



7º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

**Gestión del monte: servicios
ambientales y bioeconomía**

26 - 30 junio 2017 | Plasencia
Cáceres, Extremadura

7CFE01-069

Edita: Sociedad Española de Ciencias Forestales
Plasencia. Cáceres, Extremadura. 26-30 junio 2017
ISBN 978-84-941695-2-6

© Sociedad Española de Ciencias Forestales

Variación geográfica en la reproducción vegetativa de un relicto paleotropical (*Prunus lusitanica* L.)

CÁCERES ESCUDERO, Y.¹, CALLEJA ALARCÓN, J.A.², PÉREZ BARGUEÑO, A. ¹ y PULIDO DÍAZ, F.J.¹

¹ INDEHESA. Universidad de Extremadura. Plasencia 10600.

² Departamento Biología Animal, Vegetal y Ecología. Facultad de BioCiencias, Universidad Autónoma de Barcelona, 08193, Bellaterra, Barcelona.

Resumen

Actualmente la Cuenca Mediterránea alberga una serie de elementos paleotropicales terciarios de gran interés biogeográfico. Una de las especies más singulares es *Prunus lusitanica* L., un pequeño árbol perennifolio que se desarrolla tanto en galerías riparias montanas de la Península Ibérica y Marruecos como en el seno de laurisilvas macaronésicas. Se cree que la reproducción vegetativa ha tenido y tiene un importante papel en el mantenimiento de sus poblaciones. Para estudiar los procesos subyacentes que intervienen se cuantificó la variación local y geográfica en la reproducción vegetativa, considerando tanto factores climáticos como perturbaciones, evaluando asimismo el patrón óptimo-marginal. Nuestros resultados muestran altas tasas de reproducción vegetativa, homogéneas entre ámbitos geográficos aunque con una importante variabilidad interna, que solo es explicada por la intensidad de perturbación. Contrariamente al consenso actual, las tasas de reproducción vegetativa son similares en zonas marginales y óptimas, lo que puede responder a la baja dependencia climática y la trascendencia de las perturbaciones. Finalmente, llegamos a la conclusión de que la reproducción vegetativa funciona como una estrategia reproductiva que complementa a la reproducción sexual, siendo especialmente valiosa en áreas donde el reclutamiento por esta última vía está limitado.

Palabras clave

Acodo, rango geográfico, rebrote, regeneración, tasa reproductiva

1. Introducción

Muchas especies de plantas perennes presentan diferentes estrategias de reproducción, combinando la reproducción sexual con la reproducción asexual (RICHARDS, 1986). Esta última vía puede presentar ciertas modalidades (VALLEJO-MARÍN et al., 2010), siendo en angiospermas la regeneración vegetativa o clonal la más común (KLIMEŠ et al., 1997). En este tipo, cada nueva estructura individual creada a partir de un individuo concreto se le nombra "ramet", mientras que el conjunto total de ellos se denomina "genet" y equivale a un individuo genéticamente diferenciado de otros genets (HARPER, 1977).

Se tiene constancia de la existencia de cierta variabilidad geográfica en las tasas reproducción vegetativa, adquiriendo normalmente mayores tasas en zonas marginales (DEL TREDICI, 2001; MEJÍAS et al., 2002; BOND & MIDGLEY, 2003; GARCÍA & ZAMORA, 2003; SILVERTOWN, 2008; BELLINGHAM & SPARROW, 2009). En dichas áreas, con condiciones ambientales subóptimas para el desarrollo multidimensional de las especies, la reproducción vegetativa puede ser más ventajosa que la sexual, ya que esta última es más costosa en términos energéticos (LEI, 2010).

En este trabajo, encuadrado en un marco geográfico amplio, exploramos la importancia de la reproducción vegetativa de *Prunus lusitanica* L., elemento arbóreo relacionado con la flora y vegetación subtropical que se desarrolló en la Cuenca Mediterránea durante el Terciario (PIGNATTI,

1978; GARCÍA ANTÓN et al., 2002). Se trata de una especie con una notable capacidad para regenerarse y propagarse de manera vegetativa (MUÑOZ & CALLEJA, 2013). El rango geográfico de la especie está diferenciado en un hábitat ancestral lauroide en las islas macaronésicas, teóricamente de mayor calidad (en adelante “óptimo”) que el hábitat de las poblaciones mediterráneas repartidas por zonas continentales de la Península Ibérica y norte de Marruecos (en adelante “marginal”).

2. Objetivos

El presente estudio tiene como objetivo estudiar la variabilidad geográfica en las tasas de reproducción vegetativa de *P. lusitanica* analizando las relaciones existentes con los factores climáticos y las perturbaciones.

3. Metodología

Especie estudiada

P. lusitanica es un árbol perenne de hoja lauroide, perteneciente a la familia de las rosáceas subgénero *Laurocerasus*. Se distinguen tres subespecies (FRANCO, 1964): *P. lusitanica* subsp. *lusitanica* L. que se distribuye por la Península Ibérica y norte de Marruecos, *P. lusitanica* subsp. *hixa* (Willd.) Franco localizado en las islas Canarias y Madeira y *P. lusitanica* subsp. *azorica* (Mouillef) Franco endémico del archipiélago de las Azores. Las poblaciones ibéricas y marroquíes se localizan en ambientes mediterráneos no lauroides (CALLEJA, 2006), en situación marginal y ocupando principalmente ámbitos riparios (CALLEJA Y SAINZ, 2009). Las poblaciones ubicadas en la región biogeográfica Macaronésica se localizan en formaciones de laurisilva (SANTOS, 1990), disfrutando de un clima óptimo para las especies con afinidades subtropicales (FERNÁNDEZ-PALACIOS et al., 2011). *P. lusitanica* presenta dos vías de reproducción; la sexual a través de semillas y la asexual a través de rebrotes basales y acodos (CALLEJA, 2006; MUÑOZ & CALLEJA, 2013). Los rebrotes basales comparten el mismo sistema de raíces que su progenitor, surgiendo a partir de yemas epicórmicas sobre el tronco principal (DEL TREDICI, 2001). Por lo tanto, no se consideran propiamente como “regeneración”, ya que no contribuyen a crear individuos nuevos independientes (MUÑOZ & CALLEJA, 2013). Los rebrotes por acodo se originan cuando algunas ramas laterales o troncos caídos que contactan con el suelo, desarrollan su propio sistema radical, originado a través de raíces adventicias, pudiendo permanecer indefinidamente en contacto con la cepa madre. Ambos tipos de rebrotes (acodos y basales) son considerados reproducción vegetativa o asexual.

Área de estudio

Para la realización de este estudio se han muestreado 59 poblaciones de *P. lusitanica*, distribuidas en tres ámbitos geográficos: Canarias (8 poblaciones), Marruecos (13 poblaciones) y Península Ibérica (38 poblaciones). En este trabajo consideramos que las poblaciones canarias se ubicarían en zonas óptimas, mientras que las poblaciones ibéricas y marroquíes se encontrarían en situaciones marginales.

Metodología de trabajo

Para caracterizar la reproducción vegetativa de *P. lusitanica*, en cada población se eligió aleatoriamente una muestra representativa de cepas maduras, potencialmente reproductoras, cuyo diámetro a la altura del pecho (DBH) fuera igual o mayor de 5 cm. En cada cepa, se anotó el número de rebrotes basales y acodos. Como rebrotes basales se consideraron todos los troncos que surgen asociados a una única cepa, con la que comparten el mismo sistema radical, y que emergen por debajo o por encima del suelo (DEL TREDICI, 2001). Dichos rebrotes deben presentar una longitud superior al medio metro, con un límite de inicio del tronco hasta los 25 cm sobre el suelo. Los rebrotes por acodo son troncos o ramas que contactan con el suelo y que a pesar de desarrollar su

propio sistema radical siguen en contacto con la cepa madre. La reproducción vegetativa total de cada cepa será la suma de los rebrotes basales y de acodo. Para cada población se calculó un índice vegetativo como el número medios de rebrotes por cepa.

En cada población, se estudió la intensidad de perturbación a la cual estaban sometidos los ejemplares muestreados. Para la cuantificación de la perturbación se registraron todas las posibles agresiones tanto naturales (deslizamientos y caídas de árboles, ramoneo por animales silvestres) como antrópicas (talas, ramoneo por ganado doméstico e incendios), que pudieran inducir o no la reproducción vegetativa en algunos de los componentes de la cepa. En cada población, su intensidad se categorizó en tres niveles: leve (las perturbaciones no suponen una merma en el tamaño poblacional), moderado (las perturbaciones podrían reducir en un futuro cercano el tamaño actual de la población) y severo (las perturbaciones podrían comprometer la supervivencia futura de la población).

Para cada población se consideró un conjunto de variables climáticas que incluyen la precipitación media anual, precipitación del trimestre estival (junio, julio y agosto), temperatura media anual, temperatura media de las mínimas del mes más frío del año, temperatura media de las máximas del mes más cálido del año, índice de continentalidad de Gorezynski, índice de evapotranspiración potencial anual y estival de Thornthwaite. Los datos de temperatura se adquirieron de la base de datos on-line (<http://www.worldclim.org/>, versión 1,4), mientras que los valores de precipitación se extrajeron del Atlas Climático Ibérico (AeMet & IM, 2011) y del Atlas Climático de Canarias, Madeira y Azores (AeMet & IM, 2012). Los datos de las poblaciones de Marruecos se obtuvieron de la interpolación de 68 estaciones climatológicas, usando el método de "Spline", con el software ESRI ArcMap (Versión 10.0, Build 2008) para la obtención de la precipitación.

Análisis de datos

De manera previa, se efectuó un análisis exploratorio de las variables climáticas y/o geográficas que reveló correlaciones entre algunas de ellas. Por ello, a través de un análisis factorial, que utiliza como criterio de extracción el análisis de componentes principales, se transformaron dichas variables, inicialmente tipificadas, en un nuevo conjunto de factores independientes con la mínima pérdida de información, eliminando a la vez el problema de multicolinealidad.

Utilizamos los modelos lineales generales (GLM) para evaluar el efecto de la distribución geográfica (óptimo-marginal) y las perturbaciones sobre los distintos tipos de reproducción vegetativa (total, basal y por acodo). En estos análisis consideramos como variables predictoras continuas los factores extraídos del análisis factorial de las variables climáticas. Las variables que no cumplían la premisa de normalidad y homocedasticidad fueron transformadas a través de diferentes procedimientos. Todos los análisis estadísticos se realizaron con STATISTICA (versión 8.0, 2012).

4. Resultados

A través del análisis factorial, las variables climáticas han sido agrupadas en un conjunto de tres factores, que explican el 93,2 % de la varianza total. El primer factor (Factor_1) explica un 50,5 %, estando relacionado con las zonas con clima más continental. El segundo factor (Factor_2) explica el 33,0 % de la varianza total estando relacionado con climas más cálidos. El tercer factor (Factor_3) representa el 9,7 % de la varianza total, presentando sólo cargas positivas para la precipitación estival, por lo que puede relacionarse con climas sin estación seca estival (Tabla 1).

Tabla 1: Cargas de las variables analizadas a través de un análisis factorial, que utiliza como criterio de extracción el análisis de componentes principales, en los diferentes factores considerados. Se indican en rojo cuando dichas variables presentan cargas positivas (>0,7) o negativas (<0,7) significativas para dichos factores.

VARIABLE	Factor 1	Factor 2	Factor 3
P_TOTAL	-0,46	-0,60	-0,01
P_ESTV	-0,49	-0,34	0,79
TEMP.MEDIA.ANUAL	0,04	0,97	0,04
TEMP.MAX.ANUAL	0,97	-0,18	0,06
TEMP.MIN.ANUAL	-0,59	0,80	-0,05
ETP_ANUAL	0,40	0,86	0,25
ETP_ESTV	0,93	0,08	0,34
IC_GOREZYNSKI	0,94	-0,26	-0,13

A nivel general, las poblaciones de *P. lusitanica* mostraron tasas reproducción vegetativa altas ($7,7 \pm 3,5$, $n = 59$), mayoritariamente a través de rebrotes basales ($6,3 \pm 2,9$, $n = 58$) y en menor medida por acodos ($1,4 \pm 1,24$, $n = 58$). Los ejemplares estudiados de los tres ámbitos geográficos mostraron valores de reproducción vegetativa similares, observándose gran variabilidad dentro de cada uno de ellos (Fig. 1).

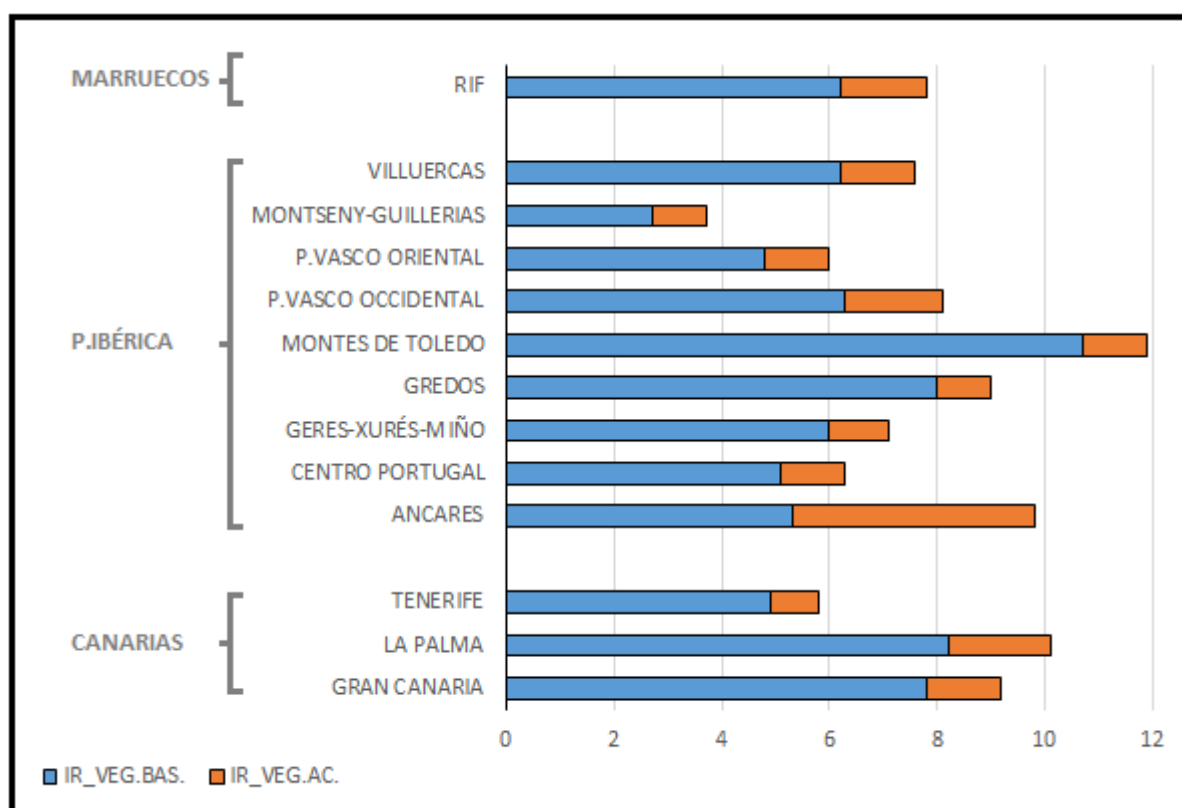


Figura 1: Promedio índices de reproducción basal (IR_VEG.BAS.) y por acodo (IR_VEG.AC.) de *Prunus lusitanica* en los ámbitos y áreas geográficas estudiadas. La suma de ambos representa el índice de reproducción vegetativa total (IR_VEG.).

Los resultados del modelo GLM mostraron que la reproducción vegetativa (total, basal y por acodo) no varía significativamente entre zonas marginales y óptimas ($F = 0,822$, g.l. = 1, $p = 0,368$; $F = 2,874$, g.l. = 1, $p = 0,096$; $F = 0,115$, g.l. = 1, $p = 0,736$, respectivamente) (Fig. 2). Los factores climáticos y geográficos extraídos del análisis factorial no afectan significativamente a la reproducción vegetativa. Solo se observó una tendencia positiva del Factor_1 con la reproducción vegetativa basal ($F = 5,976$, g.l. = 1, $p = 0,018$).

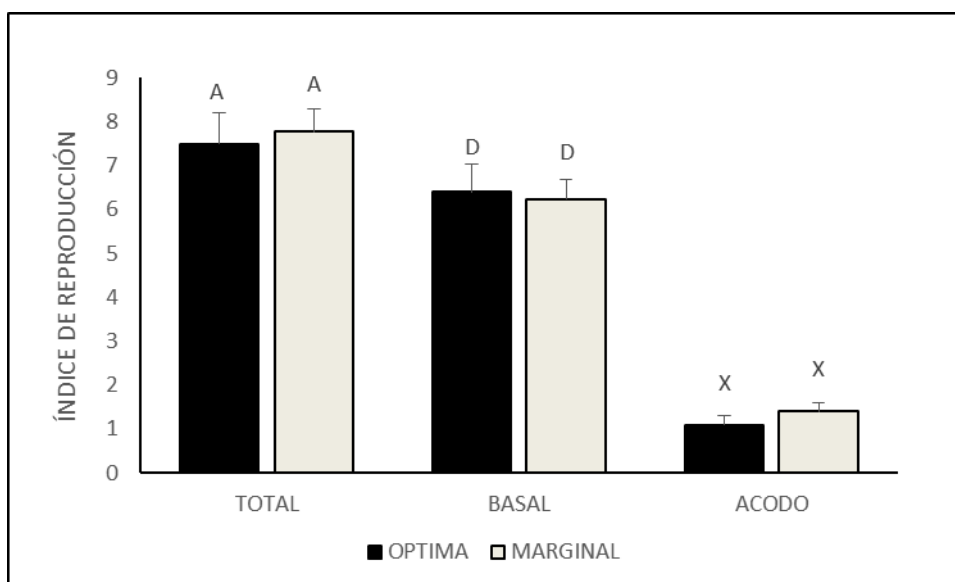


Figura 2: Valores medios y error estándar de los índices de reproducción vegetativa total, basal y por acodo de *Prunus lusitanica*, en zonas marginales (negro) y óptimas (gris). Letras diferentes sobre las barras indican diferencias estadísticamente significativas ($p < 0,05$).

Por otra parte, los resultados del modelo GLM mostraron que el grado de perturbación influye significativamente en la reproducción vegetativa total ($F = 6,896$, g.l. = 2, $p = 0,002$) y en la reproducción vegetativa basal ($F = 7,059$, g.l. = 2, $p = 0,002$), observándose un incremento a intensidades de perturbación mayores (Fig. 3). Un análisis más detallado utilizando pruebas post-hoc LSD de Fisher manifestó diferencias significativas en cada nivel de intensidad (Fig. 3). Sin embargo, la reproducción vegetativa por acodo no difirió en función de la perturbación ($F = 2,534$, g.l. = 2, $p = 0,090$) (Fig.3).

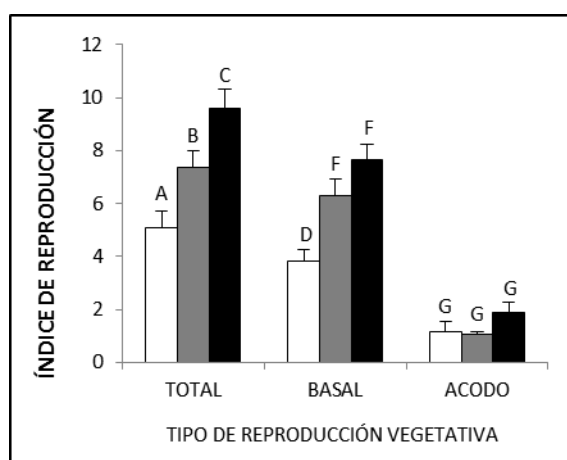


Figura 3: Valores medios y error estándar de los distintos índices de reproducción vegetativa total, basal y por acodo de las poblaciones de *Prunus lusitanica* en función de la intensidad de la perturbación (color blanco: leve; gris: moderado; negro: severo). Letras diferentes sobre las barras indican diferencias estadísticamente significativas entre los distintos niveles de intensidad de perturbación ($p < 0,05$).

5. Discusión

Nuestros resultados mostraron que *P. lusitanica* muestra elevadas tasas de reproducción vegetativa. El dominio de la reproducción asexual puede responder a multitud de fenómenos, ya que condiciones ecológicas específicas influyen significativamente (ABRAHAMSON, 1980; MUÑOZ & CALLEJA, 2013). Precisamente, la reproducción vegetativa es mayor en ambientes con poca luz (PETERSON & JONES, 1997), perturbados (BOND & MIDGLEY, 2003) y/o fragmentados (LHULLIER et al., 2006), características que responden a muchas de las poblaciones analizadas.

Como consecuencia de la gran profusión de rebrotes vegetativos, *P. lusitanica* muestra una arquitectura de múltiples tallos (MUÑOZ & CALLEJA, 2013). En comparación con individuos monocaules, los ejemplares multicaules muestran una mayor vida útil con menor riesgo de mortalidad del genet (WOOLLEY et al., 2008), siendo un mecanismo efectivo para el mantenimiento temporal de las poblaciones (HONNAY & BOSSUYT, 2005). Además, puede actuar como herramienta colonizadora a escala local a través de acodos (CALLEJA, 2006; MUÑOZ & CALLEJA, 2013), aumentando a su vez la agregación de *P. lusitanica* en distancias cortas (ARÉVALO et al., 2012), lo que minimiza el posible reclutamiento de otras especies (BOND & MIDGLEY, 2001; HENKEL, 2003).

Normalmente elevadas tasas de reproducción asexual se asocian a condiciones ambientales marginales, (HONNAY & BOSSUYT, 2005), donde la reproducción sexual puede presentar ciertas limitaciones (DORKEN & ECKERT, 2001). Sin embargo, nuestros análisis no revelaron este fenómeno, mostrando las poblaciones óptimas tasas similares a las marginales. Así, destaca la inexistencia de diferencias entre ámbitos geográficos que presentan características climáticas diferentes. En este sentido, este trabajo ha mostrado que la reproducción vegetativa está muy poco influenciada por los factores climáticos generales de cada población. Por ello, probablemente ciertos factores locales sean más determinantes en la reproducción vegetativa (DODD et al., 2013; MUÑOZ & CALLEJA, 2013).

Paralelamente, de nuestro estudio se desprende que para entender la expresión asexual de *P. lusitanica* hay que tener en cuenta también las perturbaciones, tal y como ocurre en otras plantas (RIJKS ET AL., 1998; BOND & MIDGLEY, 2001; DEL TREDICI, 2001). En efecto, *P. lusitanica* presentó mayores tasas de reproducción vegetativa a intensidades de perturbación elevadas, hecho que ya había sido documentado en el límite nororiental de su distribución (MUÑOZ & CALLEJA, 2013). Un análisis más detallado reveló que esta respuesta positiva es ejercida solo sobre los rebrotes basales y no por los acodos. En este contexto, puede ser diferente la respuesta que los rebrotes basales y acodos presentan frente a perturbaciones concretas (MUÑOZ & CALLEJA, 2013). Por ejemplo, sólo los deslizamientos y caídas ocasionales, promovidos por las fuertes pendientes o los temporales de viento, pueden ejercer un incremento en la reproducción vegetativa por acodo (ARÉVALO & FERNÁNDEZ-PALACIOS, 2007; MUÑOZ & CALLEJA, 2013), ya que estos daños suponen un mayor contacto de las ramas con el suelo (DEL TREDICI, 2001; MUÑOZ & CALLEJA, 2013). En cambio, estas perturbaciones junto con las restantes, pueden promover la emisión de brotes basales. Igualmente, los rebrotes por acodo, originados mayoritariamente en el perímetro de la copa y con un sistema radicular escaso, son más sensibles ante ciertas agresiones que los rebrotes basales, ya que éstos presentan la protección de la cepa madre.

Por último, hay que hacer hincapié en que la reproducción vegetativa puede funcionar como una herramienta eficaz frente a perturbaciones (BOND & MIDGLEY, 2003) o frente a hábitats hostiles (Peterson & Jones 1997). Por ello, las plantas que se reproducen asexualmente, parecen ser más

tolerantes a cualquier evento de extinción que las plantas que carecen de esta vía reproductiva (HONNAY & BOSSUYT, 2005). Este hecho es de notable importancia para la persistencia de cualquier organismo vegetal y en especial para especies como la tratada en este trabajo y que es considerada como un relicto paleotropical del Terciario (PIGNATTI, 1978; GARCÍA ANTÓN et al., 2002). Asimismo, la reproducción vegetativa en *P. lusitanica* adquiere aún mayor importancia en zonas donde la vía sexual está limitada, tal y como ocurre en muchas de las poblaciones (CÁCERES, 2013). En este contexto, *P. lusitanica* es considerada una especie remanente (FERNÁNDEZ-PALACIOS & ARÉVALO, 1998), cuya reproducción vegetativa funciona como una estrategia ecológica (ERIKSSON, 1996), que le permite la subsistencia en diferentes zonas.

6. Conclusiones

De este trabajo se extraen tres importantes conclusiones. En primer lugar, la elevada reproducción vegetativa que presenta la especie en todo su rango geográfico, no cumpliendo el patrón óptimo-marginal esperado. En segundo lugar, la baja influencia de las condiciones climáticas sobre la reproducción vegetativa. En tercer lugar, la elevada influencia de las perturbaciones sobre las tasas de reproducción vegetativa.

7. Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado con fondos de la Consejería de Agricultura y Medio Ambiente de la Junta de Extremadura y del Ministerio de Cultura de España (proyecto POPULIM subproyecto FILIN, ref. CGL2010-22180-C03-01 y BOSALIM subproyecto DEMODIS ref. CGL2007-66066-C04/BOS). Igualmente, agradecemos al Ministerio de Medio Ambiente de España y el Gobierno de Canarias por los permisos pertinentes y a la Agencia Estatal de Meteorología (AEMET) por la cesión de las capas climáticas. Y. Cáceres fue apoyado por una beca predoctoral (PRE07022) financiada por la Junta de Extremadura (Consejería de Infraestructuras y Desarrollo Tecnológico) y el Fondo Social Europeo.

8. Bibliografía

- ABRAHAMSON, W.G.; 1980. Demography and vegetative reproduction. In: Solbrig, O.T. (ed): Demography and evolution in plant populations. 89-106. Blackwell Scientific Publishers. Oxford.
- ARÉVALO, J.R.; FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M.; 2007. Treefall gaps and regeneration composition in the laurel forest of Anaga (Tenerife): a matter of size? *Plant Ecol.* 188 133-143.
- ARÉVALO, J.R.; GONZÁLEZ-DELGADO, G.; MORA, B.; FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M.; 2012. Compositional and structural differences in two laurel forest stands on Tenerife, Canary Islands. *J. For. Res.* 17 184-192.
- BELLINGHAM, P.J.; SPARROW, A.D.; 2009. Multi-stemmed trees in montane rain forests: their frequency and demography in relation to elevation, soil nutrients and disturbance. *J. Ecol.* 97 472-483.
- BOND, W.J.; MIDGLEY, J.J.; 2001. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends Ecol. Evol.* 16 45-51.
- BOND, W.J.; MIDGLEY, J.J.; 2003. The evolutionary ecology of sprouting in woody plants. *Int. J. Plant. Sci.* 164 103-114.
- CÁCERES, Y.; 2014. Macroecología de la reproducción de *Prunus lusitanica* L.: variabilidad geográfica y efectos de la marginalidad en un árbol relicto. Tesis. 257 pp. UNEX. Plasencia.

- CALLEJA, J.A.; 2006. Geobotánica, Estructura Demográfica, Conservación y Biología Predispersiva de *Prunus lusitanica* L. en la Península Ibérica. Tesis. 254 pp. UAM. Madrid.
- CALLEJA, J.A.; SAINZ, H.; 2009. Análisis e interpretación geobotánica de la estructura y composición florística de las loreras ibéricas. *Ecología* 22 45-71.
- DEL TREDICI, P.; 2001. Sprouting in temperate trees: A morphological and ecological review. *Bot. Rev.* 67 121-140.
- DODD, R.S.; MAYER, W.; NETTEL, A.; AFZAL-RAFII, Z.; 2013. Clonal growth and fine-scale genetic structure in tanoak (*Notholithocarpus densiflorus*: *Fagaceae*). *J. Hered.* 104 105-114.
- DORKEN, M.E.; ECKERT, C.G.; 2001. Severely reduced sexual reproduction in northern populations of a clonal plant, *Decodon verticillatus* (*Lythraceae*). *J. Ecol.* 89 339-350.
- ERIKSSON, O.; 1996. Regional dynamics of plants: a review of evidence for remnant, source-sink and metapopulations. *Oikos* 77 248-258.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M.; ARÉVALO, J.R.; 1998. Regeneration strategies of tree species in the laurel forest of Tenerife (The Canary Islands). *Plant Ecol.* 137 21-29.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M.; DE NASCIMENTO, L.; OTTO, R.; DELGADO, J.D.; GARCIA-DEL-REY, E.; ARÉVALO, J.R.; WHITTAKER, R.J.; 2011. A reconstruction of Palaeo-Macaronesia, with particular reference to the long-term biogeography of the Atlantic island laurel forests. *J. Biogeogr.* 38 226-246.
- FRANCO, J.A.; 1964. O azereiro e as ginjeiras bravas. *Bol. Soc. Port. Ci. Nat.* 10 66-90.
- GARCÍA, M.; MALDONADO, J.; MORLA, C.; SAINZ, H.; 2002. Fitogeografía histórica de la península Ibérica. En: PINEDA, F.D.; DE MIGUEL, J.M.; CASADO, M.A.; MONTALVO, J. (eds): La Diversidad Biológica de España. 45-64. Prentice Hall. Madrid.
- GARCÍA, D.; ZAMORA, R.; 2003. Persistence, multiple demographic strategies and conservation in long-lived Mediterranean plants. *J. Veg. Sci.* 14 921-926.
- HARPER, J.L.; 1977. Population biology of plants. 892 pp. Academic Press. London.
- HENKEL, T.W.; 2003. Monodominance in the ectomycorrhizal *Dicymbe corymbosa* (*Caesalpinaceae*) from Guyana. *J. Trop. Ecol.* 19 417-437.
- HONNAY, O.; BOSSUYT, B.; 2005. Prolonged clonal growth: escape route or route to extinction?. *Oikos* 108 427-432.
- KLIMEŠ, L.; KLIMEŠOVÁ, J.; HENDRIKS, R.; VAN GROENENDAEL, J.; 1997. Clonal plant architecture: a comparative analysis of form and function. In: DE KROON, H.; VAN GROENENDAEL, J. (eds): The ecology and evolution of clonal plants. 1 - 29. Backhuys Publishers. Leiden.
- LEI, S.A.; 2010. Benefits and costs of vegetative and sexual reproduction in perennial plants: A review of literature. *J. Ariz.-Nev. Acad. Sci.* 42 9-14.
- LHULLIER, E.; BUTAUD, J.F.; BOUVET, J.M.; 2006. Extensive clonality and strong differentiation in the insular Pacific tree *Santalum insulare*: implications for conservation. *Ann. of Bot.* 98 1061-1072.

MEJÍAS, J.A.; ARROYO, J.; OJEDA, F.; 2002. Reproductive ecology of *Rhododendron ponticum* (Ericaceae) in relict Mediterranean populations. *Bot. J. Linn. Soc.* 140 297-311.

MUÑOZ, A.; CALLEJA, J.A.; 2013. Plant size and local abiotic factors determine the intra-specific variation in the multi-stemmed architecture of *Prunus lusitanica* in the Northeast limit of its global distribution. *Forest Syst.* 22 (3) 423-432.

PETERSON, C.J.; JONES, R.H.; 1997. Clonality in woody plants: a review and comparison with clonal herbs. In: GROENENDAEL, K.J.V. (ed): The ecology and evolution of clonal plants. 263-289. Backhuys Publishers. Leiden.

PIGNATTI, S.; 1978. Evolutionary trends in Mediterranean flora and vegetation. *Vegetatio* 37 175-185.

RICHARDS, A.J.; 1986. Plant Breeding Systems. 544 pp. Garland Science. London.

RIJKS, M.H.; MALTA, E.J.; ZAGT, R.J.; 1998. Regeneration through sprout formation in *Chlorocardium rodiei* (Lauraceae) in Guyana. *J. Trop. Ecol.* 14 463-475.

SANTOS, A.; 1990. Bosques de laurisilva en la región Macaronésica. 79 pp. Council of Europe. Estrasburgo.

SILVERTOWN, J.; 2008. The evolutionary maintenance of sexual reproduction: Evidence from the ecological distribution of asexual reproduction in clonal plants. *I. J. Plant Sci.* 169 157-168.

VALLEJO-MARÍN, M.; DORKEN, M.E.; BARRETT, S.C.H.; 2010. The ecological and evolutionary consequences of clonality for plant mating. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 41 193-213.

WOOLLEY, L.P.; HENKEL, T.W.; SILLETT, S.C.; 2008. Reiteration in the monodominant tropical tree *Dicymbe corymbosa* (Caesalpinaceae) and its potential adaptive significance. *Biotropica* 40 32-43.