collada, C., Soto, A., Goicoechea, P.G., Gil, L. 2005. Gene flow and hybridization in a mixed oak forest (*Quercus pyrenaica* Willd. and *Q. petraea* (Matts.) Liebl.) in central Spain. *Heredity* 95:457-465.
- Valbuena-Carabaña, M., López de Heredia, U., Fuentes Utrilla, P., González Doncel, I., Gil, L. 2010. Historical and recent changes in the Spanish forests: A socio-economic process. *Review of Palaeobotany and Palynology* 162:227-542.
- Ward, M., Dick, C.W., Gribel, R., Lowe, A.J. 2005. To self, or not to self... A review of outcrossing and pollen-mediated gene flow in neotropical trees. *Heredity* 95:246-254.
- White, G.M., Boshier, D.H., Powell, W. 1999. Genetic variation within a fragmented population of *Swietenia humilis* Zucc. *Molecular Ecology* 8:1899-1909.
- Young A., Boyle T., Brown T. 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology and Evolution* 11:413-418.
- Ziegenhagen, B., Liepelt, S., Kuhlenskamp, V., Fladung, M. 2003. Molecular identification of individual oak and fir trees from maternal tissues of their fruits or seeds. *Trees* 17:345-350.