

Características demográficas y reproductivas de un relicto Terciario: *Prunus lusitánica subsp. Hixa* (Willd.) Franco.

D. Yonatan Cáceres Escudero
Doctor en Ingeniería del Medio Agronómico y Forestal.
Grupo de Investigación Forestal, GIF.
Plasencia, Cáceres.



XXI Jornadas Forestales
de Gran Canaria

Características demográficas y reproductivas de un relicto Terciario: *Prunus lusitanica subsp. hixa* (Willd.) Franco

Yonatan Cáceres, Fernando Pulido y Juan Antonio Calleja

Grupo de Investigación Forestal. Universidad de Extremadura, 10600 Plasencia.

ycaceres@unex.es; nando@unex.es; juan.calleja@gmail.com

RESUMEN

En la actualidad, zonas insulares macaronésicas de Azores, Canarias, Cabo Verde y Madeira son consideradas refugios de plantas relictas terciarias. La persistencia de un clima subhúmedo, con pequeñas oscilaciones anuales, ha proporcionado escenarios similares a los climas tropicales y subtropicales terciarios. Una de estas especies relictas es la hija (*Prunus lusitanica subsp. hixa* (Willd.) Franco), un árbol perennifolio lauroide que se ubica en las laurisilvas del archipiélago Canario (Tenerife, La Gomera, La Palma y Gran Canaria) y de la isla de Madeira. La población mundial de esta subespecie apenas sobrepasa los 30.000 ejemplares adultos, destacando las poblaciones existentes en la laurisilva de Anaga (Tenerife) donde se aglutinan el 99 % del total poblacional. El resto de ubicaciones se encuentran muy aisladas presentando pocos individuos. Todas las poblaciones presentan problemas de regeneración por vía sexual, que se ve compensada por la elevada profusión de rebrotes basales y acodos. La protección directa de las ubicaciones actuales del taxón es prioritaria para la conservación futura de la especie.

INTRODUCCIÓN

Hoy en día, la Cuenca Mediterránea es uno de los principales “puntos calientes” de diversidad vegetal del mundo (Myers et al., 2000). Esta riqueza taxonómica se agrupa en varios elementos florísticos de diversos orígenes biogeográficos (Blondel & Médail, 2009), destacando entre ellos al elemento paeleotropical, relacionado con los antiguos bosques lauroides del Terciario (Carrión et al., 2006). Actualmente, el elemento paleotropical presenta una distribución muy fragmentada en áreas montañosas del Mediterráneo occidental como resultado de una marcada reducción histórica (Cox & Moore, 2010) consistente en pulsos cíclicos de contracción, migración y/o extinción (Mijarra et al., 2009). Durante estas migraciones, un reducido contingente de estas

plantas subtropicales consiguió llegar a algunas islas macaronésicas (Fernández-Palacios *et al.*, 2011), donde la persistencia de un clima subhúmedo, con pequeñas oscilaciones anuales, ha proporcionado escenarios similares a los climas tropicales y subtropicales terciarios (Fernández-Palacios & Arévalo, 1998).

Una característica común compartida por todas estas especies paleotropicales que han conseguido sobrevivir hasta nuestros días, es su capacidad de resistencia frente a los cambios climáticos cíclicos (Hampe & Petit, 2005). Por lo tanto se desprende la existencia de una serie de atributos funcionales relacionados con la reproducción que han determinado la supervivencia de estas especies relictas (Hampe & Petit, 2005). Sin embargo, estos aspectos hoy en día son poco conocidos (Pulido *et al.*, 2008).

METODOLOGÍA DE TRABAJO

Especie de estudio

P. lusitanica es un cerezo silvestre de hasta 18 m, perennifolio de hoja lauroide perteneciente a la familia de las rosáceas subgénero *Laurocerasus* (Kalkman, 1965). Es una especie vinculada al elemento paleotropical relictos (Mai, 1989), considerándose un superviviente de los bosques de niebla lauroides que se desarrollaron durante el Terciario en la Cuenca Mediterránea (Barrón & Peyrot, 2006). A pesar de no existir registro fósil, existen muchas evidencias que indican que la especie es una reliquia terciaria (Calleja *et al.*, 2009).

P. lusitanica presenta dos vías de reproducción: la sexual a través de semillas, diseminadas principalmente por aves (Calleja, 2006); y la asexual, a través de rebrotes basales y acodos (Calleja, 2006; Muñoz & Calleja, 2013). La especie presenta flores pequeñas, dispuestas en racimos, que se desarrollan entre los meses de marzo y julio. Los frutos, son pequeñas drupas negras, de 8 a 13 mm, con una sola semilla en su interior, que maduran desde septiembre hasta enero (Calleja, 2006). El periodo de germinación de las semillas se prolonga desde marzo hasta mayo, requiriendo ambientes muy húmedos con luminosidad intermedia (Pulido *et al.*, 2008). Su distribución actual se ciñe a zonas montañosas, ocupando enclaves edáfica y climáticamente húmedos, en ámbitos riparios de la zona mediterránea (Calleja & Sainz, 2009) o en el seno de bosques de laurisilva dentro de la región Macaronésica (Santos, 1990). Debido a la elevada fragmentación y escasez de sus poblaciones, la especie ha sido catalogada con distintas figuras de protección, lo que denota su rareza y vulnerabilidad.

Se distinguen tres subespecies en función de variantes morfológicas (Franco, 1964): *P. lusitanica* subsp. *lusitanica* L., en Marruecos, Península Ibérica y suroeste de Francia; *P. lusitanica* subsp. *hixa* (Willd.) Franco, en las islas de Canarias y Madeira; y *P. lusitanica* subsp. *azorica* (Mouillef) Franco en el archipiélago de las Azores. En este trabajo nos centramos en la subespecie *P. lusitanica* subsp. *hixa* o “hija”, tal y como es denominada en Canarias. Las poblaciones existentes se localizan en bosques de laurisilva dominados por varias especies arbóreas (Santos, 1990): laurel (*Laurus azorica* (Seub.) Franco), tilo (*Ocotea foetens* (Ait.) Benth. & Hook.), viñatigo (*Persea indica* (L.) Sprengel.), acebiño (*Ilex canariensis* Poir.), paloblanco (*Picconia excelsa* (Aiton) DC.), barbuzano (*Apollonias barbujana* (Cav.) Bornm), brezos (*Erica scoparia* L. y *E. arborea* L.), faya (*Myrica faya* L.) y follado (*Viburnum tinus* subsp. *rigidum* (Vent.) P. Silva). Esta formación se sitúa en zonas expuestas a los vientos alisios, presentando temperaturas anuales suaves (13 - 17 °C), con escasas oscilaciones a lo largo del año. Las precipitaciones son elevadas, alrededor de los 1.000 mm, cantidad que puede ser duplicada si añadimos la componente horizontal aportada por las nieblas (Kämmer, 1974).

Distribución y censo

Inicialmente se realizó una búsqueda bibliográfica donde se recopiló toda la información corológica disponible. Posteriormente se visitaron las posibles poblaciones de estudio, y se realizaron los conteos y estimaciones de individuos entre 2007 y 2011. En los censos se consideró como unidad de trabajo al individuo maduro (diámetro a la altura del pecho, DBH \geq 5 cm). Uno o varios individuos integran una población si existe una distancia máxima entre ellos de 1 km a lo largo del mismo cauce, o de 500 m, siempre y cuando las poblaciones se encuentren en distintas cuencas de recepción. El área de ocupación se definió como el número de cuadrículas (UTM 1x1 y 10x10 km) con presencia de *P. lusitanica*.

Como en la Isla de Tenerife (Canarias), la hija aparece dispersa en la laurisilva de los Montes de Anaga, dificultando así el conteo directo, por lo que se decidió estimar mediante transectos la población existente. Para ello, primero se delimitó el área ocupada por la especie y se seleccionaron en ella aleatoriamente 68 puntos. En cada punto se realizó un transecto lineal de 20 x 100 m, donde se registraron todos los individuos juveniles y adultos de loro. Posteriormente, los datos fueron procesados mediante un método de interpolación espacial por “Kriging Universal”, utilizando para

ello el software libre gvSIG y la librería sextante, obteniendo así un modelo predictivo de densidad de individuos.

Índices de regeneración sexual y vegetativa

En cada población estudiada se calculó un índice de regeneración sexual como el cociente entre juveniles ($DBH < 5$ cm y $h > 50$ cm) y adultos ($DBH \geq 5$ cm). El índice vegetativo se evaluó como el número medio de rebrotes por cepa (basales y de acodo). 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 hasta los 25 cm por encima del suelo (Del Tredici, 2001). 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.

Estructura demográfica

Para la descripción de la estructura demográfica se muestrearon 5 núcleos poblacionales de *P. lusitanica* subsp. *hixa*. En cada uno se midió el DBH del tronco vivo más grueso para cada adulto y juvenil. Esta variable se correlaciona con parámetros demográficos como reproducción y supervivencia (Silvertown & Charlesworth, 2001) y edad del individuo (Lieberman *et al.*, 1985). Los ejemplares se agruparon en 5 clases, en función del DBH del tronco principal (clase I: $0 < 5$ cm; clase II: $5 < 10$ cm; clase III: $10 < 15$ cm; clase IV: $15 < 20$ cm y clase V ≥ 20 cm).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Distribución y censo

P. lusitanica subsp. *hixa* presenta una población mundial estimada en 30.070 ejemplares reunidos en 15 poblaciones repartidas por cuatro islas del archipiélago canario y por la isla de Madeira (Figura 1 y 2). En Tenerife existen dos poblaciones ubicadas en la laurisilva de los Montes de Anaga, en el extremo noreste de la isla que aglutinan el 98,9 % del total estimado. Aquí, la especie goza de una distribución aceptable, llegando a ser dominante en algunas áreas como El Moquinal o las Cuadras. En la Gomera se han identificado igualmente dos poblaciones, si bien su densidad es mucho menor. De ellas destaca la Hoya de los Zánganos, con algo más de 100 ejemplares. En la Palma, al igual que en la isla de Madeira, existen 4 ubicaciones, todas ellas con escasa entidad poblacional. Por último, en la isla de Gran Canaria se han encontrado únicamente 21 ejemplares repartidos en tres ubicaciones. Todos estos datos revelan la elevada

fragmentación y dispersión de la especie, la cual tan sólo ocupa 46 cuadrículas UTM de 1x1 km, lo que denota la rareza del taxón (Figura 2).

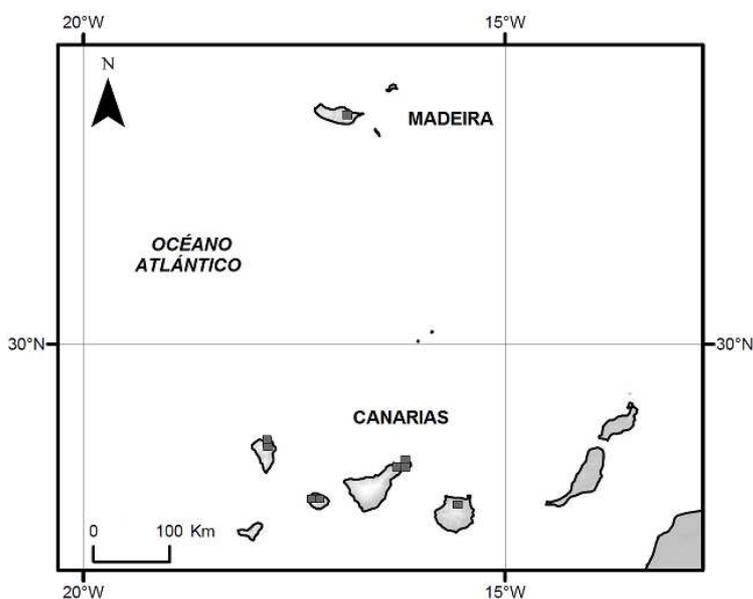


Figura 1: Distribución global de *Prunus lusitanica subsp. hixa* en cuadrículas UTM (10 x 10 km).

Todas estas características descritas son típicas de especies relictas, cuyas áreas de distribución actual son el resultado de una marcada reducción histórica (Hampe & Jump, 2011). Además, ésta elevada fragmentación puede deberse tanto a los requerimientos ecológicos de la especie como a la presión antropogénica a la que ha sido sometida. Así, la hija sólo se desarrolla en formaciones de laurisilva, aprovechando la franja altitudinal donde los húmedos vientos alisios son interceptados, lo que denota elevada especificidad ambiental. Asimismo, se sabe que una gran proporción de esta formación vegetal ha sido eliminada o sustituida, y con ella han sido alterados muchos de los patrones espaciales de ciertas especies relictas. Curiosamente, la abundancia de la especie en los Montes de Anaga puede deberse a la eliminación parcial de la laurisilva en esta área, donde no se llegó a descuajar el monte sino que se hicieron rozas selectivas, favoreciendo así la dominancia de especies altamente rebrotadoras como *P. lusitanica*.

ÁMBITO GEOGRÁFICO	ÁREA GEOGRÁFICA	TOTAL ADULTOS	POBLACIONES	UTM 1x1 km	UTM 10x10 km
ISLAS CANARIAS	GOMERA	124	2	2	2
	GRAN CANARIA	21	3	2	1
	LA PALMA	115	4	7	2
	TENERIFE	29.739	2	31	3
MADEIRA	MADEIRA	71	4	4	1
TOTAL		30.070	15	46	9

Figura 2: Resumen de los tamaños poblacionales de *Prunus lusitanica subsp. hixa*

Las consecuencias de dicha fragmentación pueden ser diversas, aunque inicialmente podría reducir los tamaños de los parches, aumentando así los efectos de borde y el aislamiento de las poblaciones (Zuidema *et al.*, 1996). Estos hechos provocarían una disminución en los tamaños poblacionales, lo que incrementaría a su vez los riesgos de extinción por estocasticidad ambiental y demográfica (Menges, 1992). Igualmente, son escasas las poblaciones que presentan un tamaño adecuado para evitar problemas como la pérdida de diversidad genética o la acumulación de genes deletéreos (Frankham, 2005), hechos que pueden provocar un menor crecimiento y reproducción futuros (Oostermeijer, 2000).

Índices de Reproducción sexual

De forma general, los índices de regeneración sexual que la hija exhibe son extremadamente bajos, especialmente en las poblaciones más aisladas y pequeñas (Figura 3). Por ello, se puede deducir que muchas de las poblaciones tienen problemas de regeneración, estando formadas mayoritariamente por ejemplares adultos, muchos de ellos pertenecientes a clases senescentes. Estos resultados pueden deberse, entre otras causas, a fenómenos a escala local. Así, el microclima característico de la laurisilva ejerce, paradójicamente, una importante limitación en la reproducción sexual del loro, concretamente en la producción de frutos (obs. pers.). La condensación de los húmedos vientos alisios restringen sustancialmente la radiación incidente sobre el dosel arbóreo de la laurisilva (Kämmer, 1974), hecho que minimiza la floración, polinización y maduración de frutos (Kato & Hiura, 1999) traduciéndose en una menor disponibilidad de semillas. Asimismo, las bajas radiaciones en el interior de esta formación ocasionan limitaciones en el reclutamiento, como consecuencia de la baja tolerancia a la intensa sombra de las plántulas de loro (Pulido *et al.*, 2008).

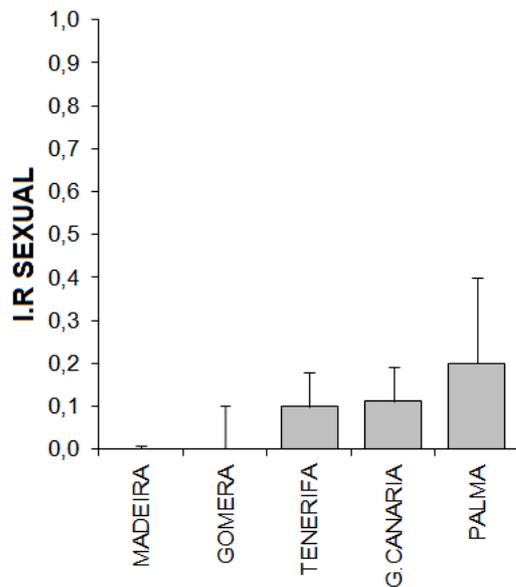


Figura 3: Promedio y error estándar de los índices de regeneración sexual (IR SEXUAL) de *Prunus lusitanica* subsp. *hixa* por isla.

Reproducción vegetativa

P. lusitanica subsp. *hixa* muestra una elevada reproducción vegetativa ($7,5 \pm 2,0$, $n = 8$), fundamentalmente a través de rebrotes basales ($6,4 \pm 1,8$, $n = 8$) y en menor medida a través de acodos ($1,1 \pm 0,6$, $n = 8$). Como consecuencia de la elevada reproducción vegetativa (Figura 4), la subespecie muestra una característica arquitectura de múltiples tallos (Muñoz & Calleja, 2013), hecho que aumenta su agregación en distancias cortas (Arévalo *et al.*, 2012). Esta profusión de rebrotes aumenta la vida útil de la cepa (Woolley *et al.*, 2008), lo cual supone un mecanismo efectivo para el mantenimiento temporal de las poblaciones (Honnay & Bossuyt, 2005), hecho que resulta especialmente valioso en zonas donde la reproducción sexual está limitada ambientalmente (Sperens, 1996; Kawecki, 2008), tal y como *P. lusitanica* subsp. *hixa* muestra en su área de distribución. Además, puede actuar como herramienta colonizadora a escala local a través de acodos (Calleja, 2006; Muñoz & Calleja, 2013). Paralelamente, dicha estructura multicaule minimiza el posible reclutamiento de otras especies, lo que la beneficia frente a competidoras en la laurisilva. Pero la elevada clonalidad también pueden promover fenómenos de depresión endogámica y posible pérdida del sexo (Vallejo-Marín *et al.*, 2010), limitando los niveles de variabilidad genética (Lei, 2010), si bien este hecho se minimiza debido a la mayor parte de las poblaciones de *P. lusitanica* presentan un cierto grado de reclutamiento sexual esporádico.

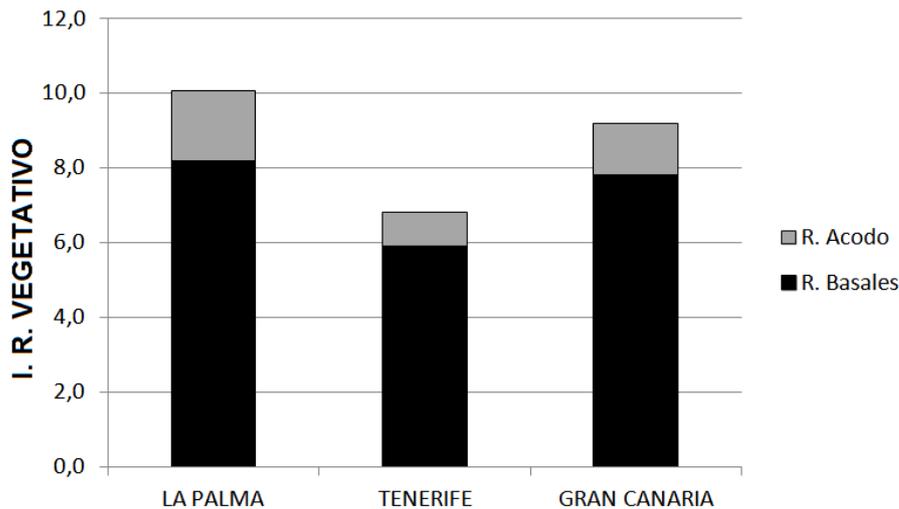


Figura 4: Índices de regeneración vegetativa (IR VEGETATIVO) de *Prunus lusitanica subsp. hixa* por isla.

Estructura demográfica

La estructura demográfica de la hija muestra la dominancia de ejemplares adultos pertenecientes a las clases senescentes (Figura 5). Únicamente la población de Valsendero en Gran Canaria, presenta una estructura demográfica menos envejecida, dominada por ejemplares de tamaño intermedio. Consecuentemente, señalamos la ausencia de poblaciones con una estructura demográfica ideal (“J” invertida), que evidencian una elevada regeneración. El predominio de las clases senescentes estaría en concordancia con los bajos índices de regeneración sexual encontrados. Por ello, la escasa importancia de los ejemplares jóvenes frente a los adultos es un fenómeno que denota limitaciones en la regeneración sexual. Este predominio de las clases adultas podría ser consecuencia de la competencia intraespecífica con otras especies (Silvertown & Charlesworth, 2001), por lo que la hija podría destinar más recursos a la reproducción vegetativa para asegurarse de esta forma su permanencia en la laurisilva. Estas premisas están apoyadas por la alta clonalidad (García-Verdugo *et al.*, 2013) y por la elevada reproducción vegetativa existente en la mayoría de sus poblaciones y que han sido descritos en este trabajo.

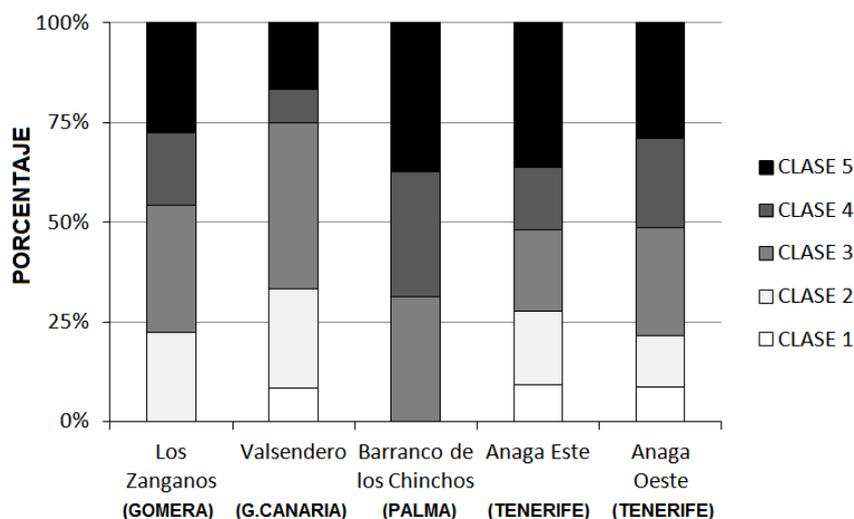


Figura 5: Distribución por clases diamétricas de los ejemplares de *Prunus lusitanica* subsp. *hixa* en cada población estudiada.

CONCLUSIONES

En la actualidad el rango geográfico que ocupa *P. lusitanica* subsp. *hixa* abarca los archipiélagos de Canarias y Madeira. Sin embargo, su distribución dentro de cada isla es muy fragmentada y dispersa, estando formada por poblaciones de escasa entidad demográfica. A ello se unen el predominio de clases senescentes y la escasa regeneración sexual observada. Todas estas características son típicas de especies relictas, donde el área actual es el resultado de un filtro ejercido por aspectos climáticos y tectónicos del pasado y por el creciente impacto humano actual. A pesar de ello, la hija muestra una elevada reproducción vegetativa que permite a la especie su persistencia en la laurisilva, siendo una de las principales especies rebrotadoras. Por último, el diseño e implantación de planes de gestión y recuperación de estas especies debe de ser una medida prioritaria para su correcta gestión.

BIBLIOGRAFÍA

- Arévalo, J.R., González-Delgado, G., Mora, B. & Fernández-Palacios, J.M., 2012. Compositional and structural differences in two laurel forest stands (windward and leeward) on Tenerife, Canary Islands. *Journal of Forest Research*, **17**, 184-192.
- Barrón, E. & Peyrot, D., 2006. La vegetación forestal en el Terciario. *Paleoambientes y cambio climático* (ed. por J.S. Carrión, S. Fernández y N. Fuentes), pp. 54-76. Fundación Séneca - Agencia de Ciencia y Tecnología de la Región de Murcia, Murcia.

- Blondel, J. & Médail, F., 2009. Biodiversity and Conservation. *The Physical Geography of the Mediterranean* (ed. por J.C. Woodward), pp. 615-650. Oxford University Press, Oxford.
- Calleja, J.A., 2006. *Geobotánica, Estructura Demográfica, Conservación y Biología Predispersiva de Prunus lusitanica L. en la Península Ibérica*. Memoria de Tesis Doctoral, UAM, Madrid.
- Calleja, J.A., Garzon, M. & Ollero, H., 2009. A Quaternary perspective on the conservation prospects of the Tertiary relict tree *Prunus lusitanica* L. *Journal of Biogeography*, **36**, 487-498.
- Carrión, J.S., S., F. & Fuentes, N., 2006. *Paleoambientes y cambio climático*. Fundación Séneca, Murcia, España.
- Cox, C.B. & Moore, P.D., 2010. *Biogeography: An Ecological and Evolutionary Approach*, 8 edn. John Wiley & Sons, Hoboken.
- Del Tredici, P., 2001. Sprouting in temperate trees: A morphological and ecological review. *The Botanical Review*, **67**, 121-140.
- Fernández-Palacios, J.M. & Arévalo, J.R., 1998. Regeneration strategies of tree species in the laurel forest of Tenerife (The Canary Islands). *Plant Ecology*, **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. *Journal of Biogeography*, **38**, 226-246.
- Franco, J.A., 1964. O azereiro e as ginjeiras bravas. *Boletim da Sociedade Portuguesa de Ciências Naturais*, **10**, 66-90.
- Frankham, R., 2005. Genetics and extinction. *Biological Conservation*, **126**, 131-140.
- García-Verdugo, C., Calleja, J.A., Vargas, P., Silva, L., Moreira, O. & Pulido, F., 2013. Polyploidy and microsatellite variation in the relict tree *Prunus lusitanica* L.: how effective are refugia in preserving genotypic diversity of clonal taxa? *Molecular Ecology*, **22**, 1546-1557.
- Hampe, A. & Petit, R.J., 2005. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters*, **8**, 461-467.
- Hampe, A. & Jump, A.S., 2011. Climate relicts: Past, present, future. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **42**, 313-333.
- Honnay, O. & Bossuyt, B., 2005. Prolonged clonal growth: escape route or route to extinction? *Oikos*, **108**, 427-432.
- Kalkman, C., 1965. The old world species of *Prunus* subg. *laurocerasus* including those formerly referred to *Pygeum*. *Blumea*, **Vol. 13**, 1-174.
- Kämmer, F., 1974. Klima and vegetation auf Tenerife, besonders im Hinblick der nebelniederschlag. *Scripta Geobotanica*, **7**, 1-78.
- Kato, E. & Hiura, T., 1999. Fruit set in *Styrax obassia* (*Styracaceae*): The effect of light availability, display size, and local floral density. *American Journal of Botany*, **86**, 495-501.
- Kawecki, T.J., 2008. Adaptation to marginal habitats. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **39**, 321-342.
- Lei, S.A., 2010. Benefits and costs of vegetative and sexual reproduction in perennial plants: A review of literature. *Journal of the Arizona-Nevada Academy of Science*, **42**, 9-14.

- Lieberman, D., Lieberman, M., Hartshorn, G. & Peralta, R., 1985. Growth rates and age-size relationships of tropical wet forest trees in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, **1**, 97-109.
- Mai, D.H., 1989. Development and regional differentiation of the European vegetation during the Tertiary. *Plant Systematics and Evolution*, **162**, 79-91.
- Menges, E., 1992. Stochastic modeling of extinction in plant populations. *Conservation Biology: the theory and practice of nature conservation, preservation, and management* (ed. por P.L. Fiedler y S.K. Jain), pp. 253-275. Chapman & Hall, New York.
- Mijarra, J.M.P., Barron, E., Manzanque, F.G. & Morla, C., 2009. Floristic changes in the Iberian Peninsula and Balearic Islands (south-west Europe) during the Cenozoic. *Journal of Biogeography*, **36**, 2025-2043.
- 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 system*, **22 (3)**, 423-432.
- Oostermeijer, J.G.B., 2000. Population viability analysis of the rare *Gentiana pneumonanthe*: the importance of genetics, demography and reproductive biology. *Genetics, demography and viability of fragmented populations* (ed. por A. Young y G.M. Clarke), pp. 313-334. Cambridge University Press, Cambridge.
- Pulido, F., Valladares, F., Calleja, J.A., Moreno, G. & Gonzalez-Bornay, G., 2008. Tertiary relict trees in a Mediterranean climate: abiotic constraints on the persistence of *Prunus lusitanica* at the eroding edge of its range. *Journal of Biogeography*, **35**, 1425-1435.
- Santos, A., 1990. *Bosques de laurisilva en la región Macaronésica*. Council of Europe, Estrasburgo.
- Silvertown, J. & Charlesworth, B., 2001. *Plant Population Biology*, 4 edn. Blackwell Science, Oxford.
- Sperens, U., 1996. Is fruit and seed production in *Sorbus aucuparia* L. (*Rosaceae*) pollen-limited? *Ecoscience*, **3**, 325-329.
- Vallejo-Marín, M., Dorken, M.E. & Barrett, S.C.H., 2010. The ecological and evolutionary consequences of clonality for plant mating. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **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.
- Zuidema, P.A., Sayer, J.A. & Dijkman, W., 1996. Forest fragmentation and biodiversity: the case for intermediate-sized conservation areas. *Environmental Conservation*, **23**, 290-297.