

UNIVERSIDAD DE EXTREMADURA



TESIS DOCTORAL

Departamento de Ingeniería del Medio Agronómico y Forestal

Macroecología de la reproducción en *Prunus lusitanica* L.:
variabilidad geográfica y efectos de la marginalidad en un
árbol relicto



YONATAN CÁCERES ESCUDERO

2014

UNIVERSIDAD DE EXTREMADURA

TESIS DOCTORAL

2014



Macroecología de la reproducción en *Prunus lusitanica* L.: variabilidad geográfica y efectos de la marginalidad en un árbol relicto

Yonatan Cáceres Escudero

Departamento de Ingeniería del Medio Agronómico y Forestal

El Dr. Fernando Javier Pulido Díaz, Profesor Titular del área de Producción Vegetal del Departamento de Ingeniería del Medio Agronómico y Forestal de la Universidad de Extremadura y el Dr. Juan Antonio Calleja Alarcón, Profesor Contratado de la unidad de Botánica del Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal y Ecología de la Universidad Autónoma de Barcelona. CERTIFICAN:

Que la presente Memoria titulada “*Macroecología de la reproducción en Prunus lusitanica L.: variabilidad geográfica y efectos de la marginalidad en un árbol relicto*”, ha sido realizada bajo su dirección por Yonatan Cáceres Escudero y que, a su juicio, reúne todas las condiciones para poder optar al Grado de Doctor.

Y para que conste a efectos legales, firman el presente documento en Plasencia a 18 de diciembre de 2013.

Fdo. Fernando Javier Pulido Díaz

Fdo. Juan Antonio Calleja Alarcón



UNIÓN EUROPEA
Fondo Social Europeo

"Una manera de hacer Europa"

Yonatan Cáceres Escudero ha disfrutado de una beca FPI de la Junta de Extremadura (Consejería de Economía, Comercio e Innovación) y del Fondo Social Europeo

JUNTA DE EXTREMADURA
Vicepresidencia Segunda y Consejería de Economía, Comercio e Innovación

A mi familia, a mi abuelo y a
todos aquellos que siempre han
creído en mí

AGRADECIMIENTOS

Bueno, y llego la hora de hacer los agradecimientos... ¡eso es que ya tienes la Tesis casi acabada...!!!

En base a unos valores y principios que mi familia me ha inculcado desde que era niño, se hace esencial agradecer a todas aquellas personas que han participado directa o indirectamente en esta Tesis Doctoral. Conforme a lo dicho por mi abuela, la refranera de la familia, “*es de bien nacido ser agradecido*” y, por ello, en el siguiente apartado agradezco a las personas que han estado ligadas a este trabajo (si alguna de ellas no se siente citada, no es porque no merezca serlo sino por mi mala memoria).

Tengo que empezar por agradecer a toda mi familia: padres, hermanos, primos, tíos, abuelos y cuñados. Todos ellos siempre han creído en mí, han apostado por mí, me han aceptado tal como soy, con mis defectos y virtudes. Ellos siempre han estado ahí dándome todo su apoyo y yo siempre se lo agradeceré.

Desde que comencé mi andanza en el mundo de la investigación una serie de acontecimientos han ido moldeando mi carácter, mis conocimientos y con ello mi vida. Voy a remontarme a los inicios de la Tesis Doctoral, aunque bien podía comenzar en la infancia, cuando mi inquietud “del porqué de las cosas” volvía loca a mi madre con mis rebuscadas y arduas preguntas o por los “experimentos caseros” que acababan casi siempre en algún estropicio.

En noviembre de 2007, la concesión de una beca predoctoral por parte de la Junta de Extremadura me abrió el camino para poder conseguir uno de los sueños que siempre me había planteado, ser investigador y por ende Doctor. Unos meses antes, Gerardo Moreno, profesor de la Universidad de Extremadura, había confiado en mí y me había ofertado ser técnico de apoyo en una investigación que él desarrollaba; no lo dudé, tomé tierra de por medio, dejé mi casa y familia en Madrid y me fui a Plasencia, a tierras extremeñas, de donde procedían mis orígenes. Para una persona tan arraigada a su familia inicialmente fue duro, aunque se sobrellevaba, ya que uno hacía lo que le gustaba, y siempre en el mejor despacho del mundo, el campo. Además, el apoyo y acogida que me dio el personal del Grupo de Investigación Forestal de Plasencia fue esencial, destacando

entre ellos a Gerardo, Fernando Pulido, Rubén Sanz, Daniel Abel y Guillermo González. Con motivo de la solicitud de beca, Gerardo creyó más conveniente que desarrollara mi actividad investigadora con los proyectos que Fernando Pulido llevaba, los cuales se ajustaban más a mis intereses. De ahí surgió la propuesta de una Tesis encauzada a trabajar con el loro, una especie que siempre había llamado mi atención en mis escapadas por las Villuercas. Recuerdo, con apenas siete u ocho años, las historias que me contaba mi abuelo y mi padre sobre este enigmático árbol, descubriéndome poblaciones, características de los ejemplares, etc. Asimismo, el tropiezo causal con una persona que estudiaba dicha especie en la Universidad Autónoma de Madrid, Juan Antonio Calleja o simplemente Juancho, incentivó más aún mi interés sobre el loro.

Los principios de beca fueron un poco desordenados, debido a que tuve que volver a Madrid a terminar los cursos de doctorado. A ello se añadió la muerte de mi abuelo, el cual me inculcó los valores que hoy siguen forjando mi carácter, plasmándose asimismo en una enaltecida fascinación por la naturaleza, por los usos y costumbres tradicionales, y por un profundo respeto a todo lo que estos aspectos tratan. A él le agradezco mis saberes sobre el campo y la fortaleza y agilidad con la que me muevo.

Una vez asentado, tanto emocionalmente como “territorialmente”, me esperaban cuatro años de continuos viajes. Marruecos, Canarias, Azores, Portugal, España, Francia, Suiza, Dinamarca, Alemania, etc., eran destinos comunes en dichos años, lugares donde extraía los datos que han nutrido esta Tesis y otras investigaciones. Estos viajes han ido moldeando mi timidez haciéndola más escueta, a la vez que se ampliaba la visión con la que se ven los aspectos cotidianos. En los escasos días que no viajaba, aprovechaba para estar con mi familia, mis compañeros de trabajo y mis amigos. En dicho periodo tuve que rehacer los cimientos con los que había crecido, empleando las mismas piedras, pero colocadas de diferente forma, utilizando para ello la esencia inicial que cada persona goza. Por ello, doy las gracias a mis amigos y familiares que han sabido entender que existía algo más de lo que aparentemente se veía. También quiero agradecer a ciertas personas que hablando a mis espaldas, lanzaron piedras sobre mí, porque las he utilizado para construir un muro más robusto y potente, desde el cual he podido divisar que estaba por delante de ellos.

Agradecer a mis compañeros Andrea Pérez, Enrique Juárez y Adrian Caballero. A ellos les doy las gracias, no solo por su ayuda prestada en campo sino también por haberme dado compañía y por “aguantar” mis jornadas maratónicas. Asimismo, agradezco a mis amigos del pueblo, Abraham, Oliver, Pedro Manuel y Talina, por su compañía en los estudios en las Villuercas. No debo de olvidarme igualmente de la Berlingo del grupo de investigación (nueva y vieja), de mi “todoterreno” Peugeot 406 o de mi moto, los cuales me han servido para desplazarme a los diversos lugares donde realizaba mis investigaciones.

Mención especial merecen mis directores de Tesis, que apostaron por mí y que me han permitido trabajar dentro de la independencia que me caracteriza. Asimismo, les agradezco lo mucho que me han aportado, trabajando conmigo en campo a la vez que dedicaban sus saberes, tiempo y preocupación. Recuerdo un viaje a Marruecos, con una intensa nevada caída la noche anterior, a Juancho y yo buscando entre la nieve las estacas de los puntos de muestreo, con las manos casi congeladas y soportando un intensísimo frío.

En Canarias, agradezco la colaboración de Felo y Julio Leal en la isla de la Palma, los cuales nos mostraron las poblaciones de hija existentes en la zona. Asimismo, agradezco a los guardas e investigadores del Parque Nacional de Garajonay en la isla de la Gomera y del Parque Rural de Anaga en Tenerife. Igualmente mencionar a Luis, trabajador del Albergue de Anaga y a la mujer de la tasca de Casas de la Cumbre, que siempre me obsequiaba con un delicioso bizcocho acompañando al riquísimo chocolate que hacía.

En Azores, a Filipe Figueiredo, Joaquim Teodósio y Luis Estrela, por sus colaboraciones, conteos y por mostrarme las poblaciones de gíngamo de la Sierra de Tronqueira. A Nathalia Melo, por hospedar a un desconocido. A Eduardo Dias, que a pesar de su particular carácter, me indicó varias poblaciones en Terceira. A Luis Costa y Nuno Loura por su interés en mi investigación.

En Madeira, agradecer a Susana Fontinha, Juan Gonçalves Silva y Francisco Fernandes, los cuales me han aportado datos concisos sobre las poblaciones de la isla.

Mis andanzas por Marruecos, con cerca de 40 viajes, han hecho cambiar la percepción que tenía del país y sobre todo de sus gentes. Sus paisajes, sus costumbres, la generosidad de sus habitantes, su comida, etc. han atraído mi interés. A ello ha ayudado

enormemente Redouan, investigador de la universidad de Tetouán, y que ha colaborado en esta investigación. Él nos presentó al guarda forestal de Bouhassim, Abdessalam, el cual nos acogió en su casa, ofreciéndonos todo lo que tenía. Su mujer, Sofie, y sus hijos, Asslam y Rashid, nos han abierto sus brazos. Recuerdo las largas noches en su casa, a la luz del candil y de la lumbre (ya de últimas llegó la luz eléctrica), conversando sin saber árabe y ellos sin saber español, y donde de vez en cuando interrumpía el alboroto que formaba el mono que tenían de mascota. A todos ellos les agradezco todo lo que me han dado sin esperar nunca nada a cambio. No me olvido de Hamal, el ingeniero forestal marroquí que me indico la distribución del loro en Bouhassim y me proporcionó varios mapas de la zona. Asimismo, pido disculpas a Andrea, a la cual he hecho trabajar en campo tanto como yo, equiparándola con mi fortaleza. Ella siempre me decía *“tú tienes que estar hecho de otra pasta”*. Pero no, tú también has demostrado tener la misma fortaleza que yo, o incluso más, ser valiente y no darte miedo por los terrenos tan peligrosos por lo que hemos transitado, realizando jornadas de más de 14 horas o recorriendo entre montañas cerca de 20 km de media por día. A pesar de tener los pies destrozados, tú nunca te has quejado. Así nos hemos hecho más de 500 km andando entre montes y gargantas, descubriendo lugares donde poca gente occidental ha estado (porque árabes había incluso en el lugar más inhóspito).

Mis dos últimos años se han pasado en gabinete, en el “zulo”, como nosotros llamamos a nuestro pequeño despacho de investigación. Con una temperatura media que ronda los 33 °C en verano, este nidito acogedor ha sido nuestra segunda casa (primera, si contamos en horas...). En él trabajamos dilatadas jornadas, las cuales siempre terminaban de noche, sin luces en los pasillos y con los guardas abriéndonos las puertas. Allí, Tamara Corcobado, María Vivas, Jacinto Garrido, Víctor Rolo, Juan José Núñez, Adhara Pardo, Jorge Martínez y Jorge “Castellón”, junto con otros compañeros de trabajo y amigos como Leticia Pérez, Héctor Pérez, Patricia Alba, Jesús Fernández, Enrique “Retamosa”, etc. me han acompañado en la ardua tarea de analizar y escribir la Tesis, ayudándome en lo que necesitaba, y sobre todo, aguantando las incesantes interrupciones que mi carácter hiperactivo ocasionaba. En el zulo hemos creado lazos de amistad, compartiendo a su vez vivencias y experiencias de diversa índole. Asimismo, agradecer a Jesús Julio Camarero por sus aclaraciones sobre el programa SADIE y a Víctor Olaya, Jacinto y Juan Carlos Giménez por sus explicaciones sobre ArcGIS y SEXTANTE.

Estos dos últimos años han sido los más duros, sin trabajo, sin ingresos, he tenido que sobrellevarlo gracias al apoyo de mis amigos y a la ayuda de mis padres y mi familia. Y, como siempre, gente criticando, “*mírale, toda la vida estudiando y ahora cogiendo castañas y aceitunas...*”, pero nunca se me han caído los anillos, y es que, si algo he aprendido, es que hoy puedes estar en lo más alto pero mañana no se sabe, y por lo tanto, tienes que tener los pies en la tierra y sobre todo ser humilde. Y como bien dice mi abuela, “*no es más feliz el que más tiene sino el que menos necesita*”, y yo esa lección la tengo aprendida hace mucho.

Agradecer a *Prunus lusitanica* o como vulgarmente se nombra: loro, ginga do mato, gingera brava, hija, aghás, etc. Gracias por ser un auténtico campeón que ha sufrido drásticos cambios climáticos y tectónicos y sin embargo has resistido estoico los avatares con los que te has enfrentado. Sin ti, árbol, no podría haber realizado esta Tesis. Pero ten en cuenta una cosa, este trabajo junto con otros, ayudarán a tu conservación y persistencia. Así, nuestras generaciones futuras podrán seguir admirándote como yo lo hago hoy en día.

Por último, no quería despedir estos agradecimientos sin hacer mención a una persona que ha estado en los últimos dos años, aguantando y soportando mis enfados, mis quebraderos de cabeza, mis incomprensiones, mi desmotivación puntual unida al cabreo general con la vida. Esta persona que desprende alegría allá por donde va y que desde que me conoció siempre ha creído en mí.

Por todo ello, GRACIAS A TODOS. Sin vosotros seguro que me habría sido imposible terminar esta Tesis Doctoral.

Agradecimientos a entidades colaboradoras

Esta tesis doctoral ha sido financiada por una beca del III Plan Regional de Investigación (III PRI+D+I) con referencia PRE07022 financiada por la Consejería de Infraestructuras y Desarrollo Tecnológico (Junta de Extremadura) y el Fondo Social Europeo. Asimismo, todos los gastos derivados de esta investigación han sido financiados por los siguientes proyectos:

- Proyecto BOSALIM, subproyecto DEMODIS, ref. CGL2007-66066-C04/BOS del Ministerio de Educación y Ciencia.
- Proyecto POPULIM, subproyecto FILIN, ref. CGL2010-22180-C03-01 del Ministerio de Ciencia e Innovación

La investigación presentada en esta Tesis Doctoral se ha realizado en el Departamento de Ingeniería del Medio Agronómico y Forestal del Centro Universitario de Plasencia perteneciente a la Universidad de Extremadura.



ÍNDICE GENERAL

RESUMEN	11
CAPÍTULO 1: Introducción general	15
CAPÍTULO 2: Patrones demográficos y de regeneración sexual de <i>Prunus lusitanica</i> L. en su área de distribución mundial	31
CAPÍTULO 3: Variación geográfica en la dispersión de semillas por aves frugívoras en poblaciones mediterráneas de <i>Prunus lusitanica</i> L.	63
CAPÍTULO 4: Diferenciación geográfica en los determinantes del reclutamiento de plántulas de un relicto terciario (<i>Prunus lusitanica</i> L.)	91
CAPÍTULO 5: Reproducción vegetativa en <i>Prunus lusitanica</i> L. : compromisos funcionales y variación geográfica	119
CAPÍTULO 6: Discusión general	149
CONCLUSIONES GENERALES	167
ANEXO 1: Fotografías	171
ANEXO 2: Planimetría	183
ANEXO 3: Tablas y figuras	223

RESUMEN

La relictualidad de las especies vegetales es un tema que siempre ha llamado la atención entre los ecólogos y biogeógrafos. Cambios climáticos, tectónicos, incursión de nuevas especies, etc., pueden haber sido los promotores de la reducción de la superficie original ocupada por una especie. Hoy en día, estos relictos se encuentran circunscritos a determinados escenarios, unos más óptimos, otros subóptimos o marginales, donde ciertas condiciones ambientales específicas han permitido su persistencia. Por ello, el estudio de las interacciones de los diferentes procesos demográficos con los patrones ambientales generales, los factores locales y los procesos antrópicos, nos facilita conocer los mecanismos que han logrado la supervivencia de estas especies hasta nuestros días.

Habitualmente, los factores climáticos son el principal motor de distribución de especies en un ámbito de estudio amplio. Este hecho obedece a que la mayoría de las especies vegetales muestran variaciones en la supervivencia y reproducción en función de la calidad del hábitat donde se desarrollan. Así, zonas con condiciones climáticas óptimas favorecerán estos aspectos funcionales. Sin embargo, en zonas marginales, donde van a existir condiciones climáticas subóptimas, las tasas de supervivencia y reproducción serán generalmente pobres, debido a la existencia de ciertas limitaciones funcionales que afectan a diferentes etapas demográficas. Por ello, las poblaciones marginales, en comparación con las que se desarrollan en ámbitos óptimos, suelen presentar baja densidad poblacional, con poblaciones fragmentadas y dispersas.

Prunus lusitanica L. o loro, es una especie arbórea de notable interés, considerada como un relictos de los bosques lauroides que poblaron la Cuenca Mediterránea durante el Terciario. Dichas formaciones boscosas, constituidas generalmente por especies de afinidad tropical, fueron paulatinamente sustituidas por bosques mesófilos, a causa de los cambios climáticos y tectónicos ocurridos desde finales del Terciario y a lo largo del Cuaternario. Como consecuencia de estos hechos, solo un pequeño elenco de estas especies ha logrado sobrevivir en refugios aislados del Mediterráneo occidental y/o en algunas islas macaronésicas. La actual distribución de *P. lusitanica*, que abarca un amplio espectro de escenarios ambientales, implica su interacción con diferentes factores físicos y bióticos, incluidos los antrópicos. Por lo tanto, el presente trabajo tiene como objetivo evaluar, en

diferentes escenarios ambientales, los procesos demográficos y reproductivos, para determinar así los principales procesos de limitación demográfica. El presente trabajo se compone de cuatro bloques generales de estudio: a) análisis demográfico, b) análisis de la composición y eficacia de los vectores de dispersión, c) análisis del reclutamiento vía sexual, y d) análisis de la reproducción asexual de la especie. Todos estos estudios se realizaron en un marco geográfico amplio.

En función de los requisitos ambientales de las especies paleotropicales y de las características climáticas de las áreas ocupadas por *P. lusitanica*, hoy en día la región Macaronésica, caracterizada por un clima templado-húmedo con escasas oscilaciones anuales, muestra escenarios ambientales hipotéticamente óptimos para el desarrollo del loro. El resto de áreas, con clima más estacional y circunscritas a zonas continentales, presentan condiciones subóptimas, emplazándose por lo tanto en ambientes hipotéticamente marginales. Sin embargo, dentro de este último ámbito, la región Eurosiberiana, con ausencia de sequía estival, muestra condiciones más idóneas que la región Mediterránea.

El análisis demográfico realizado, que incluye todos los enclaves conocidos de la especie, ha revelado que a pesar de la amplia distribución del loro, el número de ejemplares adultos (92.983) y poblaciones (267) es escaso. Estos hechos indican una baja densidad poblacional unida a una elevada dispersión y fragmentación de sus poblaciones. Los enclaves situados en la región Macaronésica presentan tamaños poblacionales mayores que los existentes en zonas continentales. Conjuntamente, los índices de regeneración sexual, obtenidos mediante la relación juveniles/adultos, son bajos en la mayoría de las poblaciones, mostrando asimismo una elevada variabilidad poblacional. A nivel global, no hubo diferencias en este índice entre ámbitos hipotéticamente óptimos y marginales. Sin embargo, ciñéndonos al área continental, las poblaciones existentes en la región Eurosiberiana muestran mayores valores. La escasa presencia de ejemplares jóvenes en las poblaciones se traduce en una estructura demográfica envejecida, dominada por ejemplares de medio o gran tamaño. Precisamente, solo un cuarto de las poblaciones muestran una estructura ideal (Modelo de “J invertida”), destacando asimismo las poblaciones con dominancia de ejemplares senescentes.

En muchas especies vegetales, uno de los principales limitantes demográficos es la eficacia de los vectores de dispersión. En *P. lusitanica*, las aves frugívoras son los principales agentes de dispersión. Asimismo, en zonas marginales, donde el reclutamiento exitoso va a requerir condiciones muy específicas, se presupone que el cortejo dispersor es diferente al original. Por ello, durante tres años se estudió la composición de la comunidad actual y su eficacia en la dispersión de semillas en dos regiones geográficas ubicadas en ambientes marginales (Marruecos y Península Ibérica). Nuestros resultados mostraron una alta eficacia del cortejo frugívoro actual, no solo por el correcto manejo que realizan de los frutos, sino también por su adecuado depósito en parches muy específicos. Concretamente, los frutos de *P. lusitanica* son dispersados mayoritariamente por cuatro frugívoros, con diferente importancia y estatus. El comportamiento de las principales aves se mantiene más o menos fijo en función de la región geográfica, si bien, se observan algunas pequeñas variaciones contexto-dependientes con el entorno.

Con el fin de detectar los factores abióticos más limitantes en el reclutamiento temprano, en dos años se llevó a cabo un experimento de seguimiento de la emergencia y supervivencia al periodo estival de semillas sembradas en ámbitos óptimos (Canarias) y marginales (Marruecos y Península Ibérica). De forma general, los resultados mostraron bajas tasas de reclutamiento temprano, siendo mayores en ámbitos óptimos que en marginales. Así, la mayor parte de las plántulas de loro mueren durante su primer año de vida, estando muy condicionada la supervivencia por la disponibilidad de agua en el suelo. Consecuentemente, la inherente heterogeneidad ambiental de las diferentes regiones se plasmará en una desigual disposición de los agregados de humedad edáfica, y por ende, en la disposición final de los ejemplares reclutados. Por lo tanto, en zonas óptimas, donde la humedad edáfica procede mayoritariamente de la interceptación del agua de las nieblas por el dosel arbóreo, el loro se dispondrá disperso a lo largo de la laurisilva. En cambio, en la región Mediterránea, con una fuerte estacionalidad en las precipitaciones, el loro se instalará en áreas con suficiente humedad edáfica en verano, como pueden ser las orillas de cauces de agua permanente, por lo que las masas de *P. lusitanica* se dispondrán linealmente a lo largo de dichos hábitats.

La evaluación de la reproducción asexual en *P. lusitanica* se realizó mediante la cuantificación de los rebrotes basales y por acodo en cada cepa muestreada. En total se

analizaron 3.368 cepas de loro de 59 poblaciones, repartidas en ambientes climáticos y geográficos diferentes, en el norte de Marruecos, Península Ibérica e islas Macaronésicas. Nuestros resultados mostraron elevadas tasas de reproducción vegetativa, homogéneas entre zonas óptimas y marginales, aunque con una importante variabilidad interna. Asimismo, ni a escala poblacional ni a nivel de cepa, se ha observado compromisos entre la reproducción asexual y sexual. Precisamente, en este último nivel se observa una relación positiva entre ambas vías.

Finalmente, todos estos aspectos reproductivos y demográficos han puesto de manifiesto la elevada plasticidad que *P. lusitanica* presenta en diferentes gradientes ambientales. Así, las zonas inicialmente óptimas no son tan favorables como en un principio se suponía, y las marginales no son tan desfavorables para el desarrollo del loro. Por ello, la variabilidad observada tanto en la reproducción sexual como la asexual, no responde fundamentalmente a la heterogeneidad climática de sus poblaciones, sino más bien a la trascendencia de fenómenos a escala local y al impacto de las actividades humanas. La inexistencia de compromisos entre las dos vías reproductivas estudiadas incrementa la resistencia de la especie, al aumentar la permanencia temporal por la elevada reproducción vegetativa, lo que a su vez aumenta la probabilidad de reclutamiento sexual esporádico. Estos factores funcionales podrían ser los responsables de la supervivencia de la especie hasta la actualidad. Por lo tanto, toda la información aportada en este trabajo podrá ser utilizada en la gestión de conservación del loro, el cual se encuentra gravemente amenazado tanto por el cambio climático actual, como por la elevada presión antrópica.

CAPÍTULO

1



Introducción general



Está ampliamente asumido que las especies no presentan una distribución homogénea y constante tanto en el espacio como en el tiempo (Arroyo *et al.*, 2004). A este hecho subyace la idea de que las especies vegetales presentan en un momento preciso una distribución determinada por límites concretos que definen su rango geográfico, siendo estos aspectos unas de las principales cuestiones en Ecología (Gaston, 2009). Pero, ¿por qué las especies están confinadas a un determinado rango de distribución?; ¿qué mecanismos hacen posible que las especies ocupen una determinada área impidiendo a su vez que colonicen otras regiones?; ¿qué papel juega el clima, la geología y las interacciones con otros organismos, incluidos los humanos, en la delimitación de la distribución de las especies?. Todas estas preguntas han generado gran interés entre los ecólogos y biogeógrafos, de modo que de ellas surge una tarea fundamental: interpretar la manera en la cual las características ambientales generales, los factores locales, las interacciones y los procesos antrópicos interactúan para determinar los patrones y los cambios en las comunidades biológicas (Grime, 1979). Sin embargo, en la mayoría de los casos, los mecanismos subyacentes siguen sin estar claros (Sagarin & Gaines, 2002; Hampe & Petit, 2005), especialmente en marcos geográficos amplios (Yakimowski & Eckert, 2007). Estas lagunas de conocimiento son aun más relevantes en especies relictas y raras, donde las poblaciones suelen tener escaso número de ejemplares y por lo tanto están más expuestas a la extinción (Maschinski *et al.*, 2006).

La mayoría de las especies se enfrentan a la variación en la calidad del hábitat, lo que afecta a la supervivencia y la reproducción de los individuos. En función de estos parámetros, el espacio multidimensional ocupado por una especie o nicho ecológico puede ser dividido (Hutchinson, 1961; Pulliam, 2000), de modo que los hábitats en los que existe una tasa intrínseca positiva de crecimiento de la población entrarían dentro del nicho ecológico de la especie, mientras que aquellos en los que dicha tasa intrínseca es negativa se encuentran fuera del nicho. Consecuentemente, las especies solo deberían prosperar dentro de su nicho ecológico, pero dicha predicción, en muchas plantas, no siempre se ajusta a la realidad (Pulliam, 2000; Kawecki, 2008). Así, se deduce que el éxito de una especie va a ser variable en función de su posición geográfica. Por ello, se hace necesaria la incorporación de la variabilidad espacial a través del análisis de los factores reproductivos y demográficos en diferentes gradientes ambientales, lo que nos determinará la dinámica poblacional de una especie.



Paralelamente, un principio central en Macroecología es que el éxito de una especie disminuye desde el centro hacia la periferia de su rango geográfico. Por ello, las mayores densidades generalmente se ubican en áreas centrales (Brown, 1984; Brown *et al.*, 1996; Leuschner *et al.*, 2009). Para diferentes variables esta hipótesis ha sido ampliamente testada, aunque no todos los estudios de campo la han corroborado (Sagarin & Gaines, 2002). Un hecho que hay que tener en cuenta a la hora de analizar este patrón es que la ubicación geográfica donde se registran las mayores densidades a veces no se sitúa en el centro geográfico (Murphy *et al.*, 2006). Por ello, resulta más acertado referirnos a esta región central, donde las poblaciones locales generalmente experimentan condiciones favorables, como la zona núcleo u óptima (Lenoir & Svenning, 2013), es decir, definirla en función de los requerimientos ecológicos (Kawecki, 2008). Así, las regiones donde las condiciones son óptimas, tanto para reproducción como para la supervivencia, podrán presentar mayor densidad de ejemplares (Leuschner *et al.*, 2009). En cambio, en ámbitos marginales, donde la calidad de hábitat es menor, las poblaciones serán menos densas (Vucetich & Waite, 2003; Sagarin *et al.*, 2006).

La abundancia de una especie en un determinado lugar depende de las tasas de crecimiento demográfico (muerte, reproducción, inmigración y emigración), por lo que su variación geográfica a través de un rango deberá reflejar asimismo la variación en dichas tasas (Brown *et al.*, 1996; Purves, 2009). En este contexto, son escasos los trabajos que han abordado estos aspectos reproductivos y demográficos en poblaciones marginales y óptimas de especies leñosas de larga vida (García *et al.*, 2000; Hampe & Petit, 2005; Sanz, 2008). Precisamente, la gran cantidad de datos que se requiere ha repercutido negativamente en la investigación del presente tema, por lo que muchos de estos estudios se han centrado únicamente en ciertas regiones, o por lo contrario, solo han determinado tasas demográficas concretas (Purves, 2009). Asimismo, en dichas investigaciones, se ha menoscabado la importante acción antropogénica histórica y actual (Sagarin *et al.*, 2006). Este parámetro, muchas veces no incorporado a los modelos, puede enmascarar el verdadero efecto que los gradientes ambientales ejercen sobre la dinámica poblacional de las especies (Sagarin *et al.*, 2006).

La mayoría de los ecosistemas de todo el mundo están degradados por la acción antrópica, aunque la intensidad y extensión de los impactos varían en función de la región



geográfica considerada (Sanderson *et al.*, 2002). En este contexto, la Cuenca Mediterránea, debido a su ubicación, ha sufrido un mayor impacto humano (Blondel & Aronson, 1999), manifestado por la alteración de los ecosistemas desde comienzos del Neolítico (Pons & Suc, 1980). Paralelamente, la disposición geográfica también ha originado que esta región haya funcionado como una fuente y un sumidero de especies durante los diferentes períodos climáticos (Carrión *et al.*, 2006). Por ello, hoy en día, la cuenca del Mediterráneo es uno de los principales “puntos calientes” de diversidad vegetal del mundo (Médail & Quézel, 1997; Médail & Quézel, 1998; Myers *et al.*, 2000). La elevada heterogeneidad topográfica, la latitud intermedia, junto con la dilatada historia geológica, hacen de este territorio una región con gran variedad de enclaves. Esto se traduce, en términos botánicos, en un elevado número de especies, muchas de ellas endémicas (Comes, 2004). Esta riqueza taxonómica se agrupa en varios elementos florísticos de diversos orígenes biogeográficos (Blondel & Aronson, 1999), destacando entre ellos al elemento paleotropical, relacionado con los antiguos bosques lauroides del Terciario (García Antón *et al.*, 2002; Carrión *et al.*, 2006).

En la actualidad, el conjunto de especies pertenecientes al elemento paleotropical suele presentar una distribución muy fragmentada, resultado de una marcada reducción histórica (Cox & Moore, 2010), por lo que son consideradas “relictos” (Fryxell, 1962; Habel & Assmann, 2010). Concretamente, el área actual de estas especies es el resultado de pulsos cíclicos de contracción, migración y/o extinción (Hewitt, 1996; Grivet & Petit, 2003; Mijarra *et al.*, 2009), originados por diferentes procesos climáticos y tectónicos (García Antón *et al.*, 2002), lo que lleva a denominarlas específicamente “relictos climáticos o de hábitat” (Cox & Moore, 2010). Hoy en día, las poblaciones de estas especies relictas han quedado relegadas a pequeñas áreas montañosas del Mediterráneo occidental (Hampe & Arroyo, 2002; Quézel & Médail, 2003; Calleja, 2006; Mejías *et al.*, 2007), aunque también es posible hallarlas en algunas islas macaronésicas (Vargas, 2007; Fernández-Palacios *et al.*, 2011). 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 (Tzedakis *et al.*, 2002; Hampe & Petit, 2005). Consecuentemente, 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 (Valladares *et al.*, 2005; Pulido *et al.*, 2008).

Existen pocos trabajos que han estudiado la ecología poblacional de los relictos existentes en la cuenca del Mediterráneo (Hampe, 2004b). No obstante, en los últimos años ha surgido un interés creciente en dichas especies (Sanz, 2008), aunque siguen siendo escasos los trabajos que se han centrado en relictos cuyo origen se remonta al Terciario. En este contexto, podemos encontrar estudios realizados para un conjunto de estas especies (por ejemplo, Walther, 2002; Arévalo & Fernández-Palacios, 2003) o en cambio, la investigación se ha centrado en algunos relictos concretos, como por ejemplo en *Rhododendron ponticum* subsp. *baeticum* (Boiss. & Reuter) Hand. Mazz. (Mejías *et al.*, 2002; Hampe, 2003; Niinemets *et al.*, 2003; Stout *et al.*, 2006; Mejías *et al.*, 2007), *Woodwardia radicans* L. Sm. (Quintanilla *et al.*, 2005), *Laurus* spp. (Hampe, 2003; Sari *et al.*, 2006; Rodríguez-Sánchez & Arroyo, 2008), *Frangula alnus* subsp. *baetica* (Rev. & Willk.) Rivas Goday (Hampe & Bairlein, 2000; Hampe & Arroyo, 2002; Hampe, 2004a, 2005) o *Prunus lusitanica* L. (Pulido *et al.*, 2008; Calleja *et al.*, 2009; Calleja & Sainz, 2009; Calleja, 2012; García-Verdugo *et al.*, 2013; Muñoz & Calleja, 2013).

Un pequeño número de estas especies relictas, como *L. nobilis*, *P. lusitanica*, *Woodwardia radicans* (L.) Sm., etc., se ubican tanto en ámbitos mediterráneos como macaronésicos (Dansereau, 1968; Barrón & Peyrot, 2006; Vargas, 2007), de modo que constituyen modelos ideales para el estudio comparado de diferentes variables ecológicas en escenarios geográficos distintos (Franks, 2010), aunque biogeográficamente relacionados (Axelrod, 1975; Bramwell, 1985; Vanderpoorten *et al.*, 2007; Caujapé-Castells, 2011). Asimismo, existe poca información sobre cómo las poblaciones de relictos climáticos se desenvuelven bajo las actuales condiciones ambientales (Hampe, 2004b). Precisamente, los escasos estudios ecológicos realizados han mostrado tasas de regeneración muy bajas (por ejemplo, Arévalo & Fernández-Palacios, 2000; Hampe & Arroyo, 2002; Calleja, 2006). Este hecho, unido a la elevada fragmentación y pequeña densidad poblacional, supone un grave riesgo de extinción frente a cambios climáticos futuros (McCarty, 2001; Thomas *et al.*, 2004; Calleja *et al.*, 2009), acentuados por la importante actividad antrópica, habitual en estas áreas (Blondel & Médail, 2009). Con todo lo anteriormente expuesto, se pone de manifiesto la valía que presentan los estudios



demográficos y reproductivos de especies relictas en diferentes gradientes ambientales, bajo encuadres geográficos amplios e incorporando el efecto de los factores antrópicos. La comprensión de todos estos factores puede resultar esencial para una correcta evaluación de viabilidad de sus poblaciones (Menges & Gordon, 1996; Maschinski *et al.*, 2006).

Especie de estudio

P. lusitanica o loro es un cerezo silvestre de hasta 15 m, perennifolio de hoja lauroide perteneciente a la familia de las rosáceas subgénero *Laurocerasus* (Kalkman, 1965; Fig. 1). Es una especie vinculada al elemento paleotropical relicto (Mai, 1989), considerándose como superviviente de los bosques de niebla lauroides que se desarrollaron durante el Terciario en la Cuenca Mediterránea (Dansereau, 1968; Pignatti, 1978; Barrón & Peyrot, 2006). A pesar de no existir registro fósil, existen muchas evidencias que indican que la especie es una reliquia terciaria (Pulido *et al.*, 2008; Calleja *et al.*, 2009; García-Verdugo *et al.*, 2013). 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). *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).

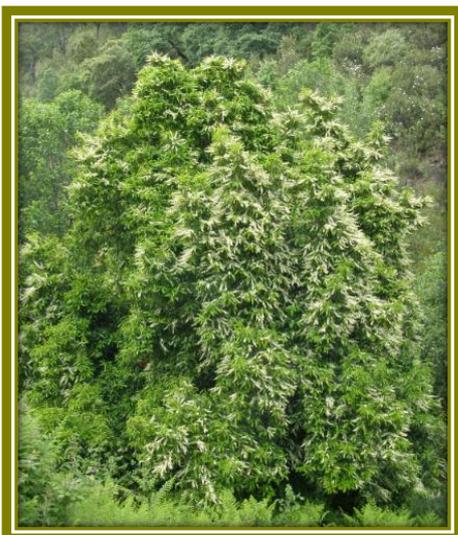


Fig. 1 Porte general de *Prunus lusitanica*

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. A pesar de que algunos autores han elevado a nivel de especie la subespecie *P. lusitanica* subsp. *azorica* (Rivas-Martínez *et al.*, 2002), estudios genéticos recientes han



comprobado que el nivel de separación molecular no es suficiente para justificar dicho rango (García-Verdugo *et al.*, 2013; Moreira *et al.*, 2013). Sin embargo, la variación significativa en los niveles de ploidía y la diferenciación genética sí que apoya la existencia de las tres subespecies anteriormente descritas (García-Verdugo *et al.*, 2013). Debido a la elevada fragmentación y escasez de sus poblaciones, la especie ha sido catalogada con distintas figuras de protección (Calleja, 2006; Bañadares *et al.*, 2008; Cardoso *et al.*, 2008), lo que denota su rareza y vulnerabilidad.

Objetivos generales de la Tesis

El objetivo de esta Tesis Doctoral es conocer la variación geográfica de aspectos demográficos y reproductivos que determinan la dinámica de regeneración de un relicto, estudiando a su vez los efectos de la marginalidad teórica. Para ello utilizamos como modelo de estudio a *P. lusitanica*, una de las pocas especies que habitaron las laurisilvas del Terciario y que ha logrado sobrevivir hasta nuestros días. Para responder a esta pregunta, se adopta una aproximación mecanicista que analiza diferentes procesos del ciclo de regeneración de la especie, identificando además los principales factores limitantes. Para lograr este objetivo se han combinado análisis a diferentes escalas espaciales a lo largo de gradientes en función de la calidad de hábitat (óptimo-marginal). Concretamente, los objetivos específicos de la Tesis Doctoral son:

1. Determinar las características demográficas actuales de *P. lusitanica*.
2. Evaluar la distribución del loro en ámbitos óptimos y marginales en función de los requisitos ambientales de la especie y de los parámetros climáticos de sus poblaciones.
3. Describir la comunidad frugívora y determinar sus interacciones con los frutos de *P. lusitanica* en ámbitos geográficos diferentes, donde se presupone que ha desaparecido el cortejo dispersor original.
4. Evaluar el papel de los efectos abióticos en el reclutamiento temprano en ámbitos geográficos óptimos y marginales.



5. Analizar la reproducción sexual y asexual del loro en todo su área de distribución geográfica, examinando paralelamente las relaciones entre ambas vías de reproducción.
6. Evaluar el papel que los factores antrópicos ejercen sobre diferentes aspectos demográficos y reproductivos.

La originalidad de esta Tesis Doctoral radica fundamentalmente en cuatro aspectos:

1. Se ha estudiado factores reproductivos y demográficos en un ámbito de estudio que engloba toda la distribución conocida de *P. lusitanica*, abarcando la totalidad de la heterogeneidad ambiental en la que la especie se desarrolla.
2. El diseño de muestreo nos permite comparar el efecto que factores bióticos y abióticos ejercen sobre la regeneración del loro en regiones geográficas con características ambientales diferentes.
3. Se han tenido en cuenta los principales procesos que afectan a la regeneración de *P. lusitanica* que originan cuellos de botella demográficos.
4. En los procesos analizados se ha incluido el factor antrópico como posible variable explicativa.

Estructura de la Tesis

La presente memoria de Tesis Doctoral se ha organizado por capítulos en formato de artículos científicos. Consta esencialmente de cuatro apartados (Capítulos 2-5), presentándose con sus correspondientes secciones de introducción, material y métodos, resultados, discusión y conclusiones, precedidos de un resumen. Dicha estructura conlleva cierta reiteración de algunos de los contenidos a lo largo de los capítulos. Por otra parte, para facilitar la comprensión global del trabajo se desarrolla una discusión general, incorporada en el Capítulo 6. A continuación se describe brevemente el contenido y objetivos de los Capítulos 2 al 5 de la presente memoria.

Hoy en día son escasos los trabajos que analizan aspectos demográficos y ecológicos en un ámbito geográfico amplio (Yakimowski & Eckert, 2007), más aún en especies relictas y raras. Por ello, para estudiar con detalle la abundancia y distribución de



P. lusitanica, en el **Capítulo 2** se ha realizado un minucioso censo poblacional global, obteniendo así una importante información sobre los tamaños poblacionales, sus características demográficas y la tendencia poblacional de la especie. Esto nos ha permitido identificar todas las poblaciones conocidas de loro, para poder englobarlas posteriormente en ámbitos óptimos o marginales en función de los requisitos climáticos de la especie. En este capítulo, además se determina los índices de regeneración sexual y la estructura demográfica de la mayoría de las poblaciones de la especie.

En especies en peligro como *P. lusitanica*, se hace necesario el conocimiento de la biología reproductiva y las limitaciones en los procesos demográficos que puedan provocar cuellos de botella en la regeneración. En los sistemas mediterráneos, normalmente se ha menoscabado la importancia de la limitación en el reclutamiento producida por la dispersión de semillas, otorgando una mayor trascendencia a la limitación en el establecimiento de plántulas (Méndez *et al.*, 2008). Asimismo, asociado a los eventos de migración y/o extinción generalizada de la vegetación paleotropical terciaria (Mai, 1989; Mijarra *et al.*, 2009), se tiene constancia que la mayoría de los dispersores iniciales de este tipo de vegetación han desaparecido (Blondel & Mourer-Chauvire, 1998). Por ello, se hace esencial el conocimiento del nuevo cortejo frugívoro en zonas continentales, donde se presupone que el contingente inicial es diferente (Hampe, 2003). En este marco, el **Capítulo 3** ha abordado el estudio de la comunidad dispersora de semillas de loro en dos regiones geográficas diferenciadas, ubicadas en zonas continentales mediterráneas (Marruecos y Península Ibérica). Además, se evalúa la eficacia de dicho cortejo frugívoro integrando a su vez todas las etapas del proceso de dispersión de semillas de *P. lusitanica*.

Otro de los principales condicionantes en el establecimiento de las especies vegetales en los ecosistemas, es la respuesta que presentan las plántulas a la disponibilidad de recursos como la luz y el agua durante el primer año de vida (Jordano *et al.*, 2004). La variabilidad en dichos factores abióticos puede presentar diferentes patrones en función de su ubicación y escala de estudio, creando así diversos gradientes espaciales. Por ello, en el **capítulo 4** se presentan los resultados de un experimento de siembra de semillas de *P. lusitanica* realizado en dos ámbitos geográficos diferenciados: Mediterráneo (Marruecos y Península Ibérica) y Macaronésico (Canarias). Durante dos años se evaluaron las tasas de emergencia de semillas y de supervivencia de plántulas al periodo estival, estudiándose



además el efecto de la humedad edáfica y del porcentaje de radiación sobre dichos aspectos del reclutamiento temprano. Por lo tanto, en este estudio se determina si el reclutamiento temprano está más limitado en ámbitos climáticamente marginales (mediterráneos) que en ámbitos óptimos (macaronésicos).

Al igual que muchas especies de plantas perennes, *P. lusitanica* combina la reproducción sexual con la reproducción asexual (Richards, 1986; Muñoz & Calleja, 2013). Así, en el **Capítulo 5**, encuadrándonos en un marco geográfico amplio, se cuantifica la variación en la reproducción asexual del loro, investigando a su vez los posibles factores desencadenantes. Como una mayor inversión en un tipo de reproducción puede contrarrestar a la otra vía (Silvertown, 2008), se profundiza en el estudio de los compromisos entre ambas formas de reproducción. Finalmente, investigamos la importancia que la reproducción asexual ha podido tener y tiene en el mantenimiento de poblaciones de *P. lusitanica*.



BIBLIOGRAFÍA

- Arévalo, J.R. & Fernández-Palacios, J.M., 2000. Seed bank analysis of tree species in two stands of the Tenerife laurel forest (Canary Islands). *Forest Ecology and Management*, **130**, 177-185.
- Arévalo, J.R. & Fernández-Palacios, J.M., 2003. Spatial patterns of trees and juveniles in a laurel forest of Tenerife, Canary Islands. *Plant Ecology*, **165**, 1-10.
- Arroyo, J., Carrión, J.S., Hampe, A. & Jordano, P., 2004. La distribución de las especies a diferentes escalas espacio-temporales. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante* (ed. por F. Valladares), pp. 27-67. Ministerio de Medio ambiente, Madrid.
- Axelrod, D., 1975. Evolution and biogeography of Madrean-Tethyan sclerophyll vegetation. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **v.62**
- Bañadares, A., Blanca, G., Güelmes, J., Moreno, J.C. & Ortiz, S., 2008. *Atlas y Libro Rojo de la Flora Vasculare Amenazada de España*. Dirección General de Medio Natural y Política Forestal (Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino). Sociedad Española de Biología de la Conservación de Plantas, Madrid.
- 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. & Mourer-Chauvire, C., 1998. Evolution and history of the westerns Palearctic avifauna. *Trends in Ecology & Evolution*, **13**, 488-492.
- Blondel, J. & Aronson, J., 1999. *Biology and wildlife of the Mediterranean region*. Oxford University Press, Oxford.
- 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.
- Bramwell, D., 1985. Contribución a la biogeografía de las Islas Canarias. *Botánica Macaronésica*, **14**, 3-34.
- Brown, J.H., Stevens, G.C. & Kaufman, D.M., 1996. The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **27**, 597-623.
- 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., 2012. Tamaños poblacionales y regeneración de *Prunus lusitanica* L. en el noreste de la Península Ibérica. *Orsis*, **26**, 21-35.
- Calleja, J.A. & Sainz, H., 2009. Análisis e interpretación geobotánica de la estructura y composición florística de las loreras ibéricas. *Ecología*, **22**, 45-71.
- 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.
- Cardoso, P., Borges, P.A.V., Costa, A.C., Cunha, R., Gabriel, A.F., Martins, L. & Silva, L., 2008. A perspectiva arquipelágica: Açores. *Top 100. Las cien especies amenazadas prioritarias de gestión en la región europea biogeográfica de la Macaronesia* (ed. por J.L. Martín, M.J. Arechavaleta, P.A.V. Borges y B. Faria), pp. 421-449. Consejería de Medio Ambiente y Ordenación Territorial, Gobierno de Canarias.
- Carrión, J.S., S., F. & Fuentes, N., 2006. *Paleoambientes y cambio climático*. Fundación Séneca, Murcia, España.
- Caujapé-Castells, J., 2011. Jesters, red queens, boomerangs and surfers: a molecular outlook on the diversity of the Canarian endemic flora. *The Biology of Island Floras* (ed. por J. Caujapé-Castells y D. Bramwell). Cambridge University, London.
- Comes, H.P., 2004. The Mediterranean region – a hotspot for plant biogeographic research. *New Phytologist*, **164**, 11-14.
- Cox, C.B. & Moore, P.D., 2010. *Biogeography: An Ecological and Evolutionary Approach*, 8 edn. John Wiley & Sons, Hoboken.
- Dansereau, P., 1968. Macaronesian studies, II: structure and functions of the laurel forest in the Canaries. *Collectanea Botanica*, **7**, 225-280.
- 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.
- Franks, S., 2010. Genetics, evolution, and conservation of island plants. *Journal of Plant Biology*, **53**, 1-9.
- Fryxell, P.A., 1962. The "relict species" concept. *Acta Biotheoretica*, **15**, 1-14.



- 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.
- García Antón, M., Maldonado Ruiz, J., Morla Juaristi, C. & Sainz Ollero, H., 2002. Fitogeografía histórica de la Península Ibérica. *La Diversidad Biológica de España* (ed. por F.D. Pineda, J.M. De Miguel, M.A. Casado y J. Montalvo), pp. 45-64. Prentice Hall, Madrid.
- García, D., Zamora, R., Gómez, J.M., Jordano, P. & Hódar, J.A., 2000. Geographical variation in seed production, predation and abortion in *Juniperus communis* throughout its range in Europe. *Journal of Ecology*, **88**, 435-446.
- Gaston, K.J., 2009. Geographic range limits of species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **276**, 1391-1393.
- Grime, J.P., 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley, Londres, Reino Unido.
- Grivet, D. & Petit, R.J., 2003. Chloroplast DNA phylogeography of the hornbeam in Europe: Evidence for a bottleneck at the outset of postglacial colonization. *Conservation Genetics*, **4**, 47-56.
- Habel, J.C. & Assmann, T., 2010. *Relict Species, Phylogeography and Conservation Biology*. Springer, London.
- Hampe, A., 2003. Frugivory in European laurel: how extinct seed dispersers have been substituted. *Bird Study*, **50**, 280-284.
- Hampe, A., 2004a. Extensive hydrochory uncouples spatiotemporal patterns of seedfall and seedling recruitment in a 'bird-dispersed' riparian tree. *Journal of Ecology*, **92**, 797-807.
- Hampe, A., 2004b. *Cómo ser un relicto en el Mediterráneo: Ecología de la reproducción y la regeneración de Frangula alnus subsp. baetica*. Memoria de Tesis Doctoral, Universidad de Sevilla, Sevilla.
- Hampe, A., 2005. Fecundity limits in *Frangula alnus* (*Rhamnaceae*) relict populations at the species' southern range margin. *Oecologia*, **143**, 377-386.
- Hampe, A. & Bairlein, F., 2000. Modified dispersal-related traits in disjunct populations of bird-dispersed *Frangula alnus* (*Rhamnaceae*): a result of its Quaternary distribution shifts? *Ecography*, **23**, 603-613.
- Hampe, A. & Arroyo, J., 2002. Recruitment and regeneration in populations of an endangered South Iberian Tertiary relict tree. *Biological Conservation*, **107**, 263-271.
- Hampe, A. & Petit, R.J., 2005. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters*, **8**, 461-467.
- Hewitt, G.M., 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society*, **58**, 247-276.
- Hutchinson, G.E., 1961. The paradox of plankton. *American Naturalist*, **95**, 137-145.
- Jordano, P., Pulido, F.J., Arroyo, J., García-Castaño, J.L. & García-Fayos, P., 2004. Procesos de limitación demográfica. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante* (ed. por F. Valladares), pp. 229-248. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Kalkman, C., 1965. The old world species of *Prunus* subg. *laurocerasus* including those formerly referred to *Pygeum*. *Blumea*, **Vol. 13**, 1-174.
- Kawecki, T.J., 2008. Adaptation to marginal habitats. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **39**, 321-342.
- Lenoir, J. & Svenning, J.C., 2013. Geographic and Global Issues: Latitudinal and Elevational Range Shifts under Contemporary Climate Change. *Encyclopedia of Biodiversity* (ed. por S. Levin), pp. 599-611. Waltham, MA: Academic Press.
- Leuschner, C., Köckemann, B. & Buschmann, H., 2009. Abundance, niche breadth, and niche occupation of Central European tree species in the centre and at the margin of their distribution range. *Forest Ecology and Management*, **258**, 1248-1259.
- Mai, D.H., 1989. Development and regional differentiation of the European vegetation during the Tertiary. *Plant Systematics and Evolution*, **162**, 79-91.
- Maschinski, J., Baggs, J.E., Quintana-Ascencio, P.E. & Menges, E.S., 2006. Using population viability analysis to predict the effects of climate change on the extinction risk of an endangered limestone endemic shrub, Arizona cliffrose. *Conservation Biology*, **20**, 218-228.
- McCarty, J.P., 2001. Ecological consequences of recent climate change. *Conservation Biology*, **15**, 320-331.
- Médail, F. & Quézel, P., 1997. Hot-spots analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean Basin. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **84**, 112-127.
- Médail, F. & Quézel, P., 1998. Biodiversity hotspots in the Mediterranean Basin: Setting global conservation priorities. *Conservation Biology*, **13**, 1510-1513.



- Mejías, J.A., Arroyo, J. & Ojeda, F., 2002. Reproductive ecology of *Rhododendron ponticum* (Ericaceae) in relict Mediterranean populations. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **140**, 297-311.
- Mejías, J.A., Arroyo, J. & Marañón, T., 2007. Ecology and biogeography of plant communities associated with the post Plio-Pleistocene relict *Rhododendron ponticum* subsp. *baeticum* in southern Spain. *Journal of Biogeography*, **34**, 456-472.
- Méndez, M., García, D., Maestre, F.T. & Escudero, A., 2008. More ecology is Needed to restore mediterranean ecosystems: A reply to Valladares and Gianoli. *Restoration Ecology*, **16**, 210-216.
- Menges, E.S. & Gordon, D.R., 1996. Three levels of monitoring for rare plants species. *Natural Areas Journal*, **16**, 227-237.
- 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.
- Moreira, O.B., Martins, J.M., Sardos, J., Maciel, M.G., Silva, L. & Moura, M.T., 2013. Population genetic structure and conservation of the Azorean tree *Prunus azorica* (Rosaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 1-12.
- 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.
- Murphy, H.T., VanDerWal, J. & Lovett-Doust, J., 2006. Distribution of abundance across the range in eastern North American trees. *Global Ecology and Biogeography*, **15**, 63-71.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B. & Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403**, 853-858.
- Niinemets, U., Valladares, F. & Ceulemans, R., 2003. Leaf-level phenotypic variability and plasticity of invasive *Rhododendron ponticum* and non-invasive *Ilex aquifolium* co-occurring at two contrasting European sites. *Plant Cell and Environment*, **26**, 941-956.
- Pignatti, S., 1978. Evolutionary trends in Mediterranean flora and vegetation. *Vegetatio*, **37**, 175-185.
- Pons, A. & Suc, J.P., 1980. Les témoignages de structures de végétation Méditerranéennes dan le passé antérieur à l'action de l'home. *Naturae Monspeliensis*, 69-78.
- 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.
- Pulliam, H.R., 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, **3**, 349-361.
- Purves, D.W., 2009. The demography of range boundaries versus range cores in eastern US tree species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **276**, 1477-1484.
- Quézel, P. & Médail, F., 2003. *Ecologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranée*. Elsevier (Collection Environnement), Paris, France.
- Quintanilla, L.G., Panguab, E., Amigo, J. & Pajarón, S., 2005. Comparative study of the sympatric ferns *Culcita macrocarpa* and *Woodwardia radicans*: Sexual phenotype. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, **200**, 187-194.
- Richards, A.J., 1986. *Plant Breeding Systems*. George Allen & Unwin, London.
- Rivas-Martínez, S., Díaz-González, T.E., Fernández-González, F., Izco, J., Loidi, J., Lousa, F.M. & Penas-Merino, A., 2002. Vascular plant communities of Spain and Portugal: addenda to the syntaxonomical checklist of 2001. Part II. *Itinera Geobotanica*, **15**, 433-922.
- Rodríguez-Sánchez, F. & Arroyo, J., 2008. Reconstructing the demise of Tethyan plants: climate-driven range dynamics of *Laurus* since the Pliocene. *Global Ecology and Biogeography*, **17**, 685-695.
- Sagarin, R.D. & Gaines, S.D., 2002. The 'abundant centre' distribution: to what extent is it a biogeographical rule? *Ecology Letters*, **5**, 137-147.
- Sagarin, R.D., Gaines, S.D. & Gaylord, B., 2006. Moving beyond assumptions to understand abundance distributions across the ranges of species. *Trends in Ecology and Evolution*, **21**, 524-530.
- Sanderson, E.W., Jaiteh, M., Levy, M.A., Redford, K.H., Wannebo, A.V. & Woolmer, G., 2002. The human footprint and the last of the wild. *Bioscience*, **52**, 891-904.
- Santos, A., 1990. *Bosques de laurisilva en la región Macaronésica*. Council of Europe, Estrasburgo.
- Sanz, R., 2008. *Limitaciones de la regeneración en poblaciones marginales de Taxus baccata y Betula alba en ambientes mediterráneos*. Memoria de Tesis Doctoral, Universidad de Extremadura, Plasencia.
- Sari, A.O., Oguz, B. & Bilgic, A., 2006. Breaking seed dormancy of laurel (*Laurus nobilis* L.). *New Forests*, **31**, 403-408.



- Silvertown, J., 2008. The evolutionary maintenance of sexual reproduction: Evidence from the ecological distribution of asexual reproduction in clonal plants. *International Journal of Plant Sciences*, **169**, 157-168.
- Stout, J.C., Parnell, J.A.N., Arroyo, J. & Crowe, T.P., 2006. Pollination ecology and seed production of *Rhododendron ponticum* in native and exotic habitats. *Biodiversity and Conservation*, **15**, 755-777.
- Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C., Erasmus, B.F.N., de Siqueira, M.F., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., van Jaarsveld, A.S., Midgley, G.F., Miles, L., Ortega-Huerta, M.A., Peterson, A.T., Phillips, O.L. & Williams, S.E., 2004. Extinction risk from climate change. *Nature*, **427**, 145-148.
- Tzedakis, P.C., Lawson, I.T., Frogley, M.R., Hewitt, G.M. & Preece, R.C., 2002. Buffered tree population changes in a quaternary refugium: Evolutionary implications. *Science*, **297**, 2044-2047.
- Valladares, F., Arrieta, S., Aranda, I., Lorenzo, D., Sanchez-Gomez, D., Tena, D., Suarez, F. & Pardos, J.A., 2005. Shade tolerance, photoinhibition sensitivity and phenotypic plasticity of *Ilex aquifolium* in continental Mediterranean sites. *Tree Physiology*, **25**, 1041-1052.
- Vanderpoorten, A., Rumsey, F.J. & Carine, M.A., 2007. Does macaronesia exist? Conflicting signal in the bryophyte and pteridophyte floras. *American Journal of Botany*, **94**, 625-639.
- Vargas, P., 2007. Are Macaronesian islands refugia of relict plant lineages?: a molecular survey. *Phylogeography of Southern European Refugia* (ed. por S. Weiss y N. Ferrand), pp. 297-314. Springer Netherlands.
- Vucetich, J.A. & Waite, T.A., 2003. Spatial patterns of demography and genetic processes across the species' range: Null hypotheses for landscape conservation genetics. *Conservation Genetics*, **4**, 639-645.
- Walther, G.R., 2002. Weakening of climatic constraints with global warming and its consequences for evergreen broad-leaved species. *Folia Geobotanica*, **37**, 129-139.
- Yakimowski, S.B. & Eckert, C.G., 2007. Threatened peripheral populations in context: geographical variation in population frequency and size and sexual reproduction in a clonal woody shrub. *Conservation Biology*, **21**, 811-822.

CAPÍTULO

2



Patrones demográficos y
de regeneración sexual de *Prunus lusitanica* L.
en su área de distribución mundial



ÍNDICE

RESUMEN	33
1. INTRODODUCCIÓN	34
2. MATERIAL Y MÉTODOS	37
3. RESULTADOS	43
4. DISCUSIÓN	50
5. CONCLUSIONES	57
AGRADECIMIENTOS	58
BIBLIOGRAFÍA	59



RESUMEN

Prunus lusitanica L. (*Rosaceae*) es una especie arbórea relictas paleotropical cuya distribución actual se ciñe a zonas montañosas de la cuenca occidental del Mediterráneo y a algunas islas macaronésicas. Abarcando la totalidad del área ocupada por la especie, este estudio realiza un minucioso análisis demográfico de todas las poblaciones naturales, estudiando además la dinámica poblacional de la especie a través de los índices de regeneración sexual y de la estructura demográfica. Paralelamente, evaluamos aspectos demográficos y reproductivos en función de la calidad del hábitat donde se desarrolla, partiendo de la hipótesis de que poblaciones ubicadas en zonas hipotéticamente óptimas presentan mayor número de ejemplares que las localizadas en zonas hipotéticamente marginales, mostrando a su vez, una mayor tasa reproductiva sexual. Probamos esta predicción en dos escalas geográficas distintas, considerando primero la especie en su conjunto, y después, ciñéndonos al área continental. Nuestros resultados mostraron un censo mundial de *P. lusitanica* de 92.983 ejemplares adultos, reunidos en 267 enclaves. Poblaciones dispersas, fragmentadas y formadas por escaso número de individuos fueron las principales características demográficas, y que son representativas de especies relictas y/o con exigencias ambientales muy específicas. Los índices de regeneración fueron generalmente bajos, muy variables entre poblaciones, e influenciados por las perturbaciones y por ciertas características climáticas como la sequía estival. Igualmente, la estructura demográfica fue muy variable, existiendo pocas poblaciones con adecuada regeneración y destacando poblaciones envejecidas o con escasa representación de las clases juveniles. A nivel del área mundial de distribución, las poblaciones ubicadas en zonas climáticamente óptimas presentaron mayor número de individuos que las encontradas en áreas climáticamente marginales. Sin embargo, no se observaron diferencias concluyentes para los índices de regeneración. A escala continental, los resultados no apoyaron el modelo propuesto óptimo-marginal para el tamaño poblacional, pero sí lo hicieron para los índices de regeneración.



1. INTRODUCCIÓN

En la actualidad las áreas montañosas del Mediterráneo occidental son consideradas refugios de plantas relictas terciarias (Hampe & Arroyo, 2002; Mejías *et al.*, 2007), al igual que las zonas insulares macaronésicas de Azores, Canarias, Cabo Verde y Madeira (Vargas, 2007; Fernández-Palacios *et al.*, 2011). En el ámbito mediterráneo, muchas de estas especies crecen en ambientes ribereños (Hampe & Arroyo, 2002; Pulido *et al.*, 2008), mientras que en las islas del atlántico se encuentran en situaciones zonales, integrando un tipo de formación boscosa denominada laurisilva (Santos, 1990). Una de las especies que entraría dentro de este grupo de plantas sería el laurel portugués o loro (*Prunus lusitanica* L.), árbol perennifolio lauroide. La especie está considerada como un relicto de los bosques lauroides que poblaron la Cuenca Mediterránea durante el Terciario (Pignatti, 1978; Barrón & Peyrot, 2006).

Hoy en día *Prunus lusitanica* presenta una distribución muy fragmentada, la cual responde a variaciones climáticas y tectónicas acontecidas a lo largo del Terciario y Cuaternario, unido al creciente impacto humano, al cambio climático actual y a los eventos de dispersión reciente (Calleja *et al.*, 2009; Calleja *et al.*, en prep.). Durante el Paleógeno, el clima reinante en áreas del oeste de Norteamérica y Eurasia era cálido y húmedo (Ehrendorfer, 1979), propicio para el desarrollado de una geoflora Paleotropical (Mai, 1991), relacionada con las actuales laurisilvas subtropicales. Desde el Mioceno medio, debido a importantes cambios climáticos y tectónicos, ésta flora sufrió contracciones, migraciones y/o extinciones generalizadas (Mijarra *et al.*, 2009), siendo gradualmente sustituidas por bosques mixtos mesofíticos (Mai, 1991). Al final del Terciario, los bosques lauroides quedaron restringidos a zonas montañosas, donde *Prunus* formaría parte de un piso de vegetación junto con *Ilex* y *Taxus* (Pignatti, 1978). Los periodos glaciares-interglaciares cuaternarios eliminarían casi totalmente este tipo de flora Paleotropical, con la excepción de algunas especies que habrían sobrevivido, generalmente asociadas a hábitats ribereños, en microenclaves aislados del Mediterráneo occidental (Hampe & Arroyo, 2002; Calleja, 2006; Mejías *et al.*, 2007). Asimismo, a lo largo del Terciario y Cuaternario, 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, proporcionaría escenarios similares



a los climas tropicales y subtropicales terciarios (Fernández-Palacios & Arévalo, 1998). Precisamente, en la actualidad es posible hallar en estas áreas un tipo de bosque interpretado como una versión empobrecida y más templada de la geoflora Paleotropical terciaria (Barrón *et al.*, 2010), denominado laurisilva.

Estas especies relictas y raras suelen tener poblaciones con escaso número de ejemplares, cuyas áreas se encuentran generalmente fragmentadas y/o se ven restringidas a sustratos litológicos concretos (Maschinski *et al.*, 2006). Además, muchas de estas poblaciones se presentan en el límite de su rango geográfico, lo que podría resultar por un lado especialmente valioso como sitios de rápida diversificación y especiación (Coyne & Orr, 2004) o como ubicaciones que jueguen un papel indicador ante un cambio climático (Petit *et al.*, 2005). Paralelamente, los cambios climáticos futuros, unidos a la importante actividad humana, podrían comprometer la persistencia de estas especies, disminuyendo notablemente los tamaños y el número de poblaciones, lo que aumentaría el riesgo de extinción (Thomas *et al.*, 2004; Calleja *et al.*, 2009). Este hecho adquiere mayor importancia en especies con baja variabilidad genética (Hoffmann & Blows, 1994), característica que presenta *P. lusitanica* (García-Verdugo *et al.*, 2013). Por ello, los estudios demográficos y ecológicos nos servirán para evaluar el estado de conservación actual de la especie. Asimismo, son pocos los trabajos que analizan estos aspectos en un ámbito geográfico amplio (Yakimowski & Eckert, 2007). Por ello, para una correcta evaluación de viabilidad poblacional, la comprensión de todos estos factores puede jugar un papel esencial en la conservación futura de la especie (Maschinski *et al.*, 2006). Conjuntamente, el estudio de la dinámica poblacional nos da una perspectiva adecuada de cómo se encuentran dichas poblaciones, en otras palabras, si bajo las condiciones actuales las poblaciones crecen, decrecen o están estabilizadas (Schemske *et al.*, 1994).

El modelo de la abundancia del centro o del centro-periferia, predice que la abundancia de las especies tiende a ser mayor en el centro de su rango geográfico y decrece hacia los extremos (Brown, 1984). Sin embargo, en ciertas ocasiones la ubicación geográfica donde se registran las mayores densidades no se sitúa en el centro geográfico (Murphy *et al.*, 2006). Por ello, resulta más acertado referirnos a esta región central, donde las poblaciones locales generalmente experimentan condiciones favorables, como la zona núcleo u óptima (Lenoir & Svenning, 2013), es decir, definirla en función de los



requerimientos ecológicos y de la calidad del hábitat (Kawecki, 2008). Así, se tiene constancia de que las poblaciones ubicadas en hábitats marginales constituyen poblaciones con menor número de individuos que las situadas en zonas óptimas (Vucetich & Waite, 2003; Sagarin *et al.*, 2006; Kawecki, 2008). Igualmente, en estas últimas zonas, los requisitos ambientales óptimos pueden favorecer la reproducción y la supervivencia (Leuschner *et al.*, 2009). En este contexto, son numerosos los trabajos que han analizado el funcionamiento de las especies en ambientes óptimos y marginales, aunque muchas veces estos estudios no han incorporado la acción antropogénica (Sagarin *et al.*, 2006), hecho que puede enmascarar el verdadero patrón esperable. Además, para la correcta interpretación de los resultados, se hace esencial la incorporación de marcos geográficos amplios (Yakimowski & Eckert, 2007).

Este capítulo presenta un completo censo poblacional a escala mundial para *P. lusitanica*. Conjuntamente, estudiamos la dinámica poblacional a través de los índices de regeneración sexual y del análisis de la estructura demográfica en función de las clases diamétricas. Evaluamos el funcionamiento de la especie en hábitats marginales y óptimos, en dos encuadres geográficos diferentes, uno que abarca todo el rango de distribución de la especie y otro ajustado al área continental, donde la mayoría de las poblaciones son de origen reciente (García-Verdugo *et al.*, 2013) y por lo tanto se presupone que han sufrido una mayor variación demográfica. A escala global, partimos de la hipótesis de que la ubicación del área óptima se localiza en la región Macaronésica, pues actualmente goza de un clima lluvioso y templado, con escasa oscilación anual, similar al que los relictos terciarios disfrutaron durante el Terciario (Fernández-Palacios & Arévalo, 1998; Benito Garzón, 2002; Rodríguez-Sánchez & Arroyo, 2011). El resto del área ocupada por la especie, como pueden ser las zonas continentales del sur de Europa y norte de Marruecos, se ubicarían en el límite de su rango ecológico por desarrollarse en condiciones ambientales no idóneas (marginales). Paralelamente, en estas áreas marginales, ocupadas únicamente por la subespecie *P. lusitanica* subsp. *lusitanica*, existen territorios no sometidos a sequía estival, que se engloban dentro de la región biogeográfica Eurosiberiana. Como el déficit hídrico estival no es tolerado por la especie (Pulido *et al.*, 2008), partimos de la hipótesis de que la región Eurosiberiana presentará hábitats de mayor calidad que el resto de las zonas continentales (región Mediterránea). A continuación, nos proponemos responder a las siguientes cuestiones: a) ¿las áreas óptimas presentan



poblaciones con mayor número de individuos que las ubicadas en zonas marginales?; b) ¿existe una reducción en los índices de regeneración sexual en zonas marginales?, c) ¿los factores climáticos, geográficos y las perturbaciones pueden influir en la regeneración sexual de la especie? y d) ¿será similar la estructura demográfica de las poblaciones en zonas con características climáticas y geográficas parecidas?

2. MATERIAL Y MÉTODOS

2.1. Área de estudio y especie estudiada

P. lusitanica ocupa un área entre los 28° 00' y 43° 25'N y 2° 40' y 31° 20'W (Anexo 2.1). Presenta tres subespecies (Franco, 1964) repartidas a lo largo de la cuenca occidental del Mediterráneo (*P. lusitanica* subsp. *lusitanica* L.), islas macaronésicas de Canarias y Madeira (*P. lusitanica* subsp. *hixa* (Willd.) Franco), y el archipiélago de las Azores (*P. lusitanica* subsp. *azorica* (Mouillef) Franco). Es un árbol de hasta 15 metros de altura, perennifolio, de la familia *Rosaceas*, subgénero *Laurocerasus*, con frutos pequeños en drupa, de 8 a 13 mm, dispersados principalmente por aves (Calleja, 2006). Generalmente se asocia a zonas montañosas con elevadas precipitaciones (Calleja, 2006), en altitudes que van desde los 50 m en la zona norte de su distribución, hasta cerca de los 2.000 m en las montañas del Rif marroquí (Benabid, 1982).

Existen evidencias que apoyan la hipótesis de que la especie de estudio es un relicto terciario de origen subtropical (Pulido *et al.*, 2008; Calleja *et al.*, 2009). Precisamente, el parentesco con otros cerezos perennes y lauroides que se distribuyen mayoritariamente en bosques subtropicales, la morfología de la hoja, ancha y provista de gotero, típica de especies lauroides, sin estructuras y morfologías adaptadas al clima mediterráneo y su coexistencia en bosques de laurisilva con otras especies de las que sí se han encontrado fósiles, apoyan dicha hipótesis (Barrón & Peyrot, 2006).



2.2. Distribución y censo

En primer lugar se realizó una búsqueda bibliográfica donde se recopiló toda la información corológica disponible hasta el momento (Benabid, 1982; Borda & Llorente, 1996; Santiago Beltrán, 2001; Schäfer, 2005; Calleja, 2006). Conjuntamente se manejaron referencias procedentes de herbarios y citas bibliográficas incluidas en la web “Programa Anthos” (<http://www.programanthos.org>), así como citas personales de especialistas. Esta información se trasladó a mapas cartográficos para localizar las posibles poblaciones de estudio. Una vez ubicadas las zonas con presencia de *P. lusitanica*, se visitaron los emplazamientos, y se realizaron los conteos de individuos entre 2007 y 2011. Paralelamente se fueron prospectando nuevas áreas para detectar poblaciones. En estas visitas se aprovechó el conocimiento de los habitantes así como el de la guardería forestal. También se utilizó la fotografía aérea para la distinción de “zonas potenciales” que posteriormente se comprobaron sobre el terreno.

En los censos se consideró como unidad de trabajo el individuo, que se engloba dentro de una población, y éstas, a su vez, se agrupan dentro de un área geográfica. Diferentes áreas geográficas se aglutinan bajo un rango mayor, denominado ámbito geográfico, que puede incluir tanto archipiélagos como extensas zonas continentales (Anexos 3.1 y 3.2). En los censos generales se consideraron únicamente los individuos maduros, siguiendo así los criterios de amenaza de la UICN (UICN, 2001). Un “individuo” sería una entidad física, probablemente genética, discreta. Sin embargo, *P. lusitanica* presenta una elevada regeneración vegetativa (Muñoz & Calleja, 2013; Capítulo 5), por lo que en ocasiones es complicado diferenciar individuos (Bañares *et al.*, 2004). Por ello, consideramos como individuo al conjunto de troncos distanciados entre sí menos de 1 metro a ras de suelo y que aparentemente comparten el mismo sistema radical, incluyendo los acodos, que aunque tengan sus propias raíces, todavía están unidos a la cepa madre (Calleja *et al.*, 2009). Como “individuo maduro” se consideran los ejemplares potencialmente reproductores, que en nuestro caso fueron los individuos con diámetro de tronco igual o superior a 5 cm (Calleja, 2006).

En el presente estudio se ha decidido utilizar el término “población” cuando nos referimos a cada uno de los enclaves con presencia de *P. lusitanica*. Sin embargo, en su definición el concepto de población se refiere a un conjunto de individuos de la misma



especie que se encuentra separado de otros grupos por una distancia tal que hace esporádico o despreciable el flujo genético entre ellos (Bañares *et al.*, 2004). Por ello, en este estudio, este término engloba tanto a “localidades” (enclaves entre 1 y 9 individuos) como a “núcleos poblacionales” (enclaves formado por al menos 10 individuos). Asimismo, esta acepción de población se corresponde con el término “subpoblación” utilizado en los criterios de amenaza de la UICN (UICN, 2001). Como *P. lusitanica* suele estar asociado a ámbitos riparios (Calleja & Sainz, 2009), se asumió que dos poblaciones difieren si existe una distancia mínima entre individuos 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. Asimismo, un área geográfica concreta está constituida por una o más poblaciones siempre y cuando éstas disten entre sí menos de 30 km, presentando a su vez características ambientales semejantes. Paralelamente, se utilizó el área de ocupación definida por la UICN (UICN, 2001), usando como unidades de medición las cuadrículas UTM 1x1 y 10x10 km.

El censo poblacional se realizó empleando los siguientes procedimientos:

- *Recuento directo de individuos*: utilizado en la mayor parte de las poblaciones.
- *Estimación mediante binoculares*: aplicado en zonas geográficas inaccesibles, contabilizando los individuos a distancia.
- *Información bibliográfica*: se han utilizado los censos previos y que han usado una metodología común a la expuesta en este trabajo (por ejemplo, Calleja, 2006).
- *Estimación mediante transectos*: En la Isla de Tenerife (Canarias), el loro aparece disperso en la laurisilva de los Montes de Anaga. Debido a la dificultad de conteo directo de la totalidad de ejemplares, se decidió realizar una estimación mediante transectos. 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 (Anexo 2.5). Posteriormente, los datos fueron procesados mediante un método de interpolación espacial por “Kriging Universal”, utilizando para ello el software libre gvSIG (Versión 1.9, Build 1.253) y la librería sextante (Versión 0.3.0, Build 1.232), obteniendo así un modelo predictivo de densidad de individuos.



2.3. Variables ambientales

El medio físico se caracterizó mediante la latitud (Lat), la distancia al mar (Dm) y la altitud media (Alt) de cada población (Anexo 3.3). Las variables climatológicas consideradas fueron la temperatura media anual (T), temperatura media del trimestre estival correspondiente a los meses de junio, julio y agosto (Ts), temperatura media de las mínimas del mes más frío (Tmin), temperatura media de las máximas del mes más cálido (Tmax), intervalo térmico anual (Ic), precipitación anual (P), precipitación del trimestre estival (Ps), evapotranspiración potencial de Thornthwaite anual (PE), evapotranspiración potencial de Thornthwaite estival (PEs) e índice de continentalidad de Gorezynski (GCI). Los datos de temperatura se obtuvieron de la base de datos on-line Wordclim (Anexo 2.4; <http://www.worldclim.org/>, versión 1.4). La precipitación fue extraída de la base de datos del Atlas Climático Ibérico y del Atlas Climático de Canarias, Madeira y Azores pertenecientes a la Agencia Estatal de Meteorología (AEMET). Los datos de precipitación de Marruecos fueron obtenidos de un modelo de precipitaciones creado a partir de la interpolación de 68 estaciones climatológicas, mediante el método “Spline” (Anexo 2.4), utilizando para ello el software ESRI ArcMap (Versión 10.0, Build 2800).

2.4. Índices de regeneración sexual

Para 156 núcleos poblacionales se calculó el índice de regeneración sexual como el cociente entre juveniles y adultos (Anexo 3.3). La categoría “juveniles” se define como los ejemplares con diámetro a la altura del pecho (DBH) menor de 5 cm y más de 50 cm de altura, mientras que la categoría “adultos” está compuesta por los individuos con DBH igual o mayor a 5 cm. Se utilizó este índice ya que es una de las maneras más sencilla de evaluar la tendencia al crecimiento o declive de una población (Schemske *et al.*, 1994).

Asumiendo que el índice de regeneración sexual puede estar condicionado, en mayor o menor medida, por el estado de conservación del entorno de cada población (Calleja, 2006), se decidió incluir como variable predictora la intensidad de perturbación. Así, en todos los núcleos poblacionales se cuantificó un conjunto de perturbaciones (ramoneo por animales silvestres o por ganado doméstico, talas, cultivo, reforestaciones, captaciones de agua, sequía, erosión, vías de comunicación y fuego, Anexo 1.1), cuya



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).

2.5. Estructura demográfica

Para la descripción de la estructura demográfica se muestrearon 78 núcleos poblacionales accesibles de *P. lusitanica*. En cada uno se midió el DBH del tronco vivo más grueso para cada adulto y juvenil, ya que 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 a < 5 cm; clase II: 5 a < 10 cm; clase III: 10 a < 15 cm; clase IV: 15 a < 20 cm y clase V \geq 20cm). La primera corresponde a ejemplares juveniles que no presentan flores; las siguientes categorías se asocian con una creciente y más regular producción de semillas, excepto la última categoría (integrada por grandes ejemplares) que muestra signos de senescencia (Calleja, 2006). La inspección visual de la estructura demográfica de cada núcleo poblacional se ajustó a uno de los seis modelos básicos considerados (basado en Calleja, 2006; Fig. 1).

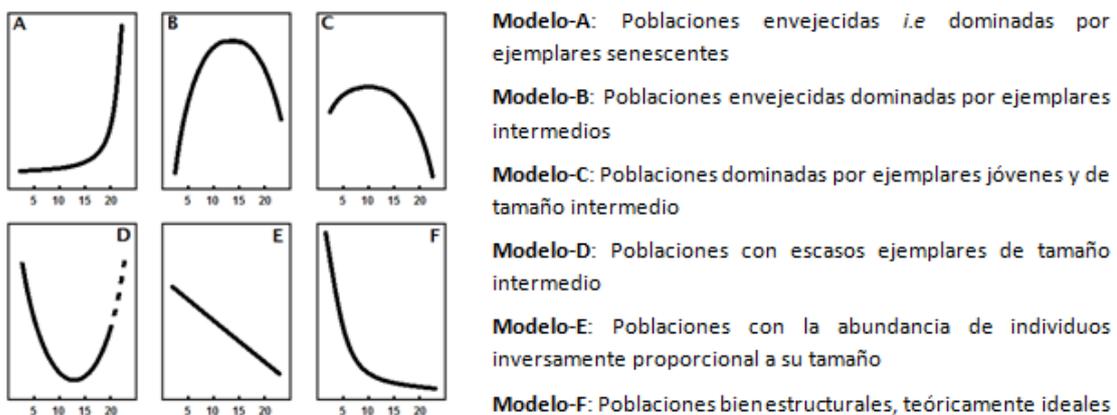


Fig. 1 Modelos demográficos básicos en los que se ha agrupado las poblaciones estudiadas de *Prunus lusitanica* (basado en Calleja, 2006). Los ejes horizontales muestran las categorías diamétricas de DBH.



2.6. Análisis de datos

La normalidad y homocedasticidad de las variables analizadas se evaluó mediante pruebas de Kolmogorov-Smirnov y de Levene respectivamente. Las variables que presentaban desviación de la normalidad se transformaron a través de diversos procedimientos (Box-Cox, logaritmo y raíz cuadrada). Las variables que cumplían los requisitos de normalidad y homocedasticidad fueron analizadas mediante procedimientos paramétricos. Se utilizaron análisis no paramétricos cuando las variables, aún siendo transformadas, no cumplían las anteriores condiciones.

Se estudió la posible diferenciación climática entre zonas *a priori* óptimas y marginales, tanto a escala global como a escala continental, utilizando pruebas paramétricas (test de t de Student) y no paramétricas (test de la U de Mann-Whitney). Las variables climatológicas analizadas fueron la temperatura media anual, el intervalo térmico anual, la precipitación anual y la precipitación del trimestre estival.

A ambas escalas, se utilizó la prueba de la t de Student para determinar si las poblaciones ubicadas en zonas climáticamente óptimas presentaban mayor número de individuos que las localizadas en zonas marginales. Para evaluar los efectos de la marginalidad climática, la intensidad de las perturbaciones (leve, moderada y severa), las variables climáticas (T, Ts, Tmin, Tmax, Ic, P, Ps, PE, PEs y GCI) y las variables geográficas (Lat, Dm, Alt) sobre el índice de regeneración sexual se utilizaron los Modelos Lineales Generalizados (GLZ), asumiendo distribución gamma y función de enlace “logit”. Como el análisis exploratorio de los datos previos reveló la existencia de correlaciones entre las variables climáticas y/o geográficas, éstas se redujeron a través de un análisis factorial que utiliza como criterio de extracción el análisis de componentes principales. Así, se creó un conjunto de factores, con la mínima pérdida de información, eliminando a la vez el problema de multicolinealidad. Para mejorar la interpretación de los resultados se aplicó una rotación de factores “varimax bruto”.

Para estudiar la posible existencia de similitudes geográficas en la estructura demográfica definida a través de los modelos realizamos un análisis de componentes principales (PCA), utilizando como variables de entrada las clases de DBH. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa STATISTICA (versión 7.0, 2010).



3. RESULTADOS

3.1. Diferenciación climática óptimo-marginal

Los diferentes análisis realizados han confirmado la existencia de diferencias significativas en todos los parámetros climáticos estudiados entre zonas óptimas y marginales (Tabla 1). A escala global, las áreas consideradas climáticamente óptimas presentaron mayores precipitaciones (anuales y estivales), temperaturas medias más cálidas y menor amplitud térmica que las áreas marginales (Tabla 1). A nivel continental, existe evidencia estadística de que las áreas óptimas, localizadas en la región Eurosiberiana, presentaron mayor precipitación estival que las marginales (Tabla 1). Asimismo, estas últimas áreas muestran menor precipitación anual y una mayor amplitud térmica (Tabla 1).

3.2. Censos poblacionales

Los censos de *P. lusitanica* realizados en toda su área de distribución revelaron la reducida población mundial, cuyo número no excede de los 100.000 individuos (Tabla 2; Anexo 3.3). En total se identificaron 267 poblaciones, de las que 186 fueron núcleos poblacionales (10 ó más individuos) y 81 fueron localidades (menos de 10 individuos), reunidos en 23 áreas geográficas, englobadas a su vez en 5 ámbitos geográficos (Tabla 2, Anexos 3.1 y 3.3).

Tabla 1. Resultados de las pruebas de t de Student y U de Mann-Witney para el análisis del efecto de la zona geográfica (óptimo – marginal) sobre los principales parámetros climáticos estudiados de las poblaciones de *Prunus lusitanica*. Además se incluye los valores medios y errores estándar de dichas variables climáticas. T es la temperatura media anual, Ic la amplitud térmica anual, P la precipitación anual y Ps es la precipitación del periodo estival.

	Escala Global					Escala Continental				
	Óptimo	Marginal	Estadístico	g.l	p	Óptimo	Marginal	Estadístico	g.l	p
P (mm)	1749 ± 163	1265 ± 28	t = -3,84	1	< 0,001	1758 ± 98	1186 ± 24	t = -7,06	1	< 0,001
Ps (mm)	172 ± 30	79 ± 4	t = 1,97	1	0,049	210 ± 10	58 ± 3	t = 10,76	1	0,010
T (°C)	15,0 ± 0,2	12,8 ± 0,1	t = -7,22	1	< 0,001	12,1 ± 0,2	12,9 ± 0,1	t = 2,70	1	0,008
Ic (°C)	8,8 ± 0,3	16,4 ± 0,1	U = 52,50	1	< 0,001	12,9 ± 0,2	17,0 ± 0,1	U = 50,00	1	< 0,001



Tabla 2 Resumen de los tamaños poblacionales de *Prunus lusitanica* en función de diferentes agrupaciones geográficas.

SUBESPECIE	ÁMBITO GEOGRÁFICO	ÁREA GEOGRÁFICA	CÓDIGO	TOTAL ADULTOS	POBLACIONES	NÚCLEOS POBLACIONALES	UTM 1x1 km	UTM 10x10 km		
<i>P. lusitanica</i> subsp. <i>lusitanica</i>	MARRUECOS PENINSULA IBÉRICA	RIF	RIF	33.327	94	82	169	25		
		ANCARES	ANC	478	1	1	3	1		
		CORDILLERA CANTÁBRICA OCCIDENTAL	WCM	17	4	0	5	2		
		CENTRO PORTUGAL	CPORT	15.927	36	26	113	16		
		DEMANDA	DEM	2	1	0	1	1		
		GATA	GATA	5	1	0	1	1		
		GERES & XURES & MIÑO	GEXUMI	2.887	12	6	30	8		
		GREDOS	GRED	360	6	4	10	4		
		MONTES DE TOLEDO	TOLM	385	5	4	15	3		
		MONTES VASCOS OCCIDENTALES	WBM	983	7	3	7	6		
		MONTES VASCOS ORIENTALES	EBM	659	8	3	9	8		
		MONTSENY & GUILLERIAS	MG	672	12	8	20	7		
		PIRINEO CENTRAL	CPYR	1	1	0	1	1		
		VILLUERCAS	VILL	6.989	52	38	123	11		
			TOTAL	62.692	240	175	507	94		
		<i>P. lusitanica</i> subsp. <i>hixa</i>	ISLAS CANARIAS	GOMERA	GOM	124	2	1	2	2
				GRAN CANARIA	GCAN	21	3	1	2	1
LA PALMA	PALM			115	4	3	7	2		
TENERIFE	TEN			29.739	2	2	31	3		
MADEIRA	MAD			71	4	2	4	1		
	TOTAL			30.070	15	9	46	9		
<i>P. lusitanica</i> subsp. <i>azorica</i>	AZORES			PICO	PICO	47	2	1	8	2
		FLORES	FLOR	1	1	0	1	1		
		SÃO MIGUEL	SMIG	152	2	1	5	1		
		TERCEIRA	TER	21	7	0	6	3		
			TOTAL	221	12	2	20	7		
	TOTAL	92.983	267	186	573	110				

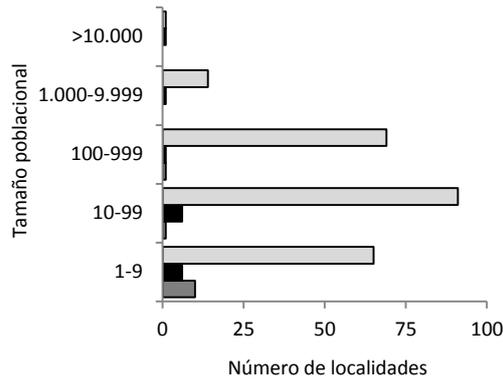


Fig. 2 Número de poblaciones de *Prunus lusitanica* en función de las clases de tamaño poblacional en las diferentes subespecies (*P. lusitanica* subsp. *lusitanica* en gris claro, *P. lusitanica* subsp. *hixa* en negro y *P. lusitanica* subsp. *azorica* en gris oscuro).

El área de ocupación de la especie fue de 110 cuadrículas UTM 10x10 Km (Tabla 1, Fig. 3). 179 poblaciones presentaron menos de 100 individuos, mientras que solo 17 exhibieron más de 1.000 ejemplares (Fig. 2), aglutinando estas últimas el 68,7 % del total poblacional de la especie (Anexos 2.1, 2.2 y 3.4).

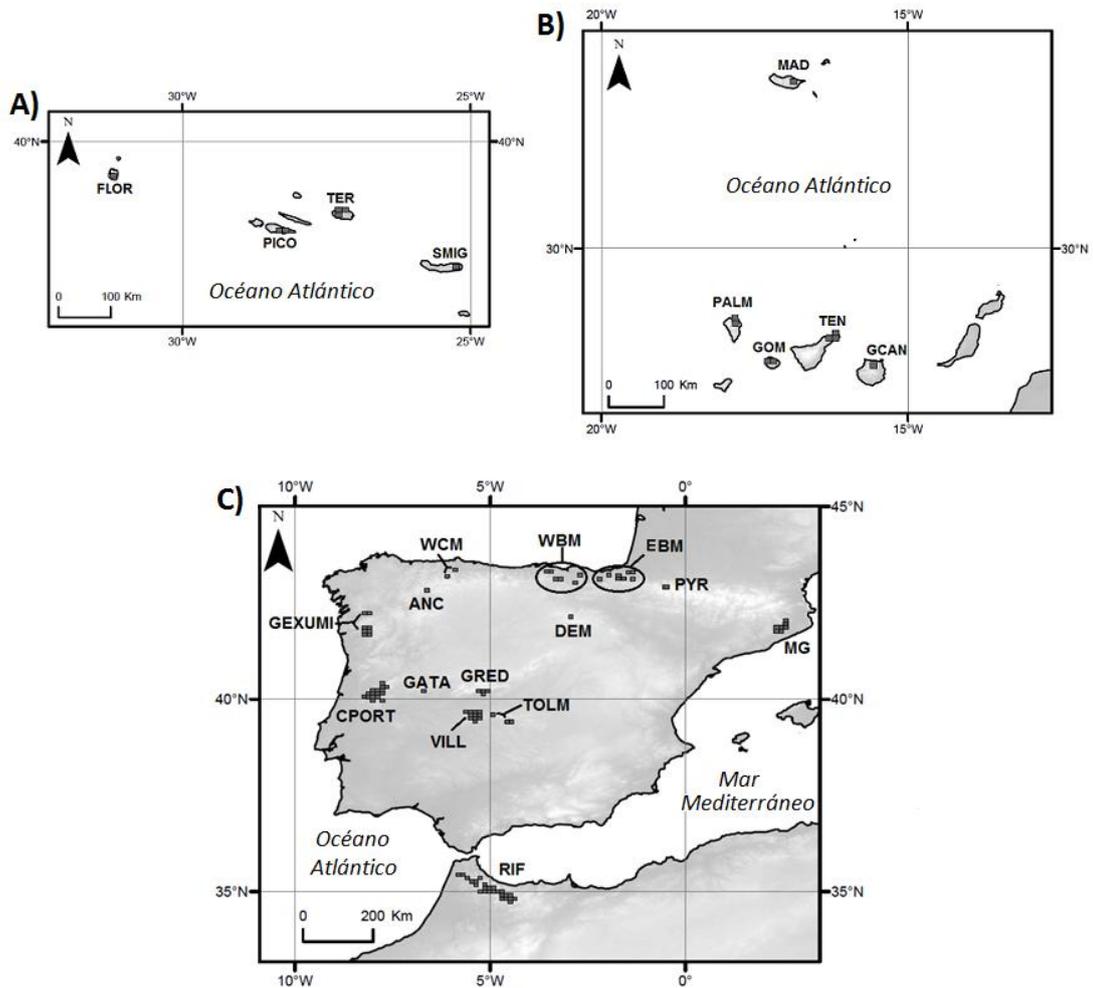


Fig. 3 Áreas geográficas y cuadrículas UTM (10 x 10 km) con presencia de *Prunus lusitanica* subsp. *azorica* (A), *P. lusitanica* subsp. *hixa* (B) y *P. lusitanica* subsp. *lusitanica* (C). Las abreviaturas de las áreas geográficas quedan explicadas en la Tabla 2.

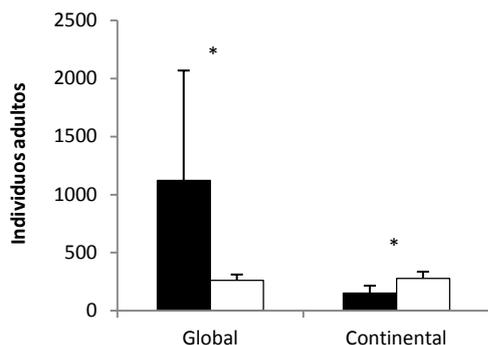


Fig. 4 Valores medios y errores estadísticos del número de individuos por población en áreas óptimas (negro) y marginales (blanco) a escala global y continental. Los asteriscos indican diferencias estadísticas entre conjuntos ($p < 0,05$).

Si desglosamos las cifras atendiendo a las diferentes subespecies, *P. lusitanica* subsp. *azorica* es la que menor número de ejemplares tiene, con tan solo 221 individuos adultos (Tabla 2), lo que supone el 0,2 % del total de la especie. El área de ocupación es de 20 km² (UTM 1x1 km, Anexos 2.1, 2.3 y 3.4), encontrándose en cuatro de las nueve islas que componen el archipiélago de las Azores (Fig. 3, Anexo 2.1). Las poblaciones, con elevada fragmentación y dispersión, están compuestas por escasos ejemplares, destacando el núcleo poblacional de la Sierra de Tronqueira (Isla de São Jorge; Tabla 2, Anexo 1.4). *P. lusitanica* subsp. *hixa*, representa el 32,4 % de la población mundial de loro (Tabla 2), ocupando 46 km² (UTM 1x1 km, Anexos 3.4, 2.1 y 2.3), distribuidos por la isla de Madeira y por cuatro islas del archipiélago canario (Tenerife, La Gomera, La Palma y Gran Canaria; Fig. 3, Anexo 2.1). El 98,9 % de los individuos pertenecientes a esta subespecie se aglutinan en las dos poblaciones ubicadas en los Montes de Anaga (Tabla 2, Anexo 1.3), presentando el resto de enclaves pocos ejemplares. *P. lusitanica* subsp. *lusitanica* se distribuye por la Península Ibérica, extremo suroeste de Francia y norte de Marruecos (Anexo 2.1), siendo la subespecie más extendida y abundante (Fig. 3), habiendo sido localizada en 507 km² (UTM 1x1 km, Anexos 2.1, 2.3 y 3.4). Presenta más de 62.000 individuos adultos, reunidos en 240 enclaves (Tabla 2), destacando la población de Mata de Margaraça (centro de Portugal) con más de 10.000 ejemplares estimados (Anexo 3.3).

3.3. Evaluación del patrón demográfico óptimo-marginal

Los resultados revelaron la existencia de diferencias significativas en los tamaños poblacionales entre áreas óptimas y marginales. A nivel global, las poblaciones ubicadas en zonas marginales fueron más pequeñas que las encontradas en áreas óptimas ($t = 2,893$, g.l. = 237, $p = 0,004$; Fig. 4). Contrariamente, en la zona continental las poblaciones de



mayor tamaño se hallaron en áreas climáticamente marginales, bajo ambiente mediterráneo ($t = 3,034$, g.l. = 214, $p = 0,004$; Fig. 4).

3.4. Índices de regeneración sexual. Evaluación del patrón óptimo-marginal

De forma general, los índices de regeneración sexual que *P. lusitanica* exhibe en todo su ámbito geográfico mostraron una importante heterogeneidad (Fig. 5, Anexo 3.3). A pesar de ello, predominaron las poblaciones con índices nulos o bajos (Fig. 5). De todas las áreas geográficas analizadas, destacaron el elevado número de poblaciones sin regeneración presentes en Marruecos (Fig. 5, Anexo 3.3). Igualmente, sobresalieron los bajos índices de regeneración encontrados en la mayoría de las zonas insulares, especialmente en las poblaciones más aisladas y pequeñas (Fig. 5, Anexo 3.3).

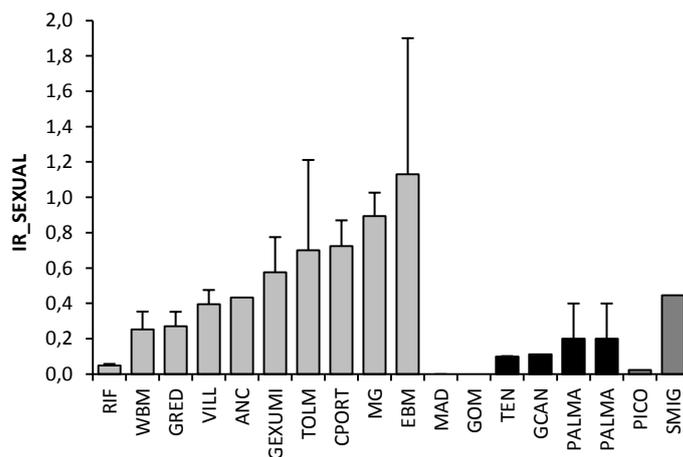


Fig. 5 Promedio y error estándar de los índices de regeneración sexual (IR_SEXUAL) de *Prunus lusitanica* en función de las áreas geográficas analizadas. Los colores indican la subespecie (*P. lusitanica* subsp. *lusitanica* en gris claro, *P. lusitanica* subsp. *hixa* en negro y *P. lusitanica* subsp. *azorica* en gris oscuro). Las abreviaturas de las áreas geográficas quedan explicadas en la Tabla 2.

A través del análisis factorial, las variables climáticas y geográficas de las poblaciones donde se ha estudiado el índice de regeneración sexual, fueron agrupadas en un conjunto de tres factores, que explican el 91,53 % de la varianza total. El primer factor (Factor_1) explica un 46,46 %, presentando fuertes cargas positivas para distancia al mar (0,76), temperatura media del trimestre estival (0,81), temperatura media de las máximas del mes más cálido (0,95), intervalo térmico anual (0,97), evapotranspiración potencial de Thornthwaite estival (0,91) e índice de continentalidad de Gorezynski (0,89). El segundo factor (Factor_2) explica el 30,78 % de la varianza total, mostrando fuertes cargas positivas para temperatura media anual (0,98), temperatura media de las mínimas del mes más frío (0,84) y evapotranspiración potencial de Thornthwaite anual (0,90), con fuerte



carga negativa para altitud media (-0,76). El tercer factor (Factor_3) representa el 14,29 % de la varianza total, presentando fuertes cargas positivas para latitud (0,93) y precipitación del trimestre estival (0,81). La única variable que no muestra representación significativa en un solo factor es la precipitación anual, quedando incluida con cargas negativas entre el primer y segundo factor (-0,55 y -0,35, respectivamente). Así, con dicha distribución de variables, el Factor_1 se relacionará con zonas alejadas de la costa donde existe un clima más continental. El Factor_2 se corresponderá con las áreas más cálidas, mientras que el Factor_3 se vinculará con las zonas más norteñas donde apenas existe un déficit de precipitación estival.

Tabla 3 Resultados del modelo GLZ usado para probar los efectos sobre los índices de regeneración sexual, de las variables climáticas y geográficas (resumidas en factores), junto con el nivel de perturbación (leve, moderado y severo) y la zona geográfica (óptimo - marginal) a escala global y continental.

Factor	Escala Global			Escala Continental		
	g.l.	W	p	g.l.	W	p
ZONA	1	0,204	0,652	1	5,286	0,022
PERTURBACIÓN	2	5,684	0,058	2	6,193	0,045
FACTOR_1	1	0,107	0,744	1	0,335	0,563
FACTOR_2	1	17,750	<0,001	1	8,152	0,004
FACTOR_3	1	52,916	<0,001	1	50,415	<0,001

A nivel global, los resultados del modelo GLZ mostraron que los índices de regeneración sexual variaron significativamente en función del Factor_2 y Factor_3 (Tabla 3), no observándose diferencias significativas entre zonas marginales y óptimas (Tabla 3; Fig. 6). Paralelamente, dicho modelo mostró una significación marginal ($p = 0.058$) de la influencia del nivel de perturbación sobre los índices de regeneración sexual. Tanto el Factor_2 como el Factor_3 se correlacionaron positivamente con el índice de regeneración sexual ($r^2 = 0,14$, $p < 0,001$; $r^2 = 0,37$, $p < 0,001$; respectivamente).

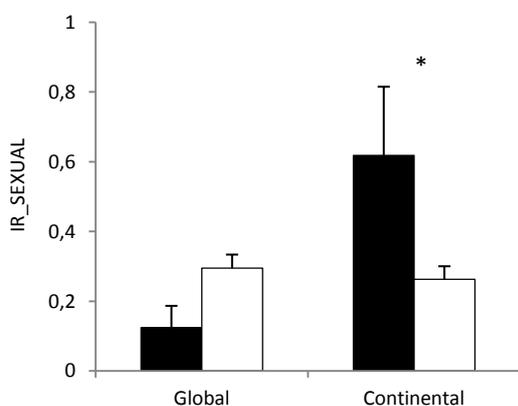


Fig. 6 Promedio y error estándar de los índices de regeneración sexual (IR_SEXUAL) de *Prunus lusitanica* en zonas óptimas (negro) y marginales (blanco) a escala global y continental. Los asteriscos indican diferencias estadísticas entre conjuntos ($p < 0,05$).

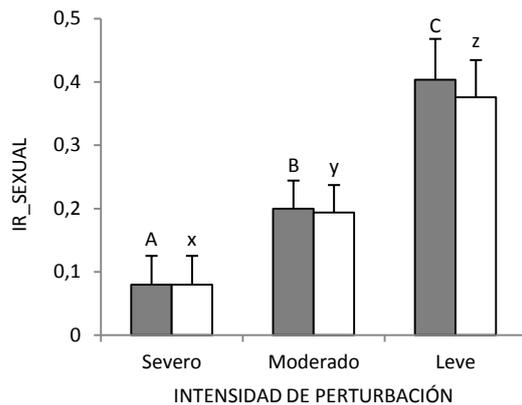


Fig. 7 Valores medios y error estándar de los índices de regeneración sexual (IR_SEXUAL) de los núcleos poblaciones de *Prunus lusitanica* en cada nivel de intensidad de perturbación estudiado. El color de las barras muestra la escala de estudio (en gris la escala global y en blanco la escala continental). Letras diferentes sobre las barras indican diferencias estadísticamente significativas a las distintas escalas entre los distintos niveles de intensidad de perturbación ($p < 0,05$).

A nivel continental, según el modelo GLZ, los índices de regeneración sexual estuvieron influenciados por el Factor_2, Factor_3 y el nivel de perturbación, pero no por el Factor_1 (Tabla 3). Igualmente, hubo evidencia estadística de que las poblaciones ubicadas en zonas óptimas presentaron índices de regeneración sexual mayores que las localizadas en zonas marginales (Tabla 3, Fig. 6). Tanto el Factor_2 como el Factor_3 se correlacionaron positivamente con el índice de regeneración sexual ($r^2 = 0,08$, $p < 0,001$; $r^2 = 0,33$, $p < 0,001$; respectivamente). Asimismo, se observó una disminución en el índice de reproducción a intensidades de perturbación más altas (Fig. 7).

3.5. Estructura poblacional

El análisis de la estructura demográfica de las poblaciones, determinada a través de los modelos demográficos estudiados, reveló una elevada heterogeneidad (Fig. 8). Dicha variabilidad está explicada por los ejes principales del PCA efectuado (Fig. 8), que representan el 79,44 % de la varianza total (Fig. 8). El primer factor (F1) explica el 45,15 % de la varianza total, mostrando fuertes cargas factoriales positivas para la clase I (0,779) y clase II (0,816), pero fuertes cargas negativas para la clase V (-0,853). El segundo factor (F2), explica el 34,29 % de la varianza total, teniendo fuerte carga negativa para la clase III (-0,922). Superponiendo la gráfica resultante de los PCA con los modelos demográficos considerados en las distintas áreas geográficas analizadas, observamos una elevada variabilidad en la estructura demográfica de algunas áreas, como por ejemplo en Villuercas, Montes de Toledo y Geres & Xures & Miño (Fig. 8). En cambio, se observaron tendencias generales en otras, como poblaciones envejecidas en el Rif y Canarias,



poblaciones con dominancia de ejemplares de tamaño intermedio en Gredos, o poblaciones formadas por individuos de escaso diámetro en Montseny, centro de Portugal, Montes Vascos y Ancares (Fig. 8).

El 26 % de las poblaciones estudiadas se ajustaron al modelo demográfico ideal de “J invertida” (Modelo F). Por el contrario, el 31 % de ellas fueron poblaciones envejecidas o sin regeneración (Modelos A y B). El modelo D, presente en el 9 % de las poblaciones, reveló un proceso de recuperación tras un impacto o disminución de determinadas agresiones.

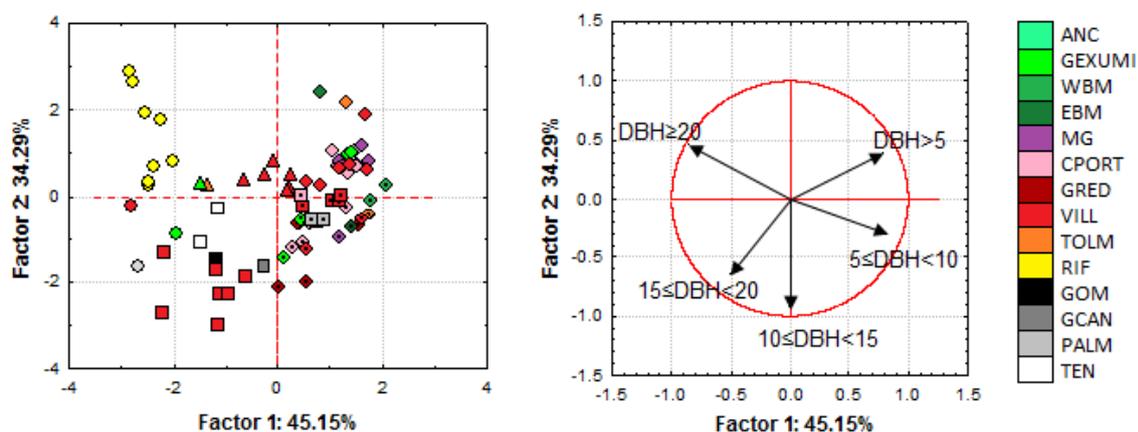


Fig. 8 Diagrama de dispersión de PCA y factores de carga del análisis de la estructura demográfica, definida a través de los modelos demográficos estudiados (Fig. 1), en función de las categorías diamétricas. Las formas representan los tipos de modelos demográficos (círculo = A, cuadrado = B, rombos con punto = C, triángulos = D, los cuadrados con punto = E y los rombos = F). Los colores indican las áreas geográficas. Las abreviaturas de las áreas geográficas quedan explicadas en la Tabla 2.

4. DISCUSIÓN

4.1. Censos poblacionales

En la actualidad son escasos los trabajos que han abordado aspectos demográficos en poblaciones marginales y óptimas de especies leñosas de larga vida (Hampe & Petit, 2005), por lo *P. lusitanica* es de las pocas especies arbóreas para las que se ha realizado un censo mundial. Esto permite conocer con detalle su abundancia, obteniéndose así una información básica y fundamental de la tendencia poblacional en todo su rango de distribución. Se trata de una especie que, pese a su amplio rango geográfico, presenta una distribución muy fragmentada y dispersa, formada por poblaciones que en muchos casos constan de muy pocos individuos. Como consecuencia, el total de individuos de loro es



muy escaso, lo que denota la rareza de la especie (Benabid, 1982; Bramwell & Bramwell, 1990; Borda & Llorente, 1996; Santiago Beltrán, 2001; Capelo, 2004; Schäfer, 2005; Calleja, 2006) y explica el interés por su conservación (Bañadares *et al.*, 2008; Ferreira, 2010). De las 23 áreas geográficas catalogadas, solo el Rif, Centro de Portugal, Villuercas, Geres & Xures & Miño, Montseny & Gillerias y Tenerife, muestran una distribución abundante, albergando a su vez más del 96 % del total de ejemplares censados. Igualmente, son pocas las poblaciones que presentan un tamaño adecuado para evitar problemas como la pérdida de diversidad genética (Glemin *et al.*, 2003) o la acumulación de genes delétereos (Frankham, 2005). Estos hechos podrían conllevar en un futuro un menor crecimiento y reproducción (Oostermeijer, 2000).

4.2. Diferenciación climática óptimo-marginal

El rango global ocupado por el loro puede diferenciarse en dos zonas: la macaronésica, donde las temperaturas presentan escasas variaciones anuales con precipitaciones abundantes, influenciadas por los vientos alisios (p.ej. en Canarias y Madeira), que aportan una precipitación horizontal muy importante (Kämmer, 1974); y las continentales, donde existe una amplitud térmica mayor, con precipitaciones cuantiosas, pero con mayor variabilidad regional. A su vez, esta última zona, ocupada por la subespecie *P. lusitanica* subsp. *lusitanica*, puede ser subdividida en dos regiones: la Mediterránea, con un marcado déficit estival de precipitaciones; y la Eurosiberiana, con menos estacionalidad climática y sin sequía estival. Este trabajo confirma que tanto la región Macaronésica como la Eurosiberiana pueden considerarse áreas climáticamente óptimas (a escalas distintas), al exhibir un clima análogo al que los relictos terciarios disfrutaron durante el Terciario (Fernández-Palacios & Arévalo, 1998; Benito Garzón, 2002; Rodríguez-Sánchez & Arroyo, 2011). Además, parece ser que estas regiones, generalmente asociadas a zonas costeras, han actuado como refugios para especies paleotropicales durante los episodios glaciales del cuaternario (Barrón & Peyrot, 2006; Vargas, 2007; Calleja *et al.*, 2009).



4.3. Evaluación del patrón demográfico óptimo-marginal

Generalmente, los factores climáticos son el principal motor de distribución de especies en un ámbito de estudio amplio (Morin *et al.*, 2007). Asimismo, para una especie concreta, los requerimientos de nicho se cumplen más fácilmente en áreas climáticamente óptimas que en áreas marginales (Kawecki, 2008), por lo que dicha especie debería prosperar mejor y como consecuencia, constituir poblaciones más grandes. Precisamente, las áreas insulares atlánticas, con características climáticas óptimas para el loro, muestran poblaciones compuestas por mayor número de ejemplares que las zonas continentales. A pesar de ello, en estas áreas se observa una importante variabilidad poblacional. Este hecho podría responder a una drástica disminución de la especie en los últimos siglos, tal y como exponen algunos autores, los cuales consideran una mayor distribución pasada en estas zonas macaronésicas (Franco, 1964; Dias *et al.*, 2007). Asimismo, podría plantearse la idea de que el loro ha llegado recientemente a algunas islas atlánticas y por lo tanto no habría tenido tiempo para una colonización exitosa, pero los estudios genéticos muestran un perfil genético en la especie más antiguo en estas áreas (Calleja *et al.*, 2009; García-Verdugo *et al.*, 2013; Calleja *et al.*, en prep.).

Por otro lado, en el límite de su óptimo ecológico, la disponibilidad de enclaves idóneos para el desarrollo del loro es menor, por lo que las poblaciones estarán integradas por pocos individuos (Berger & Walther, 2006). Así, las poblaciones de loro existentes en áreas continentales, adscritas a la subespecie *P. lusitanica* subsp. *lusitanica*, presentan generalmente un menor tamaño poblacional, que en principio respondería a las condiciones desfavorables del clima. Por ello, tal hecho puede responder a la menor proporción de hábitats adecuados disponibles para el loro. Precisamente, las características ambientales subóptimas habrían condicionado a *P. lusitanica* a asentarse en hábitats de ribera (Calleja & Sainz, 2009), bajo situaciones azonales (Anexos 1.5, 1.6, 1.7 y 1.8). Algunos autores han sugerido una compensación climática del loro por un desplazamiento “cuesta abajo” (hacia zonas riparias) de sus ubicaciones (Pulido *et al.*, 2008). Así, *P. lusitanica*, junto con otras especies relictas, habrían quedado relegadas a los fondos de valle, aprovechando la mayor humedad y menor irradiación de estos ambientes (Pulido *et al.*, 2008), satisfaciendo así las necesidades hídricas (Hampe & Arroyo, 2002; Mejías *et al.*, 2002; Calleja, 2006).



A una escala menor, a nivel continental, no se corrobora el patrón esperado óptimo-marginal, al mostrar las poblaciones marginales un mayor número de individuos. Inicialmente, en zonas óptimas, la inexistencia de un déficit hídrico estival conllevaría un aumento en el reclutamiento (Pulido *et al.*, 2008; Capítulo 4), y por ende una mayor proporción de juveniles. Sin embargo, el bajo número de ejemplares adultos detectado en zonas óptimas nos sugiere la influencia de otros aspectos, como por ejemplo su historia bioclimática. Durante el último máximo glacial, zonas que rodean al mar Cantábrico, y que hoy en día se hallarían en situaciones *a priori* óptimas a nivel continental, habrían estado muy influenciadas por el frente polar (Turner & Hannon, 1988). Como consecuencia, la especie probablemente quedó relegada a pequeños refugios a lo largo del litoral atlántico de la Península y del SO de Marruecos (Calleja *et al.*, 2009), a partir de los cuales, se extendería y colonizaría sus ubicaciones actuales durante la mejoría climática holocena. Así, con los resultados de este trabajo, sugerimos que en la región Eurosiberiana se habría producido una colonización menos exitosa que en otras áreas, estando a su vez muy desdibujado el patrón colonizador por el creciente impacto antrópico (Calleja *et al.*, 2009).

Otro aspecto de gran importancia demográfica es el originado por las actividades humanas, debido a que acentúan la destrucción y fragmentación de los hábitats naturales. Desde comienzos del Neolítico, los ecosistemas de la cuenca del Mediterráneo han sufrido importantes alteraciones por las actividades antrópicas, provocando cambios en la dinámica y composición de los bosques, así como reducciones significativas de sus áreas originales (Pons & Suc, 1980). Este hecho ha podido afectar a las poblaciones del loro, que habrían quedado relegadas a zonas inaccesibles, con una presión antrópica menor. Por ejemplo, el mayor tamaño de las poblaciones marroquíes frente a las ibéricas, nos sugiere una menor presión antrópica histórica de las primeras, como consecuencia de una baja densidad humana (Charco, 1999). Este fenómeno habría conllevado una mejor conservación de las poblaciones en Marruecos (Anexo 1.10), patrón que se podría invertir en un futuro por la creciente deforestación en estas áreas (Benabid, 2000). Por otra parte, en zonas insulares atlánticas, las alteraciones antrópicas habrían ejercido una notable modificación de los hábitats del loro. El inicio de estas perturbaciones, posteriores a las efectuadas en zonas continentales, se habría establecido hace unos 2000-3000 años en Canarias (Rando *et al.*, 1999) o a partir del siglo XV en Azores y Madeira (Dias *et al.*, 2007). En este contexto, la elevada variabilidad demográfica de estas áreas insulares podría



responder a las diferentes prácticas ejercidas por las diversas sociedades colonizadoras, lo que nos sugieren presiones diferenciales sobre los ecosistemas originales afectando por lo tanto a los patrones de distribución de *P. lusitanica*.

Finalmente, y tal y como hemos comentado anteriormente, la distribución actual del loro puede responder a diferentes causas, tanto naturales como antrópicas. Todo ello hace que las características en todo su ámbito geográfico puedan resumirse en una elevada fragmentación y dispersión de poblaciones, las cuales suelen estar formadas por pocos individuos. Las consecuencias de dicha fragmentación pueden ser diversas, aunque inicialmente podría reducir los tamaños de los parches, aumentado 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), más aún en poblaciones marginales, proclives a la extinción local (González-Megías *et al.*, 2005).

4.4. Regeneración sexual y estructura demográfica. Evaluación del patrón óptimo-marginal

El crecimiento o disminución de una población está determinado por sus tasas vitales, es decir, el nacimiento, crecimiento y muerte. Por ello, para la persistencia de una especie vegetal es necesario, entre otros aspectos, su regeneración a través de las vías de reproducción (sexual y vegetativa). Precisamente, los índices de regeneración sexual muestran patrones sencillos de la dinámica demográfica poblacional. Nosotros estudiamos dichas tasas en todo el ámbito geográfico ocupado por *P. lusitanica*, de modo que hemos obtenido una valiosa información sobre la viabilidad de las poblaciones. A grandes rasgos, un atributo común en la especie son los bajos índices de regeneración sexual observados, que en principio pueden derivar de la limitación causada, entre otros factores, por su carácter relictivo (Calleja, 2006). Una consecuencia directa del bajo reclutamiento por vía sexual sería la disminución del tamaño poblacional, debido a la falta de renovación de los adultos reproductivos. A pesar de ello, este hecho estaría atenuado en *P. lusitanica* como consecuencia de su elevada capacidad de reproducción vegetativa (Muñoz & Calleja, 2013; Capítulo 5). Conjuntamente, sobresale una elevada variabilidad en los índices de



regeneración, incluso a nivel de área geográfica, por lo que dichas tasas no deben responder únicamente a dicho carácter relicto. Por ello, hay que tener en cuenta otros factores, tanto abióticos como bióticos. En el primer caso, resaltan las limitaciones predispersivas y posdispersivas, causadas por los condicionantes lumínicos e hídricos (Pulido *et al.*, 2008; Capítulo 4). En relación a los factores bióticos, fenómenos como la erosión genética y depresión endogámica, causados por la baja variabilidad genética de la especie (García-Verdugo *et al.*, 2013), podrían reducir la calidad y cantidad de semillas viables (Vucetich & Waite, 2003). Igualmente, el comportamiento de los frugívoros (Capítulo 3) o la depredación post-dispersiva (Hampe & Arroyo, 2002), también podrían ejercer una notable influencia en el reclutamiento sexual.

Asimismo, este trabajo muestra una disminución significativa en los índices de regeneración sexual cuando se incrementan los niveles de intensidad de perturbación, tal y como apuntaban estudios realizados en un encuadre geográfico menor, circunscrito a la Península Ibérica (Calleja & Sainz, 2009). Y es que algunas perturbaciones, como por ejemplo el ramoneo por ungulados domésticos o salvajes, pueden conllevar una notable disminución en el reclutamiento (Charco, 2002), más aún en los ámbitos riparios (Hampe & Arroyo, 2002), donde generalmente vive el loro y que atraen a los herbívoros en verano (Calleja, 2006).

A nivel global, los índices de regeneración sexual detectados en zonas óptimas en principio deberían exhibir mayores valores que las áreas marginales, donde las características climáticas no idóneas estarían limitando la floración, producción de semillas, germinación y supervivencia (Jordano *et al.*, 2004; Calleja, 2006). Pero este trabajo ha mostrado la inexistencia de este patrón, lo que inicialmente sugiere una baja dependencia climática global. En este contexto, nosotros solo hemos detectado un aumento del índice de regeneración sexual en las áreas más cálidas y altitudinalmente bajas (Factor_2). Asimismo, las zonas más norteñas, donde además no existe un déficit estival (Factor_3), muestran índices de regeneración sexual mayores. Conjuntamente, la gran variabilidad en los índices de regeneración observados, y que ya habían sido informados anteriormente en el ámbito de la Península Ibérica (Calleja, 2006), sugiere una importante transcendencia de los fenómenos a escala local. Así, los bajos índices de regeneración sexual encontrados en la región Macaronésica podrían responder a ciertas condiciones



climáticas específicas. Precisamente, los bosques de laurisilva (Anexo 1.3), formación vegetal donde participa *P. lusitanica* en estas áreas óptimas, están muy influenciados por los vientos alisios, que producen un elevado número de días nublados o con nieblas (Kämmer, 1974), y por ende, una menor radiación incidente sobre el dosel arbóreo. Este fenómeno conllevará una importante limitación en la reproducción sexual, al presentar los árboles menor floración, polinización y maduración de frutos (Kato & Hiura, 1999). Conjuntamente, las bajas luminosidades del interior de la laurisilva (Morales *et al.*, 2005), actuarán como condicionantes post-dispersivos, produciendo limitaciones en el reclutamiento como consecuencia de la baja tolerancia a la intensa sombra de las plántulas de loro (Pulido *et al.*, 2008). Como consecuencia, la regeneración sexual en esta zona óptima estaría limitada por la falta de luz, hecho que es habitual en los bosques lauroides perennes subtropicales y templados (Valladares *et al.*, 2005; Arrieta & Suárez, 2006).

A menor escala, situándonos en el ámbito continental, el cumplimiento del patrón propuesto óptimo-marginal se asociaría al incremento del reclutamiento en áreas con mayores precipitaciones estivales, tal y como se ha comentado anteriormente. Así, los bajos valores en los índices de regeneración sexual en zonas marginales se deberían a la marcada estacionalidad en las precipitaciones, con un importante déficit estival que determinará los patrones de humedad del suelo, limitando con ello el reclutamiento del loro (Pulido *et al.*, 2008), tal y como sucede con otras especies leñosas en ámbitos mediterráneos (Hampe & Arroyo, 2002; Arrieta & Suárez, 2006).

Al analizar los modelos demográficos, *P. lusitanica* presenta gran variabilidad geográfica. Este hecho ya se había puesto de manifiesto a escala de la Península Ibérica (Calleja, 2006). De forma general, señalamos la escasez de poblaciones que presentan una estructura demográfica ideal (“J” invertida), que evidencian una elevada regeneración (Hett & Loucks, 1976). Igualmente, destacan las poblaciones dominadas por ejemplares senescentes. Este hecho estaría acorde con los bajos índices de regeneración de la mayoría de las poblaciones de loro y que han sido descritos en este trabajo, lo que manifestaría el escaso reclutamiento por vía sexual. Por ello, la escasa importancia de los ejemplares jóvenes frente a los adultos es un fenómeno que denota la limitada regeneración en especies que se localizan en su límite ecológico o de distribución (Mejías *et al.*, 2002; Hampe, 2005), pero este trabajo ha mostrado que también puede extenderse a zonas a



priori óptimas, abarcando así la totalidad del rango. Además, el predominio de las clases adultas podría ser consecuencia de la competencia intraespecífica (Silvertown & Charlesworth, 2001), por lo que *P. lusitanica* podría destinar más recursos a la vía vegetativa para asegurarse de esta forma su permanencia (Capítulo 5), conllevando así un mayor número de ejemplares adultos. 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 (Capítulo 5). Conjuntamente, la estructura poblacional también puede estar afectada por las perturbaciones, ya sean históricas o actuales. Las primeras evidenciarían una falta de ejemplares de tamaños intermedios, mientras que las últimas limitarían la regeneración propiciando un dominio de ejemplares senescentes (por ejemplo las poblaciones marroquíes).

5. CONCLUSIONES

Este estudio muestra un análisis demográfico y ecológico de todas las poblaciones conocidas de *P. lusitanica*, además de evaluar la dinámica poblacional actual de la especie. Se ha puesto de manifiesto la elevada fragmentación de las poblaciones y el escaso número de ejemplares que constituyen los enclaves de loro, características comunes en todo su ámbito de distribución. Son escasas las poblaciones bien estructuradas, predominando poblaciones senescentes. Los índices de regeneración son generalmente bajos, lo que manifiesta el bajo reclutamiento, acentuado por la sequía estival. Además, dichas tasas son muy variables entre poblaciones, lo que nos hace pensar en la transcendencia de fenómenos a escala local. Asimismo, la interacción con determinadas perturbaciones produce una reducción significativa de los índices de regeneración sexual.

El patrón esperable entre zonas climáticamente óptimas y marginales, solo es aplicable a nivel global para los tamaños poblacionales, y a nivel continental para los índices de regeneración sexual. En conjunto, se ha puesto de manifiesto la utilidad de realizar análisis demográficos y de dinámica poblacional en ámbitos geográficos más amplios, teniendo en cuenta las perturbaciones humanas, con el fin de explicar las características funcionales que nos facilitarán resultados útiles para emplearlos en el diseño e implantación de planes de gestión y recuperación de estas especies raras y relictas.



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). Estamos muy agradecidos a A. Pérez, A. Mateos, E. Juárez, D. Abel, R. Sanz, A. Redouan, L. Estrela, F. Figueiredo, F. Fernandes, J. J. Goncalves y E. Días por la ayuda prestada en campo o en la localización de poblaciones. 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.



BIBLIOGRAFÍA

- Arrieta, S. & Suárez, F., 2006. Marginal holly (*Ilex aquifolium* L.) populations in Mediterranean central Spain are constrained by a low-seedling recruitment. *Flora*, **201**, 152-160.
- Bañadares, A., Blanca, G., Güelmes, J., Moreno, J.C. & Ortiz, S., 2008. *Atlas y Libro Rojo de la Flora Vasculare Amenazada de España*. Dirección General de Medio Natural y Política Forestal (Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino). Sociedad Española de Biología de la Conservación de Plantas, Madrid.
- Bañares, A., Blanca, G., Güelmes, J., Moreno, J.C. & Ortiz, S., 2004. *Atlas y Libro Rojo de la flora vascular amenazada de España*, 2ª edn. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- 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.
- Barrón, E., Rivas-Carballo, R., Postigo-Mijarra, J.M., Alcalde-Olivares, C., Vieira, M., Castro, L., Pais, J. & Valle-Hernández, M., 2010. The Cenozoic vegetation of the Iberian Peninsula: A synthesis. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **162**, 382-402.
- Benabid, A., 1982. *Etudes phytoécologiques, biogéographiques et dynamique des associations-et séries silviques du Rif occidental (Maroc)*. Memoria de Tesis Doctoral, Universidad de Aix-Marseille III, Marsella.
- Benabid, A., 2000. *Flore et écosystèmes du Maroc: évaluation et préservation de la biodiversité*. Ibis Press Paris, FR.
- Benito Garzón, M., 2002. *Potencialidad y conservación del elemento Paleotropical lauroide en la Península Ibérica. Predicciones mediante redes neuronales artificiales en el entorno de un sistema de información geográfica*. Memoria de Tesis Doctoral, Universidad Autónoma de Madrid, Madrid.
- Berger, S. & Walther, G.R., 2006. Distribution of evergreen broad-leaved woody species in Insubria in relation to bedrock and precipitation. *Botanica Helvetica*, **116**, 65-77.
- Borda, N. & Llorente, J.J., 1996. Mapa 732 *Prunus lusitanica* L. Asientos para un Atlas Corológico de la Flora Occidental, 24 (ed. por J. Fernández Casas), pp. 181-183. Fontqueria 44.
- Bramwell, D. & Bramwell, Z., 1990. *Flores Silvestres de las Islas Canarias*. Rueda.
- Brown, J.H., 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist*, **124**, 255-279
- 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. & Sainz, H., 2009. Análisis e interpretación geobotánica de la estructura y composición florística de las loreras ibéricas. *Ecología*, **22**, 45-71.
- 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.
- Capelo, J., 2004. A paisagem vegetal da Ilha da Madeira. *Quercetea* **6**, 3-200.
- Coyne, J.A. & Orr, H.A., 2004. *Speciation*, Sunderland, Massachusetts.
- Charco, J., 1999. *El bosque mediterráneo en el norte de Africa: biodiversidad y lucha contra la desertificación*. Agencia Española de Cooperación Internacional, Madrid.
- Charco, J., 2002. Una introducción al estudio de la velocidad de regeneración natural del bosque mediterráneo y de los factores antropozoógenos que la condicionan. *La regeneración natural del bosque mediterráneo en la península Ibérica* (ed. por J. Charco García), pp. 115-152. ARBA & Ministerio de Medio Ambiente, Ciudad Real.
- Dias, E., Elias, R., Melo, C. & Mendes, C., 2007. A chegada dos portugueses às ilhas - o antes e o depois: Açores. *Arvores y florestas de Portugal. Açores e Madeira. A floresta das ilhas* (ed. por J. Sande-Silva), pp. 137-164. Público e Fundação Luso Americana.
- Ehrendorfer, F., 1979. *Reproductive Biology in Island Plants*, D. Bramwell edn. Academic Press, London.
- 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.
- Ferreira, R.A., 2010. Estatuto de Conservação das Plantas Vasculares Endémicas dos Açores Segundo os Critérios da IUCN: Implicações ao Nível do Ordenamento do Território e do Planeamento Ambiental. *Mestrado em Ordenamento do Território e Planeamento Ambiental* (ed. por E. Días,



- L.F. Silva y J.J. Monteiro-Moura). Universidad dos Açores. Departamento de Biología. Secção de Geografia.
- 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.
- Glemin, S., Ronfort, J. & Bataillon, T., 2003. Patterns of inbreeding depression and architecture of the load in subdivided populations. *Genetics*, **165**, 2193-2212.
- González-Megías, A., Gómez, J.M. & Sánchez-Piñero, F., 2005. Regional dynamics of a patchily distributed herbivore along an altitudinal gradient. *Ecological Entomology*, **30**, 706-713.
- Hampe, A., 2005. Fecundity limits in *Frangula alnus* (*Rhamnaceae*) relict populations at the species' southern range margin. *Oecologia*, **143**, 377-386.
- Hampe, A. & Arroyo, J., 2002. Recruitment and regeneration in populations of an endangered South Iberian Tertiary relict tree. *Biological Conservation*, **107**, 263-271.
- Hampe, A. & Petit, R.J., 2005. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters*, **8**, 461-467.
- Hett, J.M. & Loucks, O.L., 1976. Age structure models of balsam fir and eastern hemlock. *Journal of Ecology*, **64**, 1029-1044.
- Hoffmann, A.A. & Blows, M.W., 1994. Species borders: ecological and evolutionary perspectives. *Trends in Ecology & Evolution*, **9**, 223-227.
- Jordano, P., Pulido, F.J., Arroyo, J., García-Castaño, J.L. & García-Fayos, P., 2004. Procesos de limitación demográfica. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante* (ed. por F. Valladares), pp. 229-248. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- 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.
- Lenoir, J. & Svenning, J.C., 2013. Geographic and Global Issues: Latitudinal and Elevational Range Shifts under Contemporary Climate Change. *Encyclopedia of Biodiversity* (ed. por S. Levin), pp. 599-611. Waltham, MA: Academic Press.
- Leuschner, C., Köckemann, B. & Buschmann, H., 2009. Abundance, niche breadth, and niche occupation of Central European tree species in the centre and at the margin of their distribution range. *Forest Ecology and Management*, **258**, 1248-1259.
- 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., 1991. Palaeofloristic changes in Europe and the confirmation of the arctotertiary palaeotropical geofloral concept. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **68**, 29-36.
- Maschinski, J., Baggs, J.E., Quintana-Ascencio, P.E. & Menges, E.S., 2006. Using population viability analysis to predict the effects of climate change on the extinction risk of an endangered limestone endemic shrub, Arizona cliffrose. *Conservation Biology*, **20**, 218-228.
- Mejías, J.A., Arroyo, J. & Ojeda, F., 2002. Reproductive ecology of *Rhododendron ponticum* (*Ericaceae*) in relict Mediterranean populations. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **140**, 297-311.
- Mejías, J.A., Arroyo, J. & Marañón, T., 2007. Ecology and biogeography of plant communities associated with the post Plio-Pleistocene relict *Rhododendron ponticum* subsp. *baeticum* in southern Spain. *Journal of Biogeography*, **34**, 456-472.
- 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., Manzaneque, 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.
- Morales, D., González-Rodríguez, A.M., Peters, J., Luís-Díaz, V.C. & Jiménez, M.S., 2005. Ecofisiología de los bosques de laurisilva y pinar de Tenerife. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales*, **20**, 25-35.



- Morin, X., Augspurger, C. & Chuine, I., 2007. Process-based modeling of species' distributions: what limits temperate tree species' range boundaries? *Ecology*, **88**, 2280-91.
- 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.
- Murphy, H.T., VanDerWal, J. & Lovett-Doust, J., 2006. Distribution of abundance across the range in eastern North American trees. *Global Ecology and Biogeography*, **15**, 63-71.
- 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.
- Petit, R.J., Hampe, A. & Cheddadi, R., 2005. Climate changes and tree phylogeography in the Mediterranean. *Taxon*, **54**, 877-885.
- Pignatti, S., 1978. Evolutionary trends in Mediterranean flora and vegetation. *Vegetatio*, **37**, 175-185.
- Pons, A. & Suc, J.P., 1980. Les témoignages de structures de végétation Méditerranéennes dan le passé antérieur à l'action de l'home. *Naturae Monspeliensis*, 69-78.
- 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.
- Rando, J.C., Cabrera, V.M., Larruga, J.M., Hernandez, M., Gonzalez, A.M., Pinto, F. & Bandelt, H.J., 1999. Phylogeographic patterns of mtDNA reflecting the colonization of the Canary Islands. *Annual of Human Genetics*, **63**, 413-428.
- Rodríguez-Sánchez, F. & Arroyo, J., 2011. Cenozoic climate changes and the demise of Tethyan laurel forests : lessons for the future from an integrative reconstruction of the past. *Climate Change, Ecology and Systematics* (ed. por T.R. Hodkinson, M.B. Jones, S. Waldren y J.A.N. Parnell). Cambridge University Press, Cambridge.
- Sagarin, R.D., Gaines, S.D. & Gaylord, B., 2006. Moving beyond assumptions to understand abundance distributions across the ranges of species. *Trends in Ecology and Evolution*, **21**, 524-530.
- Santiago Beltrán, R., 2001. *Prunus lusitanica* L. en la Península Ibérica. Memoria de Tesis Doctoral, Universidad Politécnica de Madrid, Madrid.
- Santos, A., 1990. *Bosques de laurisilva en la región Macaronésica*. Council of Europe, Estrasburgo.
- Schäfer, H., 2005. Endemic vascular plants of the Azores: an updated list. *Hoppea* **66**, 275-283.
- Schemske, D.W., Husband, B.C., Ruckelshaus, M.H., Goodwillie, C., Parker, I. & Bishop, J.G., 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology*, **75**, 584-606.
- Silvertown, J. & Charlesworth, B., 2001. *Plant Population Biology*, 4 edn. Blackwell Science, Oxford.
- Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C., Erasmus, B.F.N., de Siqueira, M.F., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., van Jaarsveld, A.S., Midgley, G.F., Miles, L., Ortega-Huerta, M.A., Peterson, A.T., Phillips, O.L. & Williams, S.E., 2004. Extinction risk from climate change. *Nature*, **427**, 145-148.
- Turner, C. & Hannon, G.E., 1988. Vegetational evidence for Late Quaternary climatic changes in Southwest Europe in relation to the influence of the North-Atlantic Ocean. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **318**, 451-485.
- UICN, 2001. *Categorías y criterios de la Lista Roja de la UICN, Versión 3.1*. Comisión de Supervivencia de Especies de la UICN, Gland, Suiza.
- Valladares, F., Arrieta, S., Aranda, I., Lorenzo, D., Sanchez-Gomez, D., Tena, D., Suarez, F. & Pardos, J.A., 2005. Shade tolerance, photoinhibition sensitivity and phenotypic plasticity of *Ilex aquifolium* in continental Mediterranean sites. *Tree Physiology*, **25**, 1041-1052.
- Vargas, P., 2007. Are Macaronesian islands refugia of relict plant lineages?: a molecular survey. *Phylogeography of Southern European Refugia* (ed. por S. Weiss y N. Ferrand), pp. 297-314. Springer Netherlands.
- Vucetich, J.A. & Waite, T.A., 2003. Spatial patterns of demography and genetic processes across the species' range: Null hypotheses for landscape conservation genetics. *Conservation Genetics*, **4**, 639-645.
- Yakimowski, S.B. & Eckert, C.G., 2007. Threatened peripheral populations in context: geographical variation in population frequency and size and sexual reproduction in a clonal woody shrub. *Conservation Biology*, **21**, 811-822.
- 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.

CAPÍTULO

3



Variación geográfica en la dispersión de semillas por aves frugívoras en poblaciones mediterráneas de *Prunus lusitanica* L.



ÍNDICE

RESUMEN	65
1. INTRODODUCCIÓN	66
2. MATERIAL Y MÉTODOS	68
3. RESULTADOS	73
4. DISCUSIÓN	80
5. CONCLUSIONES	87
AGRADECIMIENTOS	87
BIBLIOGRAFÍA	88



RESUMEN

La dispersión de las semillas es un proceso complejo en el cual las interacciones con los frugívoros son cruciales para la dinámica y la regeneración de las especies vegetales. Este proceso puede adquirir mayor relevancia en ambientes marginales. Además, en especies relictas, es necesario conocer la eficacia de la comunidad frugívora actual ya que el contingente inicial de dispersores puede haber sufrido cambios históricos. En este trabajo se investigó la interacción de las aves con los frutos de *Prunus lusitanica* L., relicto subtropical de origen terciario. Durante tres años, se estudió la composición de la comunidad frugívora y su eficacia en la dispersión de semillas en seis poblaciones marginales repartidas por Marruecos y la Península Ibérica. Se cuantificó la ingestión y daño de frutos, la duración de las visitas, el microhábitat de destino de las semillas y la distancia del árbol focal al posadero. Se registraron 23 especies de aves, de las que 12 actuaron como dispersores de semillas. La comunidad frugívora fue similar en ambas zonas geográficas, detectándose diez especies en cada región. No obstante, el 96 % de las ingestas de fruto las realizan solo cuatro especies, sobresaliendo *Turdus viscivorus* L. en Marruecos y *Sylvia atricapilla* L., *T. merula* L., y *T. philomelos* C.L.Brehm en la Península Ibérica. Los representantes del género *Turdus* destacaron por su mayor número de ingestas, por pasar más tiempo sobre el árbol focal y por seleccionar los posaderos más alejados. En cambio, *S. atricapilla* presentó mayor frecuencia de vuelo hacia hábitats favorables realizando a su vez vuelos más cortos. Además, se observaron diferencias regionales en el número de frutos ingeridos por visita y en los tiempos de permanencia de los frugívoros. Las probabilidades de dispersión de semillas variaron entre especies frugívoras y entre regiones geográficas, presentándose mayores valores en la Península Ibérica. En definitiva, las poblaciones de *P. lusitanica* de diferentes regiones geográficas están interactuando en la actualidad con diferentes dispersores, que difieren en su eficiencia tanto cualitativa como cuantitativa.



1. INTRODUCCIÓN

La dispersión de semillas es un proceso clave en el ciclo vital de las plantas. Se define como el movimiento de semillas lejos de la planta madre (Nathan & Muller-Landau, 2000) e influye decisivamente en la dinámica de las poblaciones de plantas. Contribuye a la instalación de nuevos individuos (Howe & Smallwood, 1982), facilita la colonización de nuevos hábitats, permite el escape de la depredación (Janzen, 1971) o el flujo de genes (Levin & Kerster, 1974). Todo ello, a su vez, conlleva implicaciones para la sucesión, la regeneración y la conservación (Wang & Smith, 2002). Para poder comprender correctamente las consecuencias demográficas de la dispersión de semillas es esencial la obtención de datos de las etapas críticas y los procesos ecológicos que participan desde la reproducción de las plantas madre hasta la madurez reproductiva de los nuevos adultos (Schupp & Fuentes, 1995). Debido a la complejidad de evaluación de todos los procesos que concurren, los estudios de dispersión de semillas se han limitado generalmente a analizar ciertas etapas del proceso global (Godínez-Álvarez & Jordano, 2007).

La mayoría de las plantas son dispersadas por múltiples agentes (Harper, 1977), entre los que sobresale las aves frugívoras (Van Der Pijl, 1982). Se denominan "frugívoros" a los animales que se alimentan de frutos, y que actúan como agentes de dispersión cuando mueven los propágulos o semillas lejos de las plantas parentales, con lo que contribuyen a la dinámica espacial de las poblaciones (Jordano & Godoy, 2002). Las aves pueden actuar en dos sentidos, movilizandose semillas sin dañarlas, denominándose dispersores "legítimos", o destruyendo frutos, con lo que no dispersan semillas, denominándose en este caso "frugívoros ilegítimos" o "frugívoros depredadores" (*sensu* Herrera, 2000). La contribución que cada frugívoro ejerce sobre la dispersión se evalúa a través del beneficio del dispersor respecto a la reproducción de las plantas. Su eficacia depende de la cantidad de semillas manipuladas, y del tratamiento que se le da durante el proceso de dispersión (Schupp, 1993). Generalmente presenta dos componentes: uno cuantitativo, definido por las frecuencias de visitas de los frugívoros, duración de éstas, la tasa de alimentación, la manipulación que se ejerce sobre el fruto o el procesamiento que realizan sobre las semillas (Schupp, 1993); y otro componente cualitativo, relacionado con la idoneidad del hábitat donde se depositan las semillas (Jordano *et al.*, 2007). Por ello, el comportamiento frugívoro influye notablemente en el reclutamiento de nuevas plantas



(Jordano & Godoy, 2002), más aún en ambientes marginales, donde los requerimientos ambientales son muy específicos.

Hasta ahora pocos trabajos se han centrado en evaluar la comunidad frugívora y su eficacia en especies relictas terciarias, donde parte del contingente inicial de dispersores puede que actualmente ya no exista (Hampe, 2003). Asociados a los eventos de extinción y contracción de dicha flora paleotropical (Mijarra *et al.*, 2009), las comunidades dispersoras de este tipo de vegetación sufrieron igualmente drásticos cambios (Blondel & Mourer-Chauvire, 1998). Hoy en día se cree que solo una pequeña parte de estos dispersores han sobrevivido en algunas islas atlánticas (Cramp, 1985; González *et al.*, 2009). Entre estas especies sobresalen algunas palomas endémicas (*Columba trocaz* Keineken, *C. bollii* Godman y *C. junonie* Hartert), cuya distribución en la actualidad se ciñe a pequeñas áreas de Canarias y Madeira (Cramp, 1985; Martín *et al.*, 2000). Concretamente, estas aves son uno de los principales dispersores de semillas de la laurisilva (Martín *et al.*, 2000), formación vegetal compuesta por un elevado número de relictos paleotropicales (de Nascimento *et al.*, 2009), interpretada como arquetipo paisajístico del Terciario (Calleja, 2006; Calleja *et al.*, 2009). En este contexto, la comunidad de dispersores de plantas terciarias refugiadas en zonas mediterráneas habría quedado desocupada o sustituida por otras especies frugívoras, lo que llevaría a la creación de nuevas relaciones entre animal-planta (Hampe, 2003). Por ello, el primer paso hacia la comprensión de la dispersión de semillas en estos relictos paleotropicales, es la evaluación de la eficacia de la dispersión de semillas por los frugívoros (Jordano & Godoy, 2002; Wang & Smith, 2002).

La abundancia y diversidad de la comunidad frugívora puede ser muy sensible a las características del hábitat (Herrera, 1995). Asimismo, para una especie concreta, pueden existir modificaciones en su comportamiento dependiendo del contexto ambiental donde resida (Jordano *et al.*, 2004). Por ello, en zonas geográficas con escenarios ambientales diferentes, puede que la diversidad de frugívoros y el comportamiento de estos varíe, afectando con ello a la dispersión de semillas (Bleher & Böhning-Gaese, 2001).

Apoyándonos en lo explicado anteriormente, este trabajo trata de integrar todas las etapas del proceso de dispersión de semillas de *Prunus lusitanica* L, un relicto considerado superviviente de los bosques de niebla lauroides que poblaron las montañas de la Cuenca Mediterránea durante el Terciario (Calleja & Sainz, 2009). Para ello, se estudió la avifauna



dispersora de seis poblaciones englobadas en dos regiones geográficas distintas (Península Ibérica y Marruecos). Se presupone que en estas zonas la mayor parte de las especies que componían la comunidad frugívora original de estos relictos terciarios se ha podido extinguir (Hampe, 2003), por lo que el objetivo central de este estudio fue conocer y evaluar la eficacia del cortejo frugívoro actual en *P. lusitanica*, así como las posibles variaciones regionales. Por otra parte, las poblaciones estudiadas se ubican en ámbitos marginales (Capítulo 2), por lo que el éxito de reclutamiento de *P. lusitanica* va a requerir de condiciones muy específicas, generalmente asociadas a hábitats con alta disponibilidad de agua edáfica (Pulido *et al.*, 2008; Capítulo 4). Por ello, se estudió el comportamiento de frugívoros desde que el fruto es eliminado del árbol hasta el depósito de la semilla en los diferentes parches de hábitat (Anexo 1.9), analizando la probabilidad de remoción de semillas de cada ave frugívora, la probabilidad de que una semilla se deposite eficientemente en un microhábitat adecuado donde puede germinar y la probabilidad de dispersión de semillas. Finalmente, se intentará responder a las siguientes cuestiones: a) ¿es similar la composición de la comunidad frugívora en las dos regiones?; b) ¿cómo afecta a la dispersión de semillas el comportamiento de las principales aves frugívoras?; c) ¿existen diferencias geográficas en el comportamiento para una misma especie frugívora?; d) ¿muestran los frugívoros diferentes probabilidades de dispersión de semillas? y e) ¿existen variaciones regionales en la probabilidad de dispersión de semillas?.

2. MATERIAL Y MÉTODOS

2.1. *Especie y área de estudio*

P. lusitanica o loro, es un árbol perennifloio lauroide que alcanza los 15 metros de altura. Ocupa enclaves edáfica y climáticamente húmedos, en el Mediterráneo occidental y en algunos archipiélagos atlánticos (Franco, 1964; Capítulo 2). Se distinguen tres subespecies en función de variantes morfológicas (Franco, 1964). A pesar de no existir registro fósil, existen muchas evidencias que indican que la especie es un relictos terciario (Calleja & Sainz, 2009). La subespecie *P. lusitanica* subsp. *lusitanica* se localiza principalmente en zonas de ribera de áreas montañosas continentales, a altitudes que oscilan entre los 50 a los 2000 msnm. Los árboles presentan flores pequeñas, dispuestas en



racimos de longitud variable, que se desarrollan entre marzo y julio. El fruto es una pequeña drupa negra monosperma, de 8 a 13 milímetros de diámetro, cuya dispersión tiene lugar fundamentalmente por endozoocoria (Calleja, 2006), siendo las aves los principales vectores de dispersión (Anexo 1.9). Los frutos maduran desde septiembre hasta enero, aunque en estudios realizados en poblaciones ibéricas de loro se ha comprobado que el pico de maduración tiene lugar desde el mes de octubre hasta principios de noviembre (Calleja, 2006), al igual que ocurre en las poblaciones marroquíes (obs. pers.). El periodo de maduración de frutos es muy dilatado si lo comparamos con otras plantas productoras de frutos carnosos existentes en regiones templadas (Calleja, 2006), pero es similar al de especies paleomediterráneas y tropicales (Herrera, 1984; Jordano, 2000).

Tabla 1. Características generales de las seis poblaciones de *Prunus lusitanica* estudiadas.

Región	Población	Coordenadas (WGS84)	Altitud (m)	Precipitación anual (mm)	Temperatura media anual (°C)	Tamaño población (adultos de <i>P. lusitanica</i>)
PENÍNSULA IBÉRICA	Salóbriga	39° 35' 02'' N / 5° 22' 14'' O	890	876	13,3	213
	Mesto	39° 35' 08'' N / 5° 19' 43'' O	890	913	12,6	1.197
	Arbillas	40° 10' 15'' N / 5° 09' 02'' O	460	1.347	14,1	131
MARRUECOS	Ramla	35° 14' 06'' N / 5° 24' 38'' O	1.020	2.194	14,2	1.519
	Tafaifra	35° 14' 58'' N / 5° 25' 30'' O	1.160	2.190	12,5	417
	Moulay	35° 16' 21'' N / 5° 28' 38'' O	1.090	2.049	13,4	2.138

El estudio se llevo a cabo en seis poblaciones de *P. lusitanica* subsp. *lusitanica* (Tabla 1), localizadas en dos regiones geográficas diferentes (Fig. 1): Península Ibérica (macizos montañosos de Gredos y Villuercas, provincias de Ávila y Cáceres, centro-oeste de España) y Península del Rif (Jebel Bouhassim, región de Tánger-Tetuán, norte de Marruecos). Todas se ubican en ambientes marginales bajo clima mediterráneo con sequía estival (Capítulo 2), ocupando orillas de arroyos y barrancos muy húmedos (Anexos 1.5 y 1.7; Calleja, 2006). Sin embargo, los mosaicos paisajísticos de estas regiones difieren. Así, en la Península Ibérica, *P. lusitanica* se ubica en riberas constituyendo pequeños rodales bajo el dosel de bosques de *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. Las formaciones vegetales colindantes están compuestas por bosques de *Quercus pyrenaica* Willd., *Q. suber* L. y *Arbutus unedo* L., en zonas de ladera. En esta región la cobertura de arbustos es elevada y está dominada por jaras (*Cistus* spp.), brezos (*Erica* spp.) y leñosas espinosas (*Rubus* spp.,



Rosa spp. y *Crataegus monogyna* Jacq.) (Anexos 1.5 y 1.6). Las poblaciones marroquíes forman rodales monoespecíficos de gran extensión asociados a fondos de vaguada (Anexos 1.7 y 1.8). Éstos contactan con formaciones forestales de *Q. canariensis* Willd., *Q. suber*, *A. unedo*, y con repoblaciones de *Pinus radiata* D. Don. En esta región, debido al sobrepastoreo, la cobertura de arbustos es muy baja, y solo abundan las jaras (Anexo 1.11).

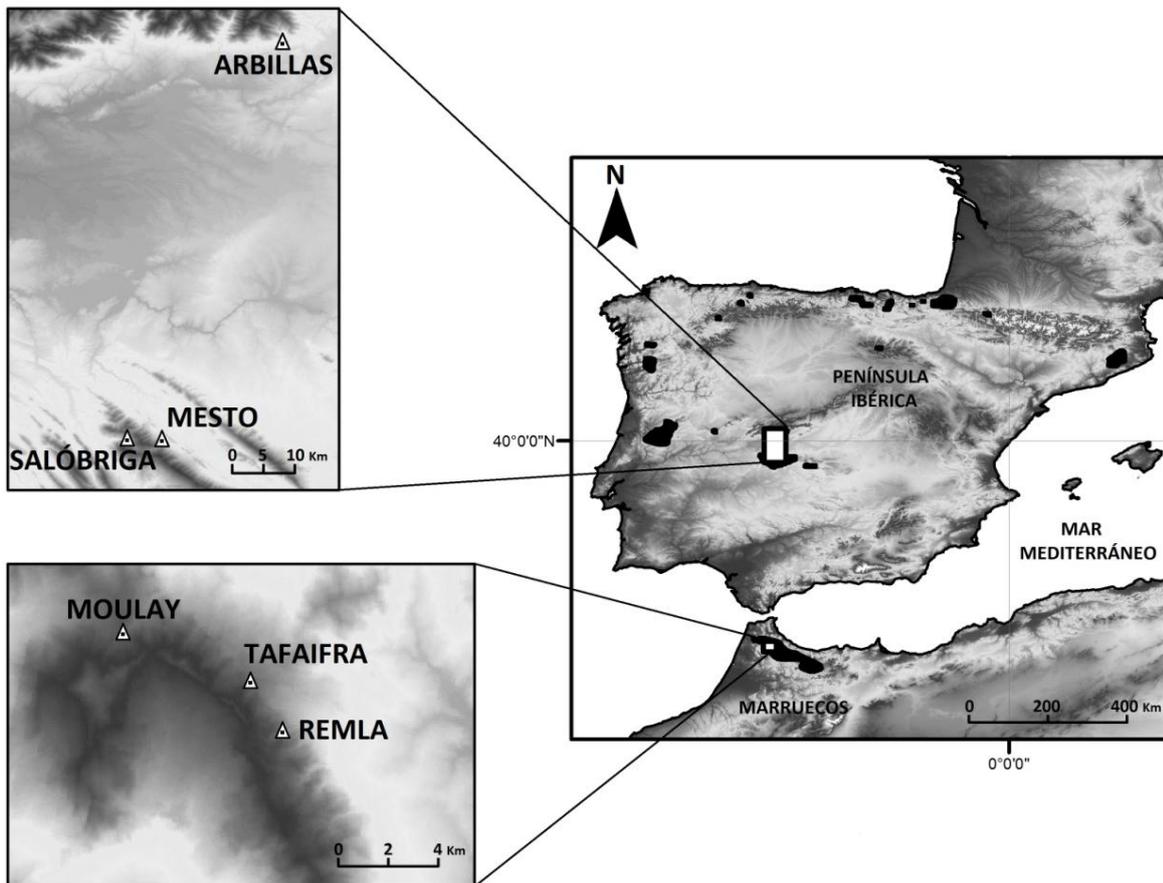


Fig. 1. Localización de las seis poblaciones de *Prunus lusitanica* estudiadas. El recuadro de la derecha muestra la ubicación general de las dos regiones geográficas analizadas, y el de la izquierda representan las poblaciones de estudio por región geográfica. Las áreas en negro indican zonas con presencia de *P. lusitanica*.

2.2. Observación de aves

En cada población se seleccionaron al azar entre 10 y 15 árboles adultos con frutos maduros como árboles focales para realizar las observaciones de las aves en 2008, 2009 y 2010. En total se realizaron aproximadamente unas 350 horas de observaciones. La periodicidad de los observaciones de aves fue quincenal, ajustada a la época de fructificación observada en las poblaciones de *P. lusitanica* (septiembre-diciembre). Los



avistamientos de las aves se tomaron mayoritariamente en los picos de máxima actividad de los pájaros (primera hora de la mañana y última hora de la tarde). Las observaciones se realizaron con binoculares desde lugares ocultos para evitar molestias a las aves y a una distancia entre 20 y 50 metros de los árboles focales. Las variables estudiadas fueron la frecuencia de visitas por especie, el comportamiento del ave en el árbol (consumo, daño por caída del fruto en la manipulación u otro tipo de conducta), el tiempo de permanencia en el árbol focal y el número de frutos ingeridos y/o dañados en cada visita. También se anotó el microhábitat de destino o posadero y la distancia recorrida por el ave. Dicha distancia de vuelo desde la planta materna hasta el lugar de depósito de la semilla se categorizó en función de los intervalos: 0 a <30, 30 a <100 y ≥ 100 m, correspondientes con eventos de corta, intermedia o larga distancia respectivamente (Jordano & Schupp, 2000). Como el reclutamiento de *P. lusitanica* requiere de una elevada y constante humedad edáfica (Pulido *et al.*, 2008; Capítulo 4), el microhábitat de destino se clasificó en: “favorable” (parche en el que existe una humedad edáfica elevada como orillas de arroyos y manantiales) y “desfavorable” (parche caracterizado por no poseer humedad edáfica constante). Además, la presencia de loro en el dosel del parche puede suponer una limitación para la regeneración por competencia y no conllevar la colonización de nuevos lugares para la especie. Por ello, el microhábitat favorable se subdividió a su vez en “favorable con *Prunus*” y “favorable sin *Prunus*”, dependiendo si presentan o no loros en su dosel respectivamente.

2.3. Probabilidad de dispersión de semillas

Según la definición de Godínez-Álvarez y Jordano (2007), se estimaron dos componentes del proceso: (i) la probabilidad de remoción de semillas en función del frugívoro consumidor (es decir, la proporción relativa del producto de la frecuencia de visitas por el número de frutos movilizados lejos del árbol focal) y (ii) y la probabilidad de depósito de la semilla a un hábitat determinado (es decir, la proporción de vuelos a un parche específico).

En nuestro estudio definiremos la probabilidad de dispersión de semillas como la probabilidad de que un ave frugívora manipule correctamente los frutos de la planta madre



y los deposita en un parche determinado. Así, las estimaciones anteriormente calculadas se incorporan a la fórmula de probabilidad de dispersión de semillas (SDP) (modificada de Godínez-Álvarez & Jordano 2007):

$$SDP = \sum_{s=x}^x [P_s \cdot \sum_{m=y}^y (D_{sm})]$$

donde, P_s es la probabilidad de remoción de semillas por el frugívoro s , D_{sm} es la probabilidad de que las semillas se depositen en el parche o microhábitat m por el frugívoro s , y es el número total de parches donde las semillas se depositan y x es el número total de frugívoros.

Así, hemos definido dos tipos de probabilidad de dispersión de semillas, SDP_f , donde se tiene en cuenta tanto los microhábitats favorables como los parches donde las plántulas pueden germinar con éxito y sobrevivir, y SDP_{fp} , donde solo se tiene en cuenta el microhábitat favorable sin *Prunus*, ya que este parche puede conllevar la ocupación de nuevos territorios.

2.4. Análisis de datos

Se calculó la riqueza y abundancia de especies de aves y el índice de diversidad de Shannon ($H' = -\sum_{i=1}^n [p_i \cdot \ln(p_i)]$), donde p_i es la proporción de cada especie de frugívoro en cada región geográfica). Empleamos un ANOVA de medidas repetidas para estudiar el efecto del año y la región geográfica sobre los índices de Shannon. Los valores de la variable respuesta medidos en cada población de estudio en 2008, 2009 y 2010 se incluyeron como medidas repetidas y la región fue el factor principal.

Para evaluar el efecto de las aves en la cantidad de frutos ingeridos se efectuó un GLM con diseño de ANOVA factorial donde las variables explicativas fueron especie, la región geográfica, la población y año de muestreo y la variable dependiente fue la cantidad de frutos ingerida por cada especie en cada visita.

Centrándonos en las principales especies frugívoras detectadas, se utilizó un GLM con un diseño de ANOVA factorial para analizar si la especie de ave frugívora ejerce un efecto diferencial sobre el número de ingestas de fruto por visita, la tasa de ingesta de



frutos por minuto, la distancia de vuelo al posadero y la duración de cada visita. Las diferencias entre especies fueron evaluadas con pruebas post-hoc LSD de Fisher.

Para evaluar el efecto de la especie frugívora sobre el microhábitat de destino (favorable - no favorable), se usaron los Modelos Lineales Generalizados (GLZ) asumiendo distribución binomial y función de enlace “logit”. Aquellas especies principales observadas en las dos regiones geográficas fueron analizadas para estudiar la posible variabilidad regional (Marruecos-Península Ibérica) de las variables anteriores (número de ingestas de fruto por visita, tasa de ingesta de fruto por minuto, distancia de vuelo al posadero y duración de cada visita). Para ello, se utilizaron análisis paramétricos (test de la *t* de Student) y no paramétricos (test de la *U* de Mann-Whitney). Para estudiar la variabilidad regional en el microhábitat de destino, se utilizó un GLZ, asumiendo distribución binomial y función de enlace logit.

Cuando fue necesario, se transformaron los datos utilizados para algunas variables que presentaban desviación de la normalidad a través de diferentes procedimientos (Box-Cox y logaritmo). Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa STATISTICA (versión 7.0, 2010).

3. RESULTADOS

3.1. Composición de la avifauna

Se registró un total de 1.504 visitas pertenecientes a 23 especies de aves (Tabla 2). De todas ellas, solo 12 especies han ingerido frutos de loro (Tabla 2), comportándose como dispersores legítimos. No se observaron especies depredadoras de frutos. La mayor riqueza se registró en Marruecos, con 20 especies, frente a las 13 detectadas en la Península Ibérica (Tabla 2). No obstante, la riqueza de frugívoros fue similar en ambas regiones, con 10 especies observadas en cada una. La mayoría de las visitas realizadas por los frugívoros presentaron ingestión de frutos (84,3 % en Marruecos y 77,6% en Península Ibérica), dominando (en más de un 96 %) cuatro especies: tres túrdidos (*Turdus viscivorus* L., *T. philomelos* C.L.Brehm y *T. merula* L.) y un sílvido (*Sylvia atricapilla* L). Su importancia cuantitativa y su estatus es variable en las dos regiones consideradas (Tabla 2). En



Marruecos sobresale *T. viscivorus* y secundariamente *T. merula*, *T. philomelos* y *S. atricapilla*, mientras que en la Península Ibérica, resalta *S. atricapilla*, y en menor medida *T. philomelos* y *T. merula* (Tabla 2). Destaca la ausencia de *T. viscivorus* en el cortejo dispersor de la Península Ibérica.

De forma general, el índice de diversidad de Shannon para especies frugívoras fue de 1,21 en Marruecos y 1,40 en la Península Ibérica. En cambio, el promedio para las poblaciones marroquíes fue mayor ($1,10 \pm 0,35$) que para las ibéricas ($0,80 \pm 0,53$), lo que denota la elevada variabilidad inter-poblacional. Los resultados del ANOVA de medidas repetidas no mostraron diferencias significativas para la región geográfica ($F = 2,53$, g.l = 1, $p = 0,187$) ni para su interacción con los años ($F = 0,41$, g.l = 1, $p = 0,675$).

Tabla 2. Aves visitantes de *Prunus lusitanica* en las poblaciones estudiadas. Se muestra el número de observaciones totales, el número de visitas con ingesta de fruto y el número de visitas con daño del fruto en cada región geográfica (Marruecos y Península Ibérica). El estatus de las aves en cada una de las dos regiones se agrupa en tres categorías y se señala en mayúsculas el predominante en el periodo de maduración de los frutos de loro (I/i = invernante; P/p = en paso por migración posnupcial hacia el sur; S/s = sedentario).

Familia	Especie	Estatus	MARRUECOS			PENÍNSULA IBÉRICA			
			Total visitas	Nº visitas ingesta	Nº visitas daño	Estatus	Total visitas	Nº visitas ingesta	Nº visitas daño
Turdidae	<i>Turdus viscivorus</i>	I, s	624	600	3	i, p, s	0	0	0
	<i>Turdus merula</i>	S, i	125	100	3	i, p, S	98	75	1
	<i>Turdus philomelos</i>	I, p	41	36	0	i, P	68	66	0
	<i>Turdus iliacus</i>	I	1	1	0	I, P	7	7	0
	<i>Turdus torquatus</i>	I, p	0	0	0	i, P	3	3	0
Troglodytidae	<i>Troglodytes troglodytes</i>	S	1	0	0	S	0	0	0
Sylviidae	<i>Sylvia atricapilla</i>	I, p, s	46	31	3	i, P, s	295	254	18
	<i>Regulus ignicapillus</i>	S	6	0	0	S	1	0	0
	<i>Sylvia borin</i>	P	0	0	0	P	11	9	2
Sittidae	<i>Sitta europaea</i>	S	1	0	0	S	0	0	0
Picidae	<i>Dendrocopos major</i>	S	1	0	0	S	0	0	0
	<i>Picus vaillanti</i>	S	1	0	0	-	-	-	-
Phylloscopidae	<i>Phylloscopus collybita</i>	I	3	0	0	I, P	1	0	0
Paridae	<i>Cyanistes caeruleus</i>	S	32	6	3	S	6	0	2
	<i>Parus major</i>	S	30	8	4	S	13	0	1
Muscicapidae	<i>Erithacus rubecula</i>	I, p, s	13	0	0	I, P, s	38	5	0
	<i>Ficedula hypoleuca</i>	P	4	0	0	P	0	0	0
	<i>Muscicapa striata</i>	P	0	0	0	P	3	0	0
Fringillidae	<i>Fringilla coelebs</i>	I, S	9	1	0	I, S	0	0	0
	<i>Serinus serinus</i>	S	6	0	0	S	0	0	0
	<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	S	2	0	0	S	0	0	0
Corvidae	<i>Garrulus glandarius</i>	S	10	2	0	S	1	0	0
Columbidae	<i>Columba palumbus</i>	I, p, S	3	0	0	I, p, S	0	0	0
TOTAL			959	785	16		545	419	24

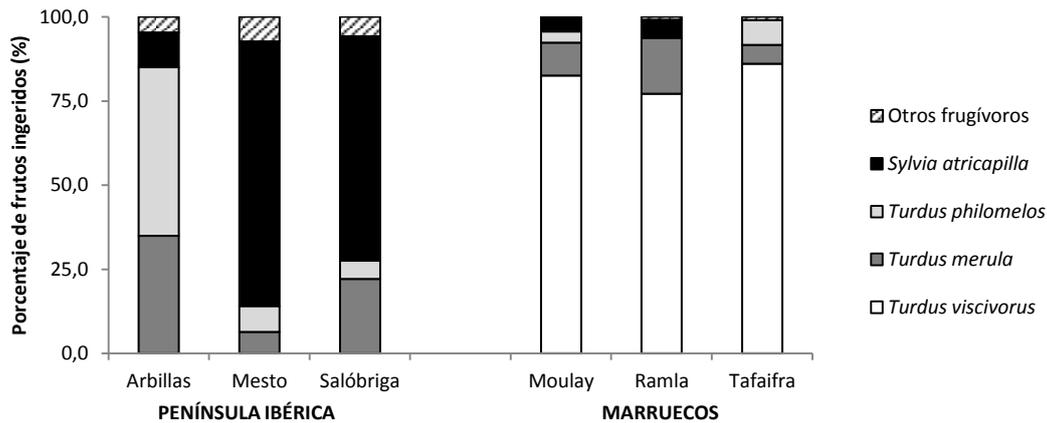


Fig. 2. Importancia relativa de los frugívoros sobre las ingestas de frutos de *Prunus lusitanica* en las poblaciones estudiadas.

3.2. Comportamiento de los frugívoros

El 98,6 % de frutos totales manejados por los frugívoros en las visitas fueron ingeridos. *T. viscivorus* fue la especie que mayor cantidad de frutos consumió en Marruecos, mientras que en la Península Ibérica las ingestas fueron realizadas principalmente por *T. philomelos*, *T. merula* y *S. atricapilla* (Fig. 2). La cantidad de frutos ingeridos por visita varió significativamente en función del frugívoro consumidor ($F = 15,26$, g.l. = 10, $p < 0,001$), la población de estudio ($F = 19,88$, g.l. = 4, $p < 0,001$) y el año de muestreo ($F = 9,05$ g.l. = 2, $p < 0,001$). No se observaron diferencias regionales ($F = 2,81$, g.l. = 1, $p = 0,094$), aunque la interacción año x región sí mostró un efecto significativo ($F = 11,27$, g.l. = 2, $p < 0,001$). Los frutos dañados fueron escasos, presentándose solo en el 0,9 % de las manipulaciones de Marruecos y en el 2,7 % de la Península Ibérica, originándolos mayoritariamente *S. atricapilla* (49,2 %), y en menor medida *T. viscivorus*, *Cyanistes caeruleus* L., *Parus major* L., *T. merula* y *S. borin* Boddaert (Tabla 2).

Agrupando las dos regiones, el comportamiento de los principales frugívoros varió, detectándose ingestas de fruto por visita y tasas de ingesta por minuto estadísticamente diferentes ($F = 148,94$, g.l. = 3, $p < 0,001$; $F = 14,01$, g.l. = 3, $p < 0,001$, respectivamente). *S. atricapilla* fue la especie que menor número de frutos ingirió (tanto por visita como por minuto), presentando los túrdidos mayores valores (Fig. 3). El número de frutos dañados en las visitas fue muy bajo y estadísticamente variable en función de la especie frugívora ($H = 38,66$, g.l. = 3, $p < 0,001$), destacando *S. atricapilla* (Fig. 3). Igualmente, el tiempo de



permanencia en el árbol focal difirió significativamente en función de la especie frugívora ($F = 44,61$, g.l. = 3, $p < 0,001$), siendo *S. atricapilla* el ave que menor tiempo de duración de la visita presenta (Fig. 3).

De forma general, los vuelos de los principales frugívoros fueron mayoritariamente realizados a distancias cortas ($92,95 \pm 6,24$ %) y en mucha menor medida a distancias intermedias y largas ($5,78 \pm 4,38$ y $1,28 \pm 1,94$ %, respectivamente). Sin embargo, la distancia de vuelo desde el árbol focal hasta el microhábitat de destino varió significativamente entre especies ($F = 67,55$, g.l. = 3, $p < 0,001$). *S. atricapilla* fue la especie que presentó mayores frecuencias de vuelo a distancias cortas, mientras que *T. viscivorus* y *T. philomelos* fueron los únicos frugívoros que realizaron vuelos esporádicos a larga distancia (Fig. 4).

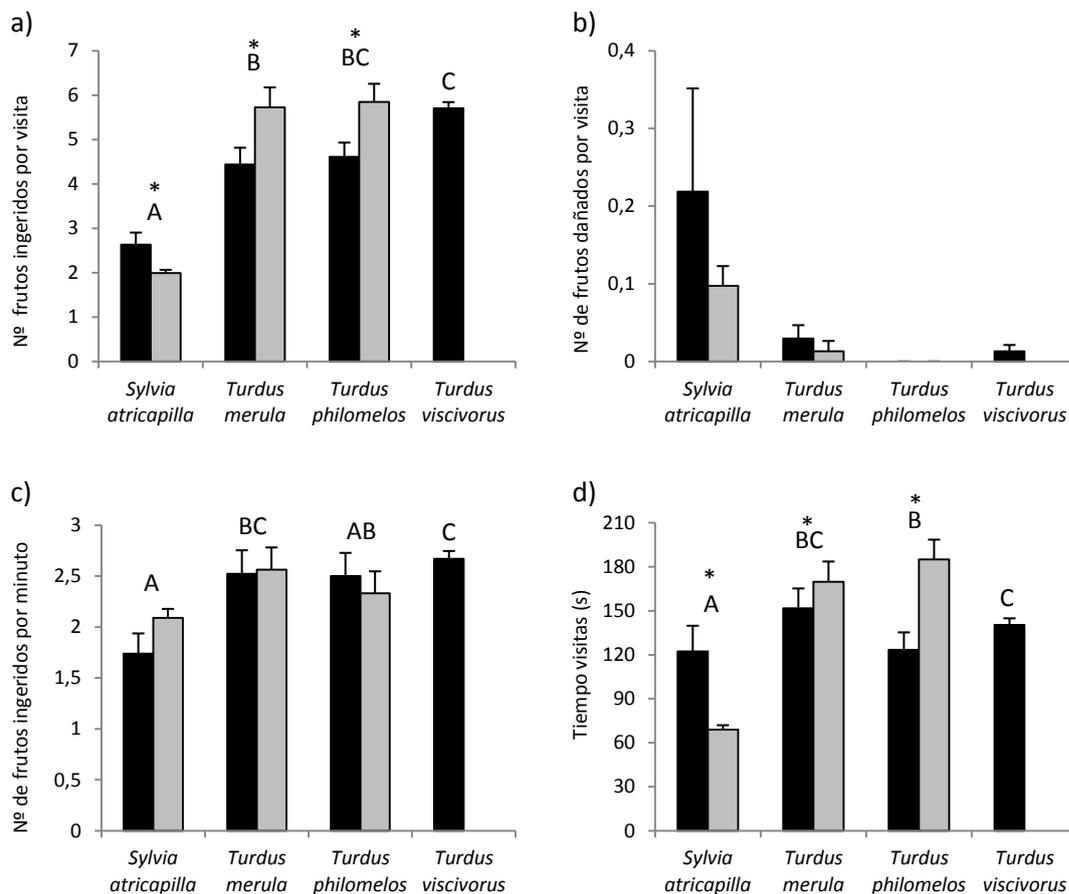


Fig. 3. Media y error estándar del número de frutos ingeridos por visita (a), el número de frutos dañados por visita (b), la tasa de frutos ingeridos por minuto (c) y el tiempo de cada visita (d) de los principales frugívoros detectados en las dos regiones estudiadas de *Prunus lusitanica* (Marruecos en negro y Península Ibérica en gris). Letras diferentes sobre las barras indican diferencias estadísticamente significativas ($p < 0,05$) entre frugívoros. Asteriscos sobre las barras indican diferencias estadísticamente significativas ($p < 0,05$) entre regiones.

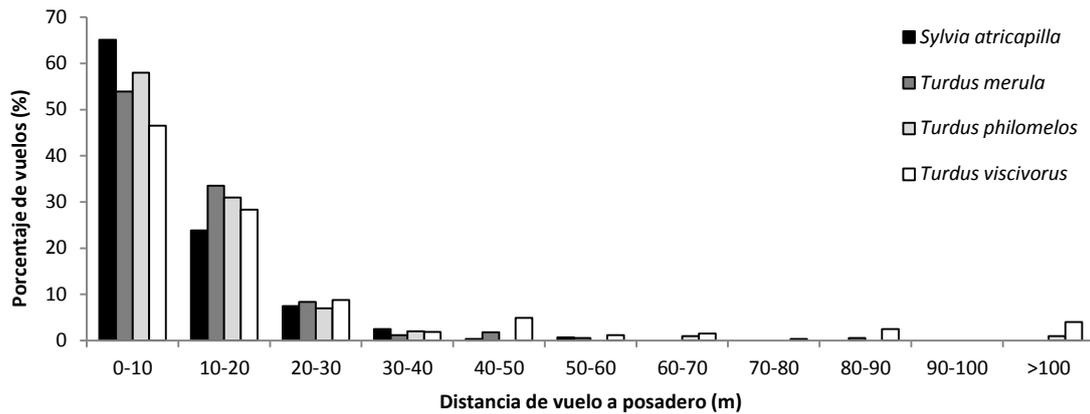


Fig. 4. Distribución de frecuencia de vuelos de las principales especies frugívoras en función de la distancia entre el árbol focal y el microhábitat de destino. No se muestra diferenciación regional al no existir variabilidad entre regiones geográficas.

El microhábitat de destino varió significativamente en función de la especie frugívora (Wald = 27,13, g.l. = 3, $p < 0,001$). En este sentido, *T. viscivorus* fue el frugívoro que mayor porcentaje de vuelos realizó hacia microhábitats desfavorables, mientras que *S. atricapilla* utilizó mayoritariamente posaderos favorables (Fig. 5).

Se han observado algunas variaciones regionales en el comportamiento de los principales frugívoros (Tabla 3). *T. merula* y *T. philomelos* consumieron más frutos por visita en la Península Ibérica, permaneciendo igualmente más tiempo sobre el árbol focal en esta región (Fig. 3). Por el contrario, *S. atricapilla* ingirió mayores cantidades de frutos por visita en Marruecos invirtiendo más tiempo en estas visitas (Fig. 3). En estas tres especies de frugívoros, tanto las tasas de ingestión por minuto, como el microhábitat de destino y la distancia de vuelo a este no difirieron entre regiones (Tabla 3, Fig. 3). Sin embargo, se detectó una significancia marginal ($p = 0,054$; Tabla 3) del número de ingestas por minuto en *S. atricapilla*, mostrando una mayor tasa en la Península Ibérica (Fig. 3).

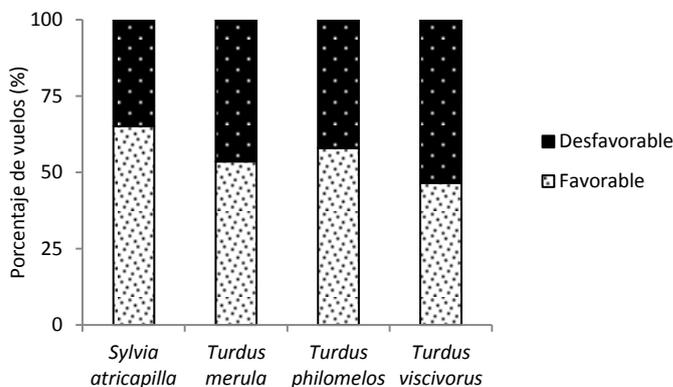


Fig. 5. Frecuencia de vuelos hacia microhábitats favorables y no favorables de los principales frugívoros observados en las poblaciones de estudio de *Prunus lusitanica*. No se muestra diferenciación regional al no existir variabilidad entre regiones geográficas.



Tabla 3. Resultados de las pruebas de Wald, t de Student y U de Mann-Witney para el análisis del efecto de la región geográfica (Marruecos – Península Ibérica) sobre las variables analizadas del comportamiento de los frugívoros.

	<i>Turdus merula</i>		<i>Turdus philomelos</i>		<i>Sylvia atricapilla</i>	
	Estadístico	p	Estadístico	p	Estadístico	p
Frutos ingeridos por visita	t = - 2,18	0,031	t = -2,179	0,032	t = 2,39	0,017
Frutos ingeridos por minuto	t = - 0,16	0,870	t = 0,99	0,327	t = 1,93	0,054
Distancia de vuelo a posadero	U = 3238,50	0,643	U = 1062,50	0,520	U = 3453,00	0,458
Duración de la visita	U = 2807,50	0,007	t = -2,84	0,005	t = 3,45	0,001
Microhábitat de destino	W = 1,27	0,270	W = 1,01	0,315	W = 0,34	0,558

3.3. Probabilidad de dispersión de semillas

Las aves que presentaron mayor tasa de remoción de semillas fueron *T. viscivorus*, seguido de *S. atricapilla* y *T. merula*. El primer frugívoro destacó en Marruecos, mientras que el segundo lo hizo en la Península Ibérica (Tabla 4).

Al considerar el efecto conjunto de los dispersores, se observó que la probabilidad de dispersión de semillas fue moderadamente mayor en la Península Ibérica que en Marruecos, tanto en la probabilidad de dispersión hacia microhábitats favorables como en microhábitats favorables sin *Prunus* (Tabla 5). A nivel global, los frugívoros que presentaron mayor probabilidad de dispersión de semillas hacia microhábitats favorables fueron *T. viscivorus* y *S. atricapilla* y, en menor medida, *T. merula* y *T. philomelos* (Tabla 5). En las poblaciones ibéricas destacaron *S. atricapilla*, *T. merula* y *T. philomelos* y en las poblaciones marroquíes sobresalió *T. viscivorus* y en menor medida *T. merula* (Tabla 5). En todas estas especies, los valores de dispersión de semillas hacia hábitats favorables sin *Prunus* fueron ligeramente más bajos, excepto para *S. atricapilla*, *T. merula* y *T. philomelos* en Marruecos, donde este descenso fue más acusado (Tabla 5). Los demás frugívoros presentaron valores muy bajos, debido a los escasos vuelos y los pocos frutos manejados correctamente.

Asimismo, se observó la existencia de aves (como por ejemplo *Parus major* y *S. borin*), que a pesar de presentar muy bajas probabilidades de remoción, mostraron altas probabilidades de depósito, tanto en microhábitats favorables como en favorables sin *Prunus* (Tabla 4).



Tabla 4. Probabilidad de remoción de semillas (*Ps*), probabilidad de depósito de semillas en hábitats favorables con *Prunus* (*Dsm_f*) y probabilidad de depósito de semillas en hábitats favorables sin *Prunus* (*Dsm_fp*) de las aves frugívoras observadas en las poblaciones de *Prunus lusitanica*.

Especies	MARRUECOS Y PENÍNSULA IBÉRICA			MARRUECOS			PENÍNSULA IBÉRICA		
	Dsm_f	Dsm_fp	Ps	Dsm_f	Dsm_fp	Ps	Dsm_f	Dsm_fp	Ps
<i>Erithacus rubecula</i>	0,400	0,400	0,036	-	-	-	0,400	0,400	0,075
<i>Fringilla coelebs</i>	0,000	0,000	0,006	0,000	0,000	0,010	-	-	-
<i>Garrulus glandarius</i>	0,000	0,000	0,008	0,000	0,000	0,011	-	-	-
<i>Cyanistes caeruleus</i>	0,333	0,333	0,008	0,333	0,333	0,014	-	-	-
<i>Parus major</i>	0,875	0,750	0,020	0,875	0,750	0,025	-	-	-
<i>Sylvia atricapilla</i>	0,651	0,475	0,230	0,655	0,310	0,048	0,651	0,494	0,558
<i>Sylvia borin</i>	0,778	0,556	0,006	-	-	-	0,778	0,556	0,018
<i>Turdus iliacus</i>	0,500	0,500	0,006	0,000	0,000	0,001	0,600	0,600	0,014
<i>Turdus merula</i>	0,530	0,271	0,158	0,510	0,112	0,140	0,559	0,500	0,194
<i>Turdus philomelos</i>	0,580	0,480	0,078	0,500	0,250	0,046	0,625	0,609	0,135
<i>Turdus torquatus</i>	0,333	0,000	0,002	-	-	-	0,333	0,000	0,006
<i>Turdus viscivorus</i>	0,465	0,415	0,442	0,465	0,415	0,704	-	-	-
Total		1,000				1,000			1,000

Tabla 5. Probabilidad de dispersión de cada ave frugívora observada en las poblaciones de *Prunus lusitanica*. *SDP_fs* es la probabilidad de dispersión calculada a partir de *Dsm_f* (probabilidad de depósito de semillas en hábitats favorables); *SDP_fps* es la probabilidad de dispersión calculada a partir de *Dsm_fp* (probabilidad de depósito de semillas en hábitats favorables sin *Prunus*).

Especies	MARRUECOS Y PENÍNSULA IBÉRICA		MARRUECOS		PENÍNSULA IBÉRICA	
	SDP_fs	SDP_fps	SDP_fs	SDP_fps	SDP_fs	SDP_fps
<i>Erithacus rubecula</i>	0,015	0,015	-	-	0,030	0,030
<i>Fringilla coelebs</i>	0,000	0,000	0,000	0,000	-	-
<i>Garrulus glandarius</i>	0,000	0,000	0,000	0,000	-	-
<i>Cyanistes caeruleus</i>	0,003	0,003	0,005	0,005	-	-
<i>Parus major</i>	0,017	0,015	0,022	0,019	-	-
<i>Sylvia atricapilla</i>	0,149	0,109	0,031	0,015	0,363	0,275
<i>Sylvia borin</i>	0,005	0,004	-	-	0,014	0,010
<i>Turdus iliacus</i>	0,003	0,003	0,000	0,000	0,008	0,008
<i>Turdus merula</i>	0,084	0,043	0,071	0,016	0,108	0,097
<i>Turdus philomelos</i>	0,045	0,037	0,023	0,012	0,084	0,082
<i>Turdus torquatus</i>	0,001	0,000	-	-	0,002	0,000
<i>Turdus viscivorus</i>	0,206	0,184	0,328	0,292	-	-
Total	0,527	0,411	0,480	0,358	0,610	0,503



4. DISCUSIÓN

4.1. *Comunidad de frugívoros*

El cortejo frugívoro dispersor detectado durante tres años en seis poblaciones de *P. lusitanica*, consta de 12 especies de aves. Todos los frugívoros que interaccionan con el loro se comportan como dispersores legítimos. Existen muy pocas observaciones con manipulaciones incorrectas en los frutos. Más del 96 % de las ingestas fueron llevadas a cabo por tan solo cuatro especies (*T. viscivorus*, *T. merula*, *S. atricapilla* y *T. philomelos*). Los tres primeros residen habitualmente en las poblaciones de *P. lusitanica*, aumentando sus efectivos durante la migración o la invernada. *T. philomelos* aparece durante el otoño, prologándose su estancia durante el invierno (Santos, 1982). Durante los meses de septiembre-octubre se incorpora el contingente migrador de *T. viscivorus* a las poblaciones locales. La ausencia de este frugívoro en la Península Ibérica es destacable, ya que es el principal frugívoro observado en Marruecos. Por ello, y a pese a que la época de maduración de *P. lusitanica* en la Península Ibérica y Marruecos es similar, la presencia de *T. viscivorus* en las poblaciones marroquíes nos sugiere una dispersión más temprana en esta región. No obstante, estudios anteriores realizados en poblaciones ibéricas, han informado de la participación puntual de este ave en el cortejo frugívoro del loro (Calleja, 2006).

Existe gran variabilidad inter-anual e inter-poblacional en el cortejo frugívoro, que en principio respondería a condiciones del entorno diferentes, lo que determinarían una avifauna frugívora distinta (Gutián *et al.*, 1992; Herrera, 1995), más aún para especies migradoras, cuyo carácter oportunista les lleva a permanecer más tiempo en lugares con una alta disponibilidad de frutos (Verdú & García-Fayos, 1994). Las poblaciones de *P. lusitanica* estudiadas presentan una distribución agregada circunscrita a cauces permanentes de agua de zonas montañosas (Calleja & Sainz, 2009), por lo que pueden pasar inadvertidas para ciertos bandos de aves migradoras. Además, estas poblaciones se localizan en robledales o quejigares en zonas de media montaña (Benabid, 1982; Calleja, 2006), por lo que se espera que la abundancia y riqueza de frugívoros sea menor (Tellería *et al.*, 2005), debido a la mayor hostilidad climática y a la menor oferta de frutos con respecto a hábitats de zonas bajas y termófilas (Herrera, 1995). Las diferencias regionales observadas en la abundancia de aves probablemente respondan a una mayor oferta de



frutos y una mayor detectabilidad en Marruecos, donde las poblaciones estudiadas presentan mayor número de ejemplares de loro, agrupándose a su vez en grandes rodales (Anexo 1.10, Capítulo 2). Asimismo, la irregularidad anual en la fructificación de las poblaciones de *P. lusitanica* podría explicar parte de la variabilidad frugívora detectada (Calleja, 2006). Otro aspecto a considerar es la sincronía fenológica entre el periodo de maduración de frutos con picos de abundancia de aves migradoras e invernantes (Herrera, 2000). En este sentido, el contingente de zorzales que invernán en las zonas de estudio llegan fundamentalmente a finales del mes de noviembre y diciembre (Santos & Cantos, 1985), cuando apenas quedan frutos de loro maduros. Además, las inclemencias climáticas pueden llegar a tener efectos muy notorios en la dispersión de semillas, acelerando o retrasando la migración, o actuando directamente sobre los árboles de *P. lusitanica*. Se ha observado que precipitaciones muy intensas pueden provocar la caída repentina de la mayor parte de la cosecha anual de frutos disponible para los frugívoros (obs. pers.). Por ello, y tal y como se ha comentado anteriormente, debido a la dispersión más temprana que *T. viscivorus* puede realizar en Marruecos, se evitaría que la gran parte de la cosecha de frutos de loro se trunque por las intensas precipitaciones otoñales.

Como hemos visto, las poblaciones de *P. lusitanica* presentan una comunidad frugívora pobre en especies, hecho que ya había sido observado con anterioridad en la Península Ibérica (Calleja, 2006). El predominio de pocas especies dispersoras es un hecho común en ambientes mediterráneos y tropicales (Herrera, 1984; Herrera *et al.*, 1994; Hampe, 2003). Sin embargo, algunos géneros de especies paleomediterráneas de frutos carnosos existentes en la cuenca del Mediterráneo (*Pistacea*, *Myrtus*, *Arbutus*, *Smilax*, *Jasminum*, etc.), presentan cortejos frugívoros más variados (Herrera, 2000). En cambio, para otros relictos terciarios ribereños, se ha informado de comunidades frugívoras similares, como es el caso de *Frangula alnus* subsp. *baetica* (Rev. & Willk.) Rivas Goday (Hampe, 2001), e incluso más pobres, como en *Laurus nobilis* L. (Hampe, 2003). Como regla general, plantas con frutos grandes, como *L. nobilis*, presentarán un cortejo dispersor más escaso que aquellas especies vegetales que producen frutos con diámetro menores (Herrera, 1984; Wheelwright, 1985), como es el caso de *F. alnus*. Así, la frugivoría sobre los frutos de *P. lusitanica* puede excluir del cortejo dispersor a aves de pequeño tamaño (Calleja, 2006), ya que existirá una limitación en la ingestión de frutos debido a que la apertura bucal de estos frugívoros es menor que el diámetro de los frutos (Jordano &



Schupp, 2000; Alcántara & Rey, 2003). Asimismo, en las dos regiones estudiadas destaca la ausencia en la comunidad dispersora de medianas o grandes aves frugívoras como *Cyanopica cyanus* Bonaparte o *Columba palumbus* L. respectivamente, o la escasa participación de *Garrulus glandarius* L. en la dispersión de frutos. Estas dos últimas aves, con mayor anchura bucal, probablemente opten por consumir frutos más grandes, que les aportan mayor masa nutricional a menor coste, como pueden ser las bellotas, las cuales abundan en los bosques circundantes (obs. pers.).

Paralelamente, se tiene constancia que los valores nutritivos de los frutos o la presencia de metabolitos secundarios en éstos pueden condicionar las interacciones planta-animal (Cipollini & Levey, 1997; Tewksbury, 2002). En la actualidad no se tienen datos acerca de la composición nutritiva de los frutos de loro. Sin embargo, *P. lusitanica*, al igual que otros laurelcerezos, presenta la capacidad de sintetizar compuestos cianogénicos (prunasina y amigdalina), que pueden generar subproductos altamente tóxicos (Santamour, 1998). En el género *Prunus*, la amigdalina se concentra fundamentalmente en las semillas, mientras que la prunasina probablemente se encuentra distribuida por toda la planta (Santamour, 1998). Por ello, estas sustancias puede ejercer un efecto disuasorio a ciertas aves (Herrera, 2002) o modificar ciertos comportamientos alimentarios, de forma que los frugívoros seleccionen árboles con frutos más maduros debido a que la concentración de estos metabolitos generalmente disminuye con la maduración (Herrera, 2004).

Un escaso cortejo frugívoro puede tener una serie de implicaciones ecológicas y evolutivas. En principio, comunidades frugívoras pobres en especies pueden afectar negativamente a la dispersión de semillas y en consecuencia, al reclutamiento (Santos & Tellería, 1994; Hampe, 2003). Además, estas especies con cortejos empobrecidos, son mucho más sensibles a la supresión o disminución de algún frugívoro, debido a la falta de sustitutos que puedan remplazar su lugar (Howe, 1984). Estos hechos, son aún más destacables en especies con elevados requerimientos en el reclutamiento, como es el caso de *P. lusitanica* (Pulido *et al.*, 2008; Capítulo 4). Por ello, su exiguo cortejo dispersor podría ejercer un efecto negativo en la dispersión, al disminuir la probabilidad de depósito de semillas en los parches adecuados (Santos & Tellería, 1994; Bleher & Böhning-Gaese, 2001; García *et al.*, 2001).



Otro hecho a considerar son las posibles modificaciones en la distribución y en los movimientos de los frugívoros migradores generados por factores externos. En este sentido, las poblaciones centrales europeas de *S. atricapilla*, uno de los principales dispersores de *P. lusitanica*, muestran una tendencia cada vez mayor a ubicar sus lugares de invernada en zonas de Gran Bretaña, en lugar de la cuenca del Mediterráneo (Berthold *et al.*, 1992), hecho que en un futuro podría afectar negativamente en la dispersión de *P. lusitanica*.

4.2. Comportamiento frugívoro

Por regla general, el comportamiento frugívoro de cada especie suele mantenerse bastante fijo, con independencia de la localidad de que se trate (Herrera, 2004), aunque a veces pueden existir variaciones dependiendo del contexto ambiental (Jordano *et al.*, 2004). Este trabajo ha revelado que el comportamiento de cada ave frugívora es similar en las distintas regiones geográficas (tasas de ingestión por minuto, distancia de vuelo a los posaderos y deposición en los diferentes microhábitats). Solo el número de frutos ingeridos por visita y el tiempo de permanencia fueron diferentes. Contrariamente a lo exhibido por *S. atricapilla*, en los túrdidos analizados, los valores registrados en estas dos variables fueron más bajos en las poblaciones marroquíes. Probablemente, la heterogeneidad y/o alteraciones ambientales pueden ser las responsables de dichas variaciones conductuales (Jordano *et al.*, 2004), lo que sugiere la existencia de relaciones contexto-dependientes con el entorno. Generalmente, las aves después de realizar las ingestas, buscan un lugar resguardado para digerir (Guitán *et al.*, 1994). Normalmente, estos refugios, donde las aves encuentran protección frente a depredadores, están asociados a lugares con mayor cobertura de vegetación (Jordano & Schupp, 2000). Precisamente, en Marruecos, la mayoría de los rodales estudiados de *P. lusitanica* no contactan directamente con la vegetación circundante, existiendo una banda sin vegetación arbórea, muy alterada por las actividades silvopastorales (Anexo 1.11). Estos sucesos provocarían una mayor exposición de los frugívoros a los depredadores, modificando de esta forma algunos comportamientos alimentarios (Guitán *et al.*, 1994), especialmente en los túrdidos, con hábitos más recelosos. Precisamente, la presión que ejercen algunos depredadores puede conllevar una vigilancia adicional de las aves, y por lo tanto, producir un descenso en la velocidad con la



que se ingieren los frutos (Lima, 1991). Igualmente, la mayor frecuencia de vuelos en distancias cortas que *S. atricapilla* presenta, la compromete a moverse por el interior de los rodales de loro marroquíes, más extensos que los ibéricos (Anexo 1.10). De esta forma no se expondría a las amenazas anteriormente descritas, encontrando cobijo en el seno de las formaciones de *P. lusitanica* donde podría permanecer más tiempo aumentando así sus ingestas.

La elevada efectividad en las manipulaciones que se ha observado podría relacionarse con la amplia gama de comportamientos que los frugívoros legítimos presentan, lo que les facilita la obtención de frutos de manera eficaz, sin apenas fallos (Gutián *et al.*, 2000). La mayor masa corporal de los representantes del género *Turdus* respecto a *S. atricapilla* hace que sean capaces de ingerir más frutos en cada visita, por lo que el tiempo de exposición en el árbol focal podrá ser mayor. De esta manera, la cantidad de frutos consumidos es superior en los representantes del género *Turdus*, siempre y cuando las frecuencias de visita sean iguales. Anteriormente se ha expuesto que el tamaño del fruto puede limitar la ingesta a ciertas aves, pero a veces también puede suponer un cambio en el comportamiento de los frugívoros. En este sentido, estudios anteriores han comprobado que *S. atricapilla*, que normalmente actúa como frugívoro legítimo, puede comportarse como un frugívoro depredador (Herrera, 2004) cuando se alimenta de frutos grandes, como por ejemplo en *Olea europea* var. *sylvestris* Brot. (Rey *et al.*, 1997). Esto nos sugiere que la mayor proporción de manipulaciones con daño de *S. atricapilla* con respecto al resto de frugívoros pueda ser debido a intentos fallidos en la ingestión del fruto, por lo que podrían optar por elegir frutos más pequeños o en cambio picotear la pulpa de los más grandes. A pesar de ello, no se han observado daños por picoteo en *P. lusitanica* ocasionados por *S. atricapilla*, por lo que se le considera un frugívoro legítimo y no depredador.

Otro aspecto clave en el comportamiento frugívoro son las distancias recorridas durante los trayectos desde el árbol focal hasta el posadero. Nuestro estudio ha mostrado que los representantes del género *Turdus* realizan desplazamientos más largos, probablemente por presentar mayores tamaños corporales que *S. atricapilla*. Estudios anteriores han mostrado que los eventos de dispersión a larga distancia son realizados por muy pocas especies de frugívoros, como por ejemplo *T. viscivorus* en poblaciones de *P.*



mahaleb L. (Godoy & Jordano, 2001). De igual modo, nuestras observaciones han mostrado que este frugívoro es el principal dispersor a larga distancia en *P. lusitanica*. Curiosamente, el dominio de esta ave en el cortejo frugívoro de Marruecos podría ejercer un efecto diferenciador con las poblaciones ibéricas, donde su participación en las formaciones de loro es escasa (Calleja, 2006). La importancia de estos vuelos de larga distancia radica en la posibilidad de conexión de poblaciones distantes (Clark *et al.*, 2005) o la colonización de nuevos parches (Cain *et al.*, 2000), con lo que desempeñan un papel importante en el flujo de genes (García *et al.*, 2007) y en la dinámica de la metapoblación (Bohrer *et al.*, 2005).

4.3. Eficacia de dispersión

La importancia relativa en la dispersión de semillas varía ampliamente entre las especies de frugívoros (Jordano & Schupp, 2000). La frecuencia de visitas es un buen predictor en la dispersión de semillas (Schupp, 1993), pero hay que tener en cuenta otras características, como la remoción en el árbol focal o el microhábitat de destino, ya que muchas de esas visitas pueden resultar ineficientes (Côrtes *et al.*, 2009). Por ello, una mayor movilización de semillas aumentaría el reclutamiento poblacional (Muller-Landau *et al.*, 2002), pero solo si estas se depositan en un parche adecuado (García, 2001), ya que las condiciones ambientales son críticas en las primeras etapas del ciclo de las plántulas (Harper, 1977). Tal y como se ha comentado anteriormente, *P. lusitanica* requiere microhábitats con humedad edáfica constante, por lo que el reclutamiento de nuevos ejemplares va a estar estrechamente relacionado con el lugar de depósito de semillas (Calviño-Cancela, 2002), que en nuestro caso va a depender de la cercanía a los cauces de agua. Asimismo, los patrones de movimiento postalimentación van a provocar una distribución no aleatoria de la progenie entre los tipos de microhábitats (Hampe *et al.*, 2008). En este sentido, se ha observado que los movimientos post-consumo hacia microhábitats favorables son variables según las especies, ejerciendo *S. atricapilla* un mayor número de vuelos hacia estos parches que el resto de los representantes del género *Turdus*. En Marruecos destaca *T. viscivorus*, que representa el 81-68 % del total de eventos de dispersión exitosos (según se tenga en cuenta microhábitats favorables con o sin *Prunus*). En la Península Ibérica sobresale *S. atricapilla* con un 60-54 %, seguido de *T.*



merula con un 19-18 % y *T. philomelos* con un 16-14 % de los eventos. Por ello, *S. atricapilla* y los túrdidos observados, son los mejores y únicos agentes de dispersión reseñables en *P. lusitanica*. Estas especies de frugívoros pertenecen a los géneros de aves que actúan como dispersores más importantes de la Cuenca Mediterránea (Herrera, 1984).

Paralelamente, este trabajo ha puesto de manifiesto la existencia de variaciones regionales en la dispersión total de semillas, hecho que puede afectar a la dinámica poblacional en las distintas zonas geográficas. En principio, la diferente proporción de visitas y composición de la comunidad frugívora, junto con los cambios en el comportamiento alimentario de algunas aves, pudieran explicar dicha variabilidad. Las diferencias regionales detectadas en la dispersión total de semillas se deben a una mayor importancia de *T. viscovorus* en Marruecos, frugívoro que realiza más del 60 % de los desplazamientos a microhábitats no favorables, por lo que no contribuye en estas visitas a la dispersión de semillas. Igualmente, la menor eficacia de dispersión hacia microhábitats favorables sin *Prunus* en esta región, puede deberse al mayor tamaño de los rodales de loro (obs. pers.), existiendo así una menor disponibilidad de parches favorables sin loros en su dosel.

Por otro lado, *P. lusitanica*, considerada una especie de origen subtropical (Calleja & Sainz, 2009), presumiblemente hoy en día presenta en estos hábitats mediterráneos una comunidad frugívora distinta a la original, al igual que ocurre con otras especies afines (Hampe, 2003). La extinción de los dispersores iniciales pudo ocasionar variaciones en la eficacia de la dispersión (McConkey & Drake, 2002; Hampe, 2003) y por ello, en la actualidad, pueden presentar una dispersión limitada. Precisamente, este trabajo ha aportado datos muy valiosos sobre la elevada eficacia de la comunidad frugívora actual, a pesar de que el loro presente un cortejo dispersor escaso. Este hecho, manifiesta la importancia que las aves frugívoras tienen en la dispersión de semillas de *P. lusitanica*, lo que sugiere que *T. viscovorus*, *T. merula*, *S. atricapilla* y *T. philomelos* puedan considerarse sustitutos eficientes de los frugívoros terciarios. Probablemente, la eficacia de la comunidad frugívora actual pueda facilitar la permanencia de la especie en estos ámbitos marginales.



5. CONCLUSIONES

Este trabajo ha puesto de manifiesto la importancia de la frugivoría en *P. lusitanica*. Su cortejo dispersor está compuesto por muy pocas especies de aves, probablemente debido a la ubicación en zonas de media montaña, la toxicidad y tamaño de sus frutos, unido a un cierto desajuste fenológico entre el pico de maduración de frutos y la época de migración de aves. Las especies frugívoras principales son *T. viscivorus*, *S. atricapilla*, *T. merula* y *T. philomelos*, aves que presentan una elevada eficacia en la dispersión de semillas. Asimismo, como los microhábitats disponibles para el reclutamiento de *P. lusitanica* en estos ámbitos marginales son muy escasos, la elevada eficacia nos sugiere una sustitución eficiente de la comunidad. Las variaciones regionales en el comportamiento en estos frugívoros posiblemente se deban a relaciones puntuales contexto-dependientes con el entorno, que unidas a la diferente composición de la comunidad frugívora, podrían afectar a la dinámica metapoblacional de la especie.

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). Estamos muy agradecidos a A. Mateos y A. Redouan por la ayuda prestada en campo. 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.



BIBLIOGRAFÍA

- Alcántara, J.M. & Rey, P.J., 2003. Conflicting selection pressures on seed size: evolutionary ecology of fruit size in a bird-dispersed tree, *Olea europaea*. *Journal of Evolutionary Biology*, **16**, 1168-1176.
- Benabid, A., 1982. *Etudes phytoécologiques, biogéographiques et dynamique des associations-et séries silvatiques du Rif occidental (Maroc)*. Memoria de Tesis Doctoral, Universidad de Aix-Marseille III, Marsella.
- Berthold, P., Helbig, A.J., Mohr, G. & Querner, U., 1992. Rapid microevolution of migratory behaviour in a wild bird species. *Nature*, **360**, 668 - 670.
- Bleher, B. & Böhning-Gaese, K., 2001. Consequences of frugivore diversity for seed dispersal, seedling establishment and the spatial pattern of seedlings and trees. *Oecologia*, **129**, 385-394.
- Blondel, J. & Mourer-Chauvire, C., 1998. Evolution and history of the westerns Palearctic avifauna. *Trends in Ecology & Evolution*, **13**, 488-492.
- Bohrer, G.I.L., Nathan, R.A.N. & Volis, S., 2005. Effects of long-distance dispersal for metapopulation survival and genetic structure at ecological time and spatial scales. *Journal of Ecology*, **93**, 1029-1040.
- Cain, M.C., Milligan, B.G. & Strand, A.E., 2000. Long-distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany*, **87**, 1217-1227.
- Calviño-Cancela, M., 2002. Spatial patterns of seed dispersal and seedling recruitment in *Corema album* (*Empetraceae*): the importance of unspecialized dispersers for regeneration. *Journal of Ecology*, **90**, 775-784.
- 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. & Sainz, H., 2009. Análisis e interpretación geobotánica de la estructura y composición florística de las loreras ibéricas. *Ecología*, **22**, 45-71.
- 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.
- Cipollini, M.I. & Levey, D.J., 1997. Secondary metabolites of fleshy vertebrate-dispersed fruits: adaptative hypotheses and implications for seed dispersal. *The American Naturalist*, **150**, 346-372.
- Clark, C.J., Poulsen, J.R., Bolker, B.M., Connor, E.F. & Parker, V.T., 2005. Comparative seed shadows of bird-, monkey-, and wind-dispersed trees. *Ecology*, **86**, 2684-2694.
- Côrtes, M., Cazetta, E., Staggemeier, V. & Galetti, M., 2009. Linking frugivore activity to early recruitment of a bird dispersed tree, *Eugenia umbelliflora* (*Myrtaceae*) in the Atlantic rainforest. *Austral Ecology*, **34**, 249-258.
- Cramp, I.S., 1985. *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa: the birds of the Western Palearctic*. Oxford University Press, Oxford.
- de Nascimento, L., Willis, K.J., Fernandez-Palacios, J.M., Criado, C. & Whittaker, R.J., 2009. The long-term ecology of the lost forests of La Laguna, Tenerife (Canary Islands). *Journal of Biogeography*, **36**, 499-514.
- Franco, J.A., 1964. O azereiro e as ginjeiras bravas. *Boletim da Sociedade Portuguesa de Ciências Naturais*, **10**, 66-90.
- 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.
- García, D., 2001. Effects of seed dispersal on *Juniperus communis* recruitment on a Mediterranean mountain. *Journal of Vegetation Science*, **12**, 839-848.
- García, D., Zamora Rodríguez, R., Gómez, J.M. & Hódar, J.A., 2001. Frugivory at *Juniperus communis* depends more on population characteristics than on individual attributes. *Journal of Ecology*, 639-647.
- Godínez-Álvarez, H. & Jordano, P., 2007. An empirical approach to analysing the demographic consequences of seed dispersal by frugivores. *Seed dispersal: theory and its application in a changing world* (ed. por A.J. Dennis, E.W. Schupp, R.J. Green y D.A. Westcott). CAB International.
- 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, J., Delgado Castro, G., García del Rey, E., Berger, C. & Wink, M., 2009. Use of mitochondrial and nuclear genes to infer the origin of two endemic pigeons from the Canary Islands. *Journal of Ornithology*, **150**, 357-367.



- Guitán, J., Munilla, I. & Guitán, P., 1994. Influencia de los depredadores de aves en el consumo de frutos de *Crataegus monogyna* por zorzales y mirlos. *Ardeola*, **41**, 45-54.
- Guitián, J., Fuentes, M., Bermejo, T. & López, B., 1992. Spatial variation in the interactions between *Prunus mahaleb* and frugivorous birds. *Oikos*, **63**, 125-130.
- Guitián, J., Guitián, P., Munilla, I., Bermejo, T., Larrinaga, A.R., Navarro, L. & López, B., 2000. *Zorzales, espinos y serbales: un estudio sobre el consumo de frutos silvestres de las aves migratorias en la costa occidental europea*. Servicio de Publicaciones. Universidad de Santiago, Santiago de Compostela.
- Hampe, A., 2001. The role of fruit diet within a temperate breeding bird community in southern Spain. *Bird Study*, **48**, 116-123.
- Hampe, A., 2003. Frugivory in European laurel: how extinct seed dispersers have been substituted. *Bird Study*, **50**, 280-284.
- Hampe, A., García-Castaño, J., Schupp, E. & Jordano, P., 2008. Spatio-temporal dynamics and local hotspots of initial recruitment in vertebrate-dispersed trees. *Journal of Ecology*, **96**, 668-678.
- Harper, J.L., 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, London.
- Herrera, C.M., 1984. A study of avian frugivores, bird-dispersed plants and their interaction in Mediterranean shrublands. *Ecological Monographs*, **54**, 1-23.
- Herrera, C.M., 1995. Plant-vertebrate seed dispersal system in the Mediterranean: Ecological, evolutionary, and historical determinants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **26**, 705-727.
- Herrera, C.M., 2000. Dispersión de semillas por animales en el Mediterráneo: ecología y evolución. *Ecosistemas Mediterráneos* (ed. por R. Zamora y F. Pugnaire), pp. 125-152. Castillo y Edisart, S.L.
- Herrera, C.M., 2002. Seed dispersal by vertebrates. *Plant-Animal Interactions: an evolutionary approach* (ed. por C.M. Herrera y O. Pellmyr), pp. 185-208. Blackwell Scientific Publications, Oxford, England.
- Herrera, C.M., 2004. Ecología de los pájaros frugívoros ibéricos. *La ornitología hoy: homenaje al profesor Francisco Bernis Madrazo* (ed. por J.L. Tellería), pp. 127-153. Universidad Complutense, Madrid.
- Herrera, C.M., Jordano, P., López-Soria, L. & Amat, J.A., 1994. Recruitment of a mast-fruiting, bird-dispersed tree: bridging frugivory activity and seedling establishment. *Ecological Monographs*, **64**, 315-344.
- Howe, H.F., 1984. Constraints on the evolution of mutualisms. *The American Naturalist*, **123**, 764-777.
- Howe, H.F. & Smallwood, J., 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **13**, 201-228.
- Janzen, D.H., 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **2**, 465-492.
- Jordano, P., 2000. Fruits and Frugivory. *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities* (ed. por M. Fenner), pp. 125-166. CABI, Wallingford, UK.
- Jordano, P. & Schupp, E.W., 2000. Determinants of seed disperser effectiveness: the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. *Ecological Monographs*, **70**, 591-615.
- Jordano, P. & Godoy, J.A., 2002. Frugivore-generated seed shadows: a landscape view of demographic and genetic effects. *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation* (ed. por D.J. Levey, W.R. Silva y M. Galetti), pp. 325-322. CABI publishing, New York.
- Jordano, P., García, C., Godoy, J.A. & García-Castano, J.L., 2007. Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**, 3278-3282.
- Jordano, P., Pulido, F.J., Arroyo, J., García-Castaño, J.L. & García-Fayos, P., 2004. Procesos de limitación demográfica. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante* (ed. por F. Valladares), pp. 229-248. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Levin, D.A. & Kerster, H.W., 1974. Gene flow in seed plants. *Evolutionary Biology*, **7**, 139-220.
- Lima, S.L., 1991. Energy, predators and the behavior of feeding hummingbirds. *Evolutionary Ecology*, **5**, 220-230.
- Martín, A., Hernández, M.A., Lorenzo, J.A., Nogales, M. & González, C., 2000. *Las Palomas Endémicas de Canarias*. Consejería de Política Territorial y Medio Ambiente, Gobierno de Canarias, Santa Cruz de Tenerife.
- McConkey, K.R. & Drake, D.R., 2002. Extinct pigeons and declining bat populations: are large seeds still being dispersed in the tropical pacific? *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation* (ed. por D.J. Levey, W.R. Silva y M. Galetti), pp. 381-395. CABI, New York.
- Mijarra, J.M.P., Barron, E., Manzaneque, 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.



- Muller-Landau, H.C., Wright, S.J., Calderon, O., Hubbell, S.P. & Foster, R.B., 2002. Assessing recruitment limitation: Concepts, methods and case-studies from a tropical forest. *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation* (ed. por D.J. Levey, W.R. Silva y M. Galetti), pp. 35-54. CAB International, Wallingford, GB.
- Nathan, R. & Muller-Landau, H.C., 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution*, **15**, 278-285.
- 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.
- Rey, P.J., Gutiérrez, J.E., Alcantara, J.M. & Valera, F., 1997. Fruit size in wild olive: implications for avian seed dispersal. *Functional Ecology*, **11**, 611-618.
- Santamour, F., 1998. Amygdalin in *Prunus* leaves. *Phytochemistry*, **47**, 1537-1538.
- Santos, T., 1982. *Migración e Invernada de Zorzales y Mirlos (género Turdus) en la Península Ibérica*. Memoria de Tesis Doctoral, Universidad Complutense de Madrid, Madrid.
- Santos, T. & Cantos, F., 1985. *Estudio sobre la biología migratoria de la tribu Turdini (aves) en España*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Secretaría General Técnica, Instituto de Estudios Agrarios, Pesqueros y Alimentarios. ICONA, Monografía 39.
- Santos, T. & Tellería, J., 1994. Influence of forest fragmentation on seed consumption and dispersal of spanish juniper *Juniperus thurifera*. *Biological Conservation*, **70**, 129-134.
- Schupp, E.W., 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio*, **107/108**, 15-29.
- Schupp, E.W. & Fuentes, M., 1995. Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant-population ecology. *Ecoscience*, **2**, 267-275.
- Tellería, J.L., Ramírez, Á. & Pérez-Tris, J., 2005. Conservation of seed-dispersing migrant birds in Mediterranean habitats: Shedding light on patterns to preserve processes. *Biological Conservation*, **124**, 493-502.
- Tewksbury, J.J., 2002. Fruit, frugivores and the evolutionary arms race. *New Phytologist*, **156**, 137-139.
- Van Der Pijl, L., 1982. *Principles of dispersal in higher plants*, 3 edn. Springer-Verlag, Berlin.
- Verdú, M. & García-Fayos, P., 1994. Correlations between the abundances of fruits and frugivorous birds: the effect of temporal autocorrelation. *Acta Oecologica*, **15**, 791-796.
- Wang, B.C. & Smith, T.B., 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology & Evolution*, **17**, 379-386.
- Wheelwright, N.T., 1985. Fruit size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. *Ecology*, **66**, 808-818.

CAPÍTULO

4



Diferenciación geográfica en los determinantes del reclutamiento de plántulas de un relicto terciario (*Prunus lusitanica* L.)



ÍNDICE

RESUMEN	93
1. INTRODODUCCIÓN	94
2. MATERIAL Y MÉTODOS	97
3. RESULTADOS	103
4. DISCUSIÓN	109
5. CONCLUSIONES	114
AGRADECIMIENTOS	115
BIBLIOGRAFÍA	116



RESUMEN

Este trabajo ha evaluado el reclutamiento temprano (emergencia y supervivencia) de *Prunus lusitanica* L. en tres regiones diferenciadas de su área de distribución Mediterránea (Marruecos y Península Ibérica) y Macaronésica (Canarias). Partimos de la hipótesis de que las tasas de supervivencia en ámbitos mediterráneos se ven fuertemente afectadas por la disponibilidad de agua, mientras que en áreas macaronésicas la luz será el principal limitante; asimismo, en esta última región las tasas de reclutamiento serán mayores por presentar condiciones óptimas para el desarrollo de la especie. En cada región se analizaron tres poblaciones, dentro de las cuales se instaló una malla regular sobre una parcela experimental con múltiples puntos de muestreo. En cada punto, se registró la radiación y la humedad edáfica, para posteriormente evaluar durante dos años el reclutamiento de plántulas emergidas de semillas previamente sembradas. A escala local, se utilizó la técnica de análisis espacial SADIE con el fin de estudiar la existencia de agregados espaciales y de asociaciones entre los factores ambientales y el reclutamiento temprano. La radiación y humedad edáfica variaron entre regiones, mostrando Canarias gran homogeneidad entre parcelas. A menor escala, se detectaron agregaciones en la emergencia y supervivencia. Este hecho puede deberse a que factores externos incidan en el reclutamiento. Precisamente, los agregados espaciales de los factores abióticos estudiados conllevan la creación de distintos micrositios, en los cuales puede existir una respuesta diferente de las plántulas. Los resultados mostraron bajas tasas de reclutamiento, variables entre años y entre regiones, presentando mayores valores en poblaciones macaronésicas. En ambas escalas se ha corroborado la elevada dependencia de las plántulas por la humedad edáfica. La disposición de los agregados de dicha variable influirá directamente en la distribución final de los ejemplares reclutados. Consecuentemente, el loro se ceñirá a orillas de cauces permanente de agua en la región Mediterránea y a la franja altitudinal donde se condensan los húmedos vientos alisios en la región Macaronésica. El porcentaje de radiación ejerció un efecto variable sobre la emergencia y supervivencia. Finalmente, se ha demostrado que los ámbitos con condiciones climáticas más favorables (macaronésicos) van a reclutar mayor número de plántulas que ámbitos marginales (mediterráneos).



1. INTRODUCCIÓN

La regeneración de una especie vegetal puede definirse como una sucesión de etapas concatenadas conectadas por procesos demográficos que llevan al reclutamiento final de un nuevo individuo adulto (Harper, 1977; Clark *et al.*, 1999; Muller-Landau *et al.*, 2002; Marañón *et al.*, 2004b). Por consiguiente, los procesos demográficos intervienen decisivamente en la dinámica de las especies vegetales (Jordano *et al.*, 2004). Básicamente, estos procesos pueden resumirse en dos fases principales, predispersivas y posdispersivas, diferenciadas en sucesos que acontecen antes y después de la llegada de semillas al suelo, respectivamente (Jordano *et al.*, 2004). Entre los primeros sobresalen la producción y dispersión de semillas, mientras que los segundos están relacionados con la germinación de semillas, la supervivencia de plántulas o el establecimiento de juveniles. Así, el éxito de la regeneración depende del cumplimiento conjunto y sucesivo de las diferentes etapas que constituyen el ciclo, de modo que pequeñas variaciones en cualquiera de esos procesos pueden afectar de forma notoria al reclutamiento final (Clark *et al.*, 1999). De hecho, una nula probabilidad de transición en cualquiera de estas fases, podría provocar un colapso en todo el ciclo de regeneración (Jordano & Herrera, 1995; Schupp & Fuentes, 1995; Jordano *et al.*, 2002). Así, podemos suponer la existencia de una serie de limitaciones que afectan a las diferentes etapas involucradas en la regeneración. Básicamente los procesos de limitación pueden afectar a la producción de semillas, la dispersión, el reclutamiento de plántulas y el establecimiento de juveniles (Clark *et al.*, 1999).

Hoy en día se hace necesario el estudio integrado de los aspectos que limitan la regeneración de una especie vegetal (Jordano *et al.*, 2004), más aún en especies relictas y raras, ya que nos aporta una información esencial en el diseño de planes de conservación y restauración de poblaciones en peligro (Schemske *et al.*, 1994). Por ello, algunos autores han hecho hincapié en el conocimiento de la biología reproductiva y de los patrones de reclutamiento de especies en peligro con el fin de detectar las etapas más limitantes en la regeneración de estas especies, para así determinar las causas de su vulnerabilidad (Schemske *et al.*, 1994; Mejías *et al.*, 2002). Conjuntamente, cuando estudiamos las limitaciones de reclutamiento en ámbitos geográficos amplios, hay que tener en cuenta que los factores bióticos y abióticos que interactúan pueden diferir entre regiones. Asimismo, debido a la heterogeneidad de las condiciones del sotobosque, estos factores pueden



resultar muy variables a escala de metros o incluso centímetros (Lechowicz & Bell, 1991; Gallardo, 2003; Gómez *et al.*, 2004; Quero *et al.*, 2011). Por ello, en los estudios sobre reclutamiento de especies vegetales se hace necesario la incorporación del componente espacial (Schupp & Fuentes, 1995) a diferentes escalas (Quero *et al.*, 2011).

En la actualidad, la región occidental mediterránea junto con algunas islas macaronésicas, alberga un exiguo conjunto de especies vegetales relacionadas con los bosques lauroides que durante el Terciario se desarrollaron alrededor del mar de Tetis (Barrón & Peyrot, 2006; Vargas, 2007). Algunos de estos relictos presentan poblaciones dispersas, tanto en ámbitos mediterráneos como macaronésicos, de modo que constituyen modelos ideales para la realización de estudios ecológicos comparados en escenarios geográficos distintos (Franks, 2010; Calleja *et al.*, en prep.). En la región Macaronésica, estas especies gozan de un clima óptimo para su desarrollo, al presentar estos ámbitos características climáticas similares a las que estas especies disfrutaron durante el Terciario (Fernández-Palacios & Arévalo, 1998; Benito Garzón, 2002; Rodríguez-Sánchez & Arroyo, 2011; Capítulo 2). En cambio, en el área mediterránea, caracterizada por un periodo de sequía, las condiciones ambientales ya no serían tan adecuadas para satisfacer las necesidades multidimensionales de estas especies (Blondel & Aronson, 1999). Este hecho se traducirá en una mayor fragmentación y un menor tamaño de las poblaciones ubicadas en estos ambientes marginales (Hampe & Arroyo, 2002; Milne, 2004; Hampe & Petit, 2005; Pulido *et al.*, 2008; Calleja & Sainz, 2009).

Muchos estudios han mostrado que el primer año es crítico para el establecimiento de las plántulas (Marañón *et al.*, 2004b; Verdú & Traveset, 2005). Por ello, el conocimiento de las limitaciones en el reclutamiento temprano es crucial para la comprensión de la regeneración natural (Jordano *et al.*, 2004), siendo uno de los principales condicionantes de la dinámica de las poblaciones y comunidades (Harper, 1977). Las plántulas recién emergidas van a ser muy sensibles a las condiciones microambientales del entorno cercano (Urbieta *et al.*, 2008), y su supervivencia va a depender de su interacción con los diferentes factores bióticos y abióticos (Clark *et al.*, 1999; Nathan & Muller-Landau, 2000). Se tiene constancia de que la disponibilidad de luz y el contenido de agua del suelo son los principales factores abióticos limitantes en el reclutamiento temprano. Precisamente, muchos estudios realizados en ámbitos



mediterráneos han puesto de manifiesto que la escasez de agua durante el verano parece ser el principal limitante para la supervivencia de plántulas a dicho periodo (por ejemplo, Herrera *et al.*, 1994; Pulido & Díaz, 2005). En cambio, en ámbitos macaronésicos, se ha indicado que la falta de luz del sotobosque podría ser el principal condicionante que afecte al reclutamiento de plántulas (Arévalo *et al.*, 1999), hecho que es habitual en los bosques lauroides perennes subtropicales y templados (Valladares *et al.*, 2005).

En el marco anterior, el presente trabajo estudia a diferentes escalas cómo los factores abióticos (radiación lumínica y agua) influyen en el reclutamiento temprano (emergencia y supervivencia) de *Prunus lusitanica* L., un relicto paleotropical (Pignatti, 1978; Barrón & Peyrot, 2006), que se desarrolla tanto en ámbitos mediterráneos como macaronésicos (Capítulo 2). La hipótesis general es que el reclutamiento se encontraría más limitado por la humedad edáfica en la región Mediterránea, mientras que la disponibilidad de luz sería el limitante principal en la región Macaronésica. El objetivo es por lo tanto determinar en qué medida el éxito de la reproducción sexual de la *P. lusitanica* está limitado por la disponibilidad de micrositios seguros para el reclutamiento. Para ello, inicialmente establecimos los patrones espaciales de las variables abióticas involucradas a diferentes escalas (población y región geográfica), para posteriormente evaluar la influencia de los factores abióticos estudiados sobre la emergencia y supervivencia de *P. lusitanica*. Con ello, intentaremos evaluar las siguientes cuestiones: en la región Macaronésica, donde la sequía estival está mitigada, a) ¿la supervivencia de las plántulas se encuentra limitada fundamentalmente por la luz?; en la región Mediterránea, con una marcada sequía estival, b) ¿se espera que el contenido en agua del suelo en dicho periodo sea el principal limitante en la supervivencia?. Además, en regiones con características ambientales óptimas (macaronésicas), el reclutamiento por vía sexual suele ser mayor que en áreas marginales (mediterráneas), ya que el éxito reproductor depende en gran medida de la calidad del medio donde se desarrolle (Morin *et al.*, 2007). Por lo tanto, c) ¿se espera un mayor reclutamiento temprano en Macaronesia, región considerada como óptima para estos relictos por tratarse de un hábitat similar al ancestral?. Finalmente, como la respuesta que presentan las plántulas en sus primeras etapas a la diferente gama de microhábitats condiciona la disposición final de los individuos reclutados (Zavala & Zea, 2004), intentaremos responder a la siguiente pregunta: d) ¿los patrones espaciales de las variables ambientales van a determinar la posible disposición de *P. lusitanica*?



2. MATERIAL Y MÉTODOS

2.1. Especie de estudio

P. lusitanica o loro, es un árbol de hasta 15 m, perennifolio, perteneciente a la familia de las rosáceas subgénero *Laurocerasus*. La especie se distribuye por la cuenca occidental del Mediterráneo y algunas islas macaronésicas (Anexo 2.1; Franco, 1964), ocupando enclaves edáfica y climáticamente húmedos (Capítulo 2). Se distinguen tres subespecies (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. La especie generalmente se asocia a zonas montañosas a altitudes variables (Calleja, 2006), en ámbitos riparios de la región 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 (Capítulo 2), la especie ha sido catalogada con distintas figuras de protección (Calleja, 2006; Bañadares *et al.*, 2008), lo que denota su rareza y vulnerabilidad.

El loro presenta flores pequeñas, dispuestas en racimos, que se desarrollan entre los meses de marzo y julio. Los frutos, dispersados fundamentalmente por aves (Capítulo 3), 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). La viabilidad de las semillas es elevada, presentando asimismo escasa predación por mamíferos (Calleja, 2006).

2.2. Área de Estudio

El presente estudio se realizó en tres regiones con características geográficas diferentes, correspondientes a Marruecos, Península Ibérica y Canarias (Fig. 1). A pesar de que todas las regiones presentan un clima mediterráneo (Rivas-Martínez, 2008), en Canarias el periodo de sequía estival se encuentra mitigado por la alta frecuencia de nieblas, típica de bosque nubosos (Höllermann, 1981), originando la denominada lluvia



horizontal (Kämmer, 1974). Este hecho unido a la menor oscilación climática, conlleva que esta zona constituya hipotéticamente el área óptima para el desarrollo de la especie (Capítulo 2). Con respecto a Canarias, tanto Marruecos como la Península Ibérica se encontrarían en situaciones marginales, donde una marcada sequía veraniega, unida a los fríos invernales y a la mayor estacionalidad climática, originaría condiciones ambientales subóptimas para el desarrollo de la especie (Capítulo 2).

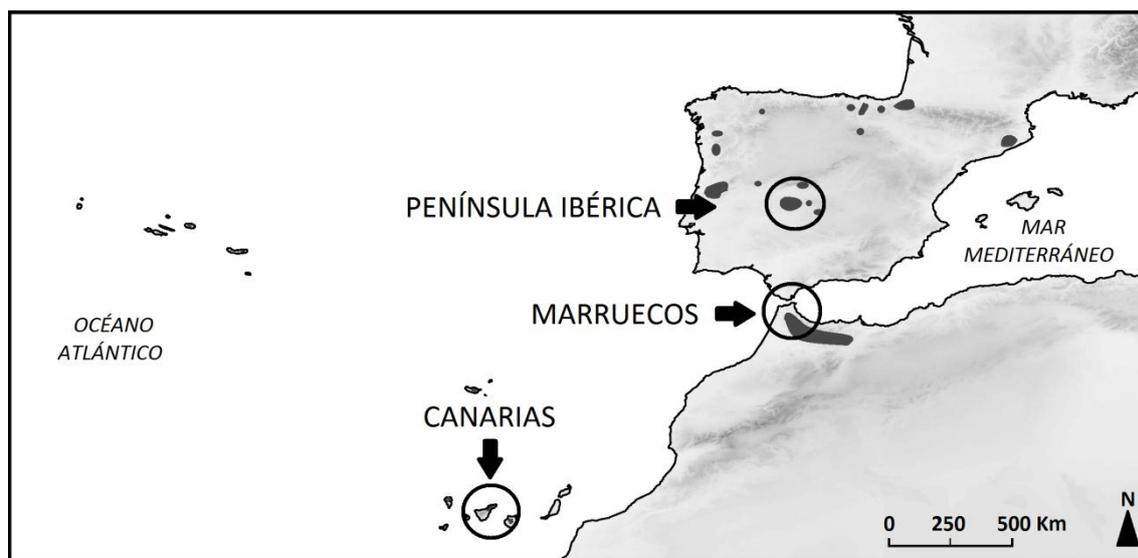


Fig. 1 Ubicación de las regiones de estudio analizadas en este trabajo. Las áreas gris oscuro indican las zonas con presencia natural de *Prunus lusitanica*.

En cada región geográfica se eligieron tres poblaciones naturales de *P. lusitanica* (Tabla 1). En la Península Ibérica, las poblaciones experimentales se ubicaron en fondos de valle ocupados por galerías arbóreas de *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn y *Fraxinus angustifolia* Vahl., donde el loro forma pequeños rodales (Anexo 1.10). La vegetación del entorno está formada por masas de *Quercus pyrenaica* Willd., *Q. suber* L. y *Arbutus unedo* L (Anexos 1.5 y 1.6). Las poblaciones marroquíes, ubicadas igualmente en fondos de valle, están constituidas por grandes rodales de *P. lusitanica* (Anexo 1.10), donde puntualmente aparecen otras especies arbóreas como *Alnus glutinosa* y *Rhamnus frangula* P. Mill. La vegetación circundante está compuesta por formaciones dominadas por *Q. suber*, *Q. canariensis* Willd. y *Arbutus unedo* principalmente (Anexos 1.7 y 1.8). En cambio, en Canarias, *P. lusitanica* se distribuye de forma dispersa en el interior de la laurisilva (Anexo 1.3), formación vegetal compuesta por varias especies de árboles (Santos, 1990), entre los que sobresalen *Laurus azorica* (Seub.) Franco, *Erica scoparia* L., *E. arborea* L., *Ilex*



canariensis Poir., *Myrica faya* L., *Viburnum tinus* L., *Persea indica* (L.) Sprengel, *Ocotea foetens* (Ait.) Benth. & Hook.f. y *Picconia excelsa* (Aiton) DC (Anexos 1.3 y 1.4).

Tabla 1 Características generales de las nueve poblaciones de *Prunus lusitanica* estudiadas donde se han instalado las parcelas experimentales. Los datos que presentan un asterisco simbolizan poblaciones de *P. lusitanica* que se engloban dentro de una mayor, denominada “Anaga Oeste”.

Región	Población	Coordenadas WGS84	Altitud (m)	Precipitación anual (mm)	Temperatura media anual (°C)	Tamaño población (adultos de <i>P.lusitanica</i>)
PENINSULA IBÉRICA	Salóbriga	39° 35' 26'' N / 5° 22' 14'' O	865	876	13,3	213
	Mesto	39° 35' 27'' N / 5° 19' 31'' O	760	913	12,6	1.197
	Arbillas	40° 10' 13'' N / 5° 09' 06'' O	430	1.347	14,1	131
MARRUECOS	Remla	35° 14' 02'' N / 5° 24' 50'' O	1.110	2.194	14,2	1.519
	Tafaifra	35° 14' 54'' N / 5° 25' 34'' O	1.180	2.190	12,5	417
	Moulay	35° 16' 14'' N / 5° 28' 52'' O	1.130	2.049	13,4	2.138
CANARIAS	Llano	28° 31' 50'' N / 16° 17' 20'' O	880	2.194	14,2	25.340*
	Cuadras	28° 32' 12'' N / 16° 18' 13'' O	835	2.190	12,5	25.340*
	Ensellada	28° 33' 45'' N / 16° 10' 15'' O	820	2.049	13,4	4.399

2.3. Caracterización de las parcelas

En cada población se delimitó una parcela de 50 x 100 m en Canarias y de 30 x 150 m en la Península Ibérica y Marruecos. Dentro de cada parcela se dispuso una malla de 5 x 5 m, en cuyas intersecciones se establecieron los nodos o puntos de muestreo, obteniéndose un total de 217 puntos por parcela en Península Ibérica y Marruecos, y de 231 en Canarias. Debido a la disposición de *Prunus lusitanica* en riberas tanto en la Península Ibérica como en Marruecos, el eje central de la parcela se ajustó con el cauce de la vaguada. En cambio, en Canarias, donde la distribución de los árboles no está ligada a cauces, las parcelas se ubicaron en zonas con presencia de la especie.

En cada punto se tomaron medidas de los principales factores abióticos que más influyen en el reclutamiento: humedad y radiación (Anexo 1.12). Como los bajos contenidos de agua en el suelo son críticos en las primeras fases de desarrollo de las plántulas de *P. lusitanica* (Pulido *et al.*, 2008), la humedad edáfica se midió durante el periodo estival, ya que es la época con menor humedad del sustrato en climas mediterráneos. Para su medición, se empleó una sonda de humedad *AT Delta-T* a la que se



acopló un sensor *Thetaprobe ML2X*, que mide el porcentaje volumétrico de humedad del suelo en los primeros 10 cm de profundidad. La radiación fue cuantificada mediante fotografía hemisférica (Anderson, 1964). Esta metodología permite de forma indirecta calcular el porcentaje de copa ocupado por el follaje (Valladares & Guzmán, 2006). Las fotografías fueron tomadas con una cámara digital Nikon Coolpix 995, a la cual se acopló una lente hemisférica “Fisheye” Nikon FC-E8. Las imágenes se captaron durante el mes de junio, cuando la vegetación se encontraba completamente desarrollada, a 30 cm del suelo, sobre un trípode, en posición horizontal y con la cámara orientada hacia norte. Para los análisis de las fotografías se utilizó el programa ImageJ (Abràmoff *et al.*, 2004), obteniéndose un porcentaje de bóveda celeste abierta como cuantificación de la radiación lumínica disponible en cada punto. Los valores de humedad y radiación fueron tomados durante el primer año de muestreo.

2.4. Siembra experimental y seguimiento de plántulas

Durante los meses otoñales de 2008 y 2010, se cogieron en cada población frutos maduros viables de un mínimo de 10 árboles. Una vez en laboratorio, se procedió a la extracción manual de la semilla, eliminando la pulpa. Posteriormente, se comprobó a través de medios mecánicos su viabilidad, guardándose y etiquetándose en botes esterilizados herméticos, almacenándose en una cámara de refrigeración entre 3 y 5 °C hasta la siembra, la cual se realizó durante el mes de febrero de 2009 (año 1) y 2011 (año 2). Se sembraron tres semillas (de procedencia local) en cada punto de muestreo, enterrándolas ligeramente en el sustrato para minimizar el daño por depredación de roedores y por arrastre por lluvias. En cada punto de muestreo se eliminaron todas las semillas caídas de forma natural en él, con el fin de evitar la interferencia con las semillas experimentales. Como la germinación de *P. lusitanica* puede prolongarse desde el mes de marzo hasta finales de mayo (Calleja, 2006), la emergencia se evaluó durante el mes de junio (Anexo 1.13). La supervivencia de las plántulas sembradas ese mismo año se estimó tras el verano, a finales del mes de septiembre. No se realizó el experimento en 2010 por falta de semillas en las poblaciones de Canarias.



2.5. Análisis estadístico

El estudio de la posible heterogeneidad de las variables ambientales entre regiones y entre poblaciones se evaluó mediante Modelos Lineales Generales (GLM) sobre un diseño de ANOVA, con año y región como factores ordinarios y población como factor encajado en región. Como variables dependientes se usaron la humedad y la radiación. Las diferencias entre regiones fueron evaluadas con pruebas post-hoc LSD de Fisher.

Se utilizaron Modelos Lineales Generalizados (GLZ) para evaluar el efecto del año, población y región geográfica sobre la emergencia y supervivencia. Mediante un test de homogeneidad de pendientes se evaluaron los efectos de variables ambientales (humedad y radiación) sobre las variables dependientes estudiadas en cada región. La emergencia (calculada a partir de tres semillas) puede tomar valores 0, 1, 2 ó 3 por lo que sigue una distribución multinomial. La supervivencia se mide partiendo de las plántulas emergidas, por lo que puede tomar valores 0 ó 1, dependiendo de si muere o sobrevive al periodo estival, siguiendo una distribución binomial. En ambas distribuciones, se utilizó la función de enlace “logit” para tener en cuenta las relaciones entre las variables dependientes e independientes. La prueba de “Likelihood ratio” (LR) se utilizó para evaluar la significación de los efectos en el modelo general. Se utilizó el programa STATISTICA (versión 7.0, 2010) para todos los análisis.

A escala de parcela, para estudiar la distribución espacial de las variables ambientales (humedad y radiación), y de las variables que caracterizan el reclutamiento (emergencia y supervivencia), se utilizó el método SADIE (Perry, 1995, 1998; Perry *et al.*, 1999; Perry & Dixon, 2002). SADIE determina el patrón espacial de la variable de estudio a través del mínimo esfuerzo que sería necesario para obtener una distribución regular de modo que todas las unidades de muestreo presenten el mismo valor (Perry, 1998). Este mínimo esfuerzo equivale a la distancia de regularidad, “ D ”, determinada mediante un algoritmo de transporte (Kennington & Helgason, 1980), basado en el transporte o el “flujo” de individuos desde unidades de la muestra “donantes” (con valores de abundancia superior a la media) hacia unidades muestrales “receptoras” (con menos abundancia que el promedio). Además el análisis SADIE nos proporciona la significación estadística, “ p_a ”, generada a través de un test de permutaciones (Legendre & Legendre, 1998) bajo la hipótesis nula de aleatoriedad espacial. p_a denota la proporción de valores de D obtenidos



en las permutaciones que son iguales o mayores que el valor observado. La división del valor observado de D por el valor medio obtenido a partir de las permutaciones genera un índice de agregación, " I_a ", que permite detectar distribuciones aleatorias si $I_a = 1$, agregadas si $I_a > 1$ ó regulares si $I_a < 1$ (Perry *et al.*, 1999). Posteriormente, para medir el grado de agrupamiento de los datos dentro de cada malla, se calculó un índice de agrupación local, " V ", que cuantifica el grado en el que cada punto de la malla muestreada contribuye al patrón global de los datos (Perry *et al.*, 1999). Así obtenemos "manchas" ($V_i \geq 1,5$) o "claros" ($V_i \leq -1,5$). De igual forma que ocurría con I_a , SADIE genera un grado de significación, para el conjunto de manchas y claros, a través de un test de permutaciones, donde los valores medidos V_j y V_i son comparados con los valores obtenidos durante las permutaciones (Maestre & Quero, 2008). Una peculiaridad de V , es que es una variable continua (Perry *et al.*, 1999), y por lo tanto, podemos generar mapas que muestran el tamaño y ubicación de las manchas y claros, interpolando mediante Kriging (Legendre & Legendre, 1998). Para cada variable se ejecutó un análisis SADIE por separado, realizándose 5.967 permutaciones (el número máximo de permutaciones compatibles con el software SADIE).

Para estudiar la interacción entre los patrones espaciales de dos variables, se utilizó el índice de asociación " χ " de SADIE, que prueba la existencia de asociación o disociación espacial entre zonas agregadas (Perry & Dixon, 2002). El índice de asociación χ puede tomar valores desde -1 a 1, y equivale al coeficiente de correlación entre los valores de V de dos variables (Perry & Dixon, 2002). Además, el análisis de interacción de variables de SADIE nos proporciona la significación estadística del coeficiente de correlación, utilizando una prueba de permutación (10.000 aleatorizaciones). Dicha significación fue corregida por la presencia de autocorrelación (Perry & Dixon, 2002; Maestre & Quero, 2008). De esta forma, entre las variables puede existir asociación o disociación espacial (cuando $0,025 > p_x > 0,975$, en una prueba de dos colas, y χ es positiva o negativa, respectivamente), o no haber relación espacial alguna (cuando no hay significancia). Del mismo modo que en caso del índice de agregación, SADIE nos aporta un índice local " χ^2 ", con su índice de significación asociado, que estima la contribución de cada unidad de muestreo al patrón de agrupamiento general. Al igual que el índice de agrupación, este índice es continuo y puede ser representado en un mapa.



La evaluación de la distribución espacial y pruebas de asociación se obtuvieron con el software SADIEShell 1,22 (<http://www.rothamsted.bbsrc.ac.uk/pie/sadie/>). Los mapas fueron producidos por interpolación lineal “Kriging” con la versión 8 del software SURFER (Golden Software, Inc.).

3. RESULTADOS

3.1. Caracterización ambiental y efectos regionales

En general, tanto la radiación como la humedad del suelo presentaron diferencias significativas entre regiones ($F = 271,70$, g.l. = 2, $p < 0,001$; $F = 697,94$, g.l. = 2, $p < 0,001$, respectivamente) y entre las poblaciones de cada región ($F = 101,42$, g.l. = 6, $p < 0,001$; $F = 435,96$, g.l. = 6, $p < 0,001$, respectivamente). Los análisis post hoc de Fisher revelaron diferencias en la radiación entre todas las regiones geográficas, mientras que en el caso de la humedad solo Marruecos se comportó de manera diferente al resto de las regiones (Fig. 2). Precisamente la radiación presentó mayores valores en la Península Ibérica, seguidos de Marruecos y Canarias (Fig. 2). Esta última región mostró valores de radiación bajos y homogéneos (Fig. 2). Asimismo, la humedad media registrada durante el periodo estival fue más elevada en Marruecos, presentando Canarias y Península Ibérica menores valores (Fig. 2).

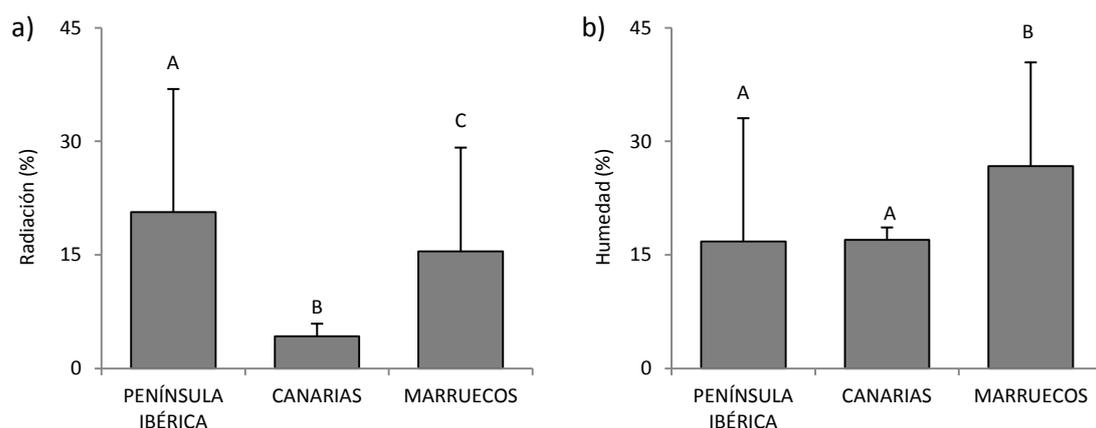


Fig. 2 Promedio y desviación estándar de (a) radiación y (b) humedad en las tres regiones geográficas estudiadas. Letras diferentes sobre las barras indican diferencias estadísticamente significativas ($p < 0,05$).



Tabla 2 Resumen de los patrones de agregación de los análisis SADIE para las variables ambientales, la emergencia y la supervivencia, en las nueve poblaciones estudiadas de *Prunus lusitanica*. I_a = índice de agregación, V_j = media del índice de agrupación para los claros y V_i = media del índice de agrupación para las manchas. El nivel de significación obtenido en el test de permutaciones se muestran con asterisco: * $p < 0,50$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$; ns, no significativo. (-), análisis SADIE no realizado por tamaño de muestra bajo ($n < 25$). (--), análisis SADIE no realizado por presentar muy baja supervivencia.

		PENÍNSULA IBÉRICA			MARRUECOS			CANARIAS		
		Salóbriga	Mesto	Arbillas	Remla	Tafaifra	Moulay	Llano	Cuadras	Ensilada
Humedad	I_a	1,0 ^{ns}	2,4***	1,2 ^{ns}	1,2 ^{ns}	2,6***	2,5***	1,9**	1,6**	3,0***
	V_j	-1,0 ^{ns}	-2,4**	-1,1 ^{ns}	-1,2 ^{ns}	-2,4***	-2,2***	-1,7**	-1,6*	-2,8***
	V_i	1,0 ^{ns}	2,4**	1,2 ^{ns}	1,1 ^{ns}	2,7***	1,9**	1,7**	1,5*	2,5***
Radiación	I_a	2,6***	3,7***	1,6*	3,1***	1,9**	3,8***	3,3***	1,1 ^{ns}	1,9***
	V_j	-2,6***	-3,3***	-1,6*	-2,7***	-1,9*	-3,0***	-3,0***	-1,1 ^{ns}	-1,8**
	V_i	2,1**	3,5***	1,4 ^{ns}	2,5***	1,6*	3,8***	3,0***	1,2 ^{ns}	2,0***
Emergencia Año_1	I_a	-	2,3**	-	2,8***	-	-	1,1 ^{ns}	1,1 ^{ns}	2,7***
	V_j	-	-2,3**	-	-2,9***	-	-	-1,1 ^{ns}	-1,1 ^{ns}	-2,7***
	V_i	-	2,2**	-	2,6***	-	-	1,1 ^{ns}	1,2 ^{ns}	2,5***
Emergencia Año_2	I_a	1,8*	3,1***	-	2,0**	-	-	-	1,4*	-
	V_j	-1,8*	-3,3***	-	-2,0**	-	-	-	-1,4*	-
	V_i	1,9**	2,6***	-	2,1**	-	-	-	1,3*	-
Supervivencia Año_1	I_a	-	1,9*	-	--	-	-	1,0 ^{ns}	1,6*	2,2***
	V_j	-	-1,7*	-	--	-	-	-1,0 ^{ns}	-1,5*	-2,1***
	V_i	-	3,0***	-	--	-	-	1,0 ^{ns}	1,7**	2,2***
Supervivencia Año_2	I_a	2,2**	2,1**	-	1,7*	-	-	-	1,0 ^{ns}	-
	V_j	-2,1**	-2,0**	-	-1,6*	-	-	-	-1,0 ^{ns}	-
	V_i	2,4**	2,0**	-	1,8*	-	-	-	1,1 ^{ns}	-

Tabla 3 Resultados de los análisis en SADIE para los índices de asociación entre variables (χ). No se realizan los análisis SADIE cuando el número de muestra era bajo ($n < 25$). Solo se muestran asociaciones significativas ($0,025 > p > 0,975$, en una prueba de dos colas). ns, no significativo.

		PENÍNSULA IBÉRICA			MARRUECOS			CANARIAS		
		Salóbriga	Mesto	Arbillas	Remla	Tafaifra	Moulay	Llano	Cuadras	Ensilada
	Radiación-Humedad	-0,293	-0,368	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Emergencia - Radiación	-	-0,304	-	ns	-	-	-0,148	0,157	-
AÑO_1	Supervivencia - Humedad	-	ns	-	ns	-	-	ns	0,373	-
	Supervivencia - Radiación	-	ns	-	0,432	-	-	ns	ns	-
	Emergencia - Radiación	ns	-0,381	-	0,474	-	-	-	ns	-
AÑO_2	Supervivencia - Humedad	0,388	0,420	-	ns	-	-	-	ns	-
	Supervivencia - Radiación	-0,587	ns	-	ns	-	-	-	ns	-



Los análisis SADIE mostraron patrones agregados en todas las variables ambientales estudiadas (Tabla 2), exceptuando la humedad en la población ibérica de Salóbriga, donde el patrón espacial fue aleatorio, aunque sin evidencia estadística. La radiación ($I_a = 2,55 \pm 0,96$) presentó mayores niveles de agregación que la humedad ($I_a = 1,92 \pm 0,73$). Los valores absolutos de los índices I_a , V_j y V_i para las variables ambientales difirieron según las regiones geográficas donde se ubican las poblaciones (Tabla 2). De esta forma, la humedad mostró mayores valores de agregación en Marruecos y Canarias que en la Península Ibérica, mientras que la radiación presentó mayor agregación (tanto a nivel general como local) en Marruecos, siendo ésta menor en Canarias.

Los análisis de asociación de las variables ambientales solo exhibieron una relación negativa de la radiación con la humedad en las poblaciones de la Península Ibérica, aunque solo en dos de ellas presentó evidencia estadística (Tabla 3).

3.2. Tasas de emergencia y supervivencia

En general, la emergencia de plántulas de *P. lusitanica* en los puntos de muestreo de las parcelas experimentales fue baja (Fig. 3). La tasa de emergencia media del año 1 fue de 18,01 % frente al 12,15 % del año 2. Canarias y Marruecos presentaron mayor emergencia el año 1, al contrario que en la Península Ibérica (Fig. 3). La fracción promedio de semillas emergidas en los dos años fue mayor en Canarias (20,13 %), frente a Península Ibérica (10,48 %) y Marruecos (9,52 %). Hubo evidencia estadística de que la tasa de emergencia fue diferente entre años, entre regiones y entre poblaciones (Tabla 4). Además, la tendencia interanual fue diferente en las distintas regiones (Tabla 4).

Tabla 4 Resultados del modelo GLZ (Multinomial), que se utiliza para probar los efectos del año, la región y la población (anidada dentro de la región) sobre el número de plántulas emergidas por punto de muestreo.

Efecto	g.l.	χ^2	p
Año	3	91,019	< 0,001
Región	6	227,144	< 0,001
Población (Región)	18	278,399	< 0,001
Región x Año	6	265,971	< 0,001

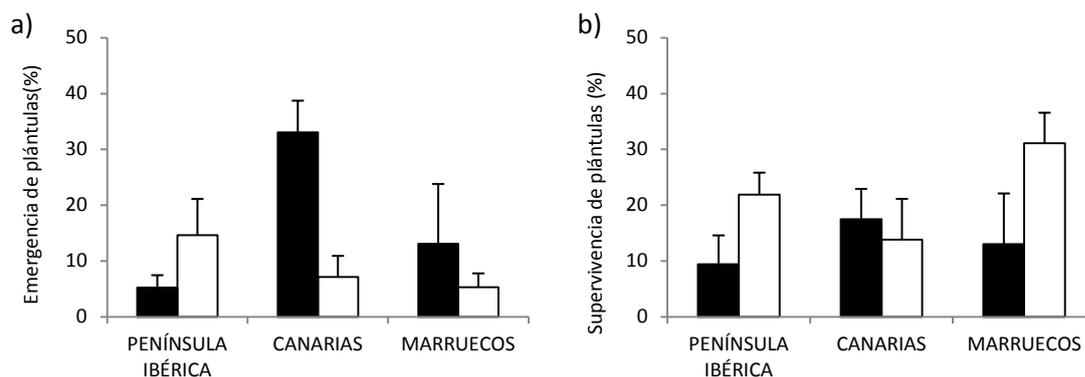


Fig. 3 Porcentaje medio y error estándar de las tasas de (a) emergencia y (b) supervivencia de plántulas de *Prunus lusitanica* en las diferentes regiones estudiadas. Los colores muestran los años de toma de datos, en negro año 1 y en blanco año 2.

El test de homogeneidad de pendientes no mostró un efecto significativo de la radiación sobre la emergencia ($W = 6,768$, g.l. = 3, $p = 0,079$), pero sí la interacción región x radiación ($W = 19,355$, g.l. = 6, $p = 0,003$). Se observa que Marruecos y Península Ibérica presentan mayor emergencia en zonas con menor radiación, hecho no apreciable en Canarias (Fig. 4).

Las tasas de supervivencia de las plántulas emergidas fueron generalmente bajas (Fig. 3), presentando gran variabilidad anual y poblacional (Tabla 5). El año 1 presentó menor supervivencia media (17,22 %) que el año 2 (26,19 %). Por regiones, Canarias presentó mayor supervivencia el año 1, al contrario que en la Península Ibérica y Marruecos (Fig. 3). No se observaron diferencias significativas entre las distintas regiones geográficas, pero sí la interacción región x año (Tabla 5).

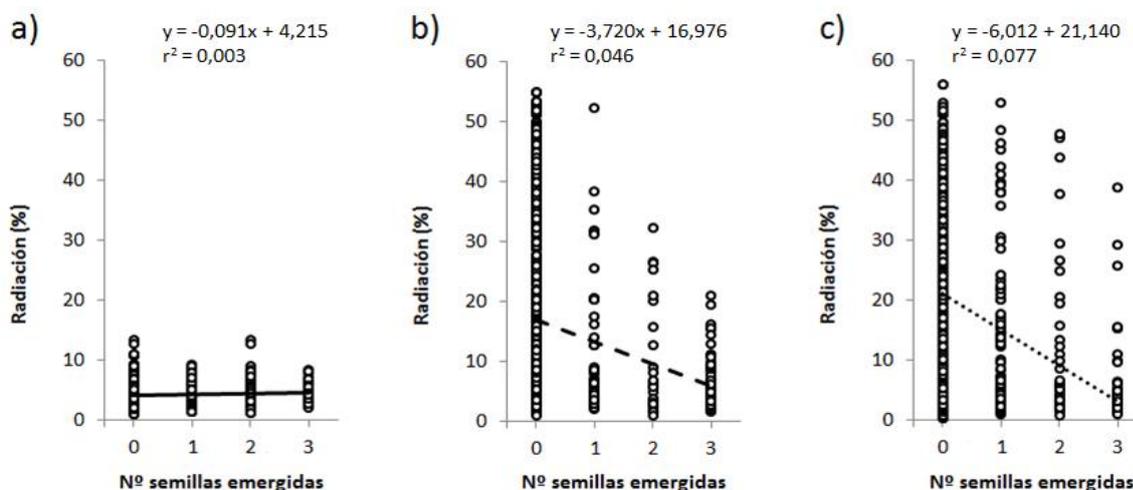


Fig. 4 Relación entre el porcentaje de radiación y el número de semillas emergidas de cada región geográfica. La gráfica (a) corresponde con Canarias, la (b) con Marruecos y la (c) con la Península Ibérica.



Tabla 5 Resultados del modelo GLZ (Binomial), que se utiliza para probar los efectos del año, la región y la población (encajada dentro de la región) sobre el número de plántulas vivas por punto de muestreo.

Efecto	g.l.	X ²	p
Año	1	39,544	< 0,001
Región	2	4,696	0,096
Población (Región)	6	27,979	< 0,001
Región x Año	2	34,446	< 0,001

El test de homogeneidad de pendientes mostró un efecto significativo de la humedad ($W = 9,572$, g.l. = 1, $p = 0,002$) y la radiación ($W = 9,584$, g.l. = 1, $p = 0,002$) sobre la supervivencia, al igual que la interacción región x radiación ($W = 23,191$, g.l. = 2, $p < 0,001$). En cambio, no hubo evidencia estadística de que la interacción región x humedad afectase a las tasas de supervivencia ($W = 2,701$, g.l. = 2, $p = 0,259$). En todas las regiones geográficas, especialmente en Península Ibérica y Marruecos, hubo una mayor supervivencia en zonas de mayor humedad (Fig. 5). La radiación ejerció un papel diferente en las distintas regiones, observándose una nula tendencia en Canarias, menor supervivencia en zonas más iluminadas en la Península Ibérica, lo contrario que ocurrió en Marruecos (Fig. 6).

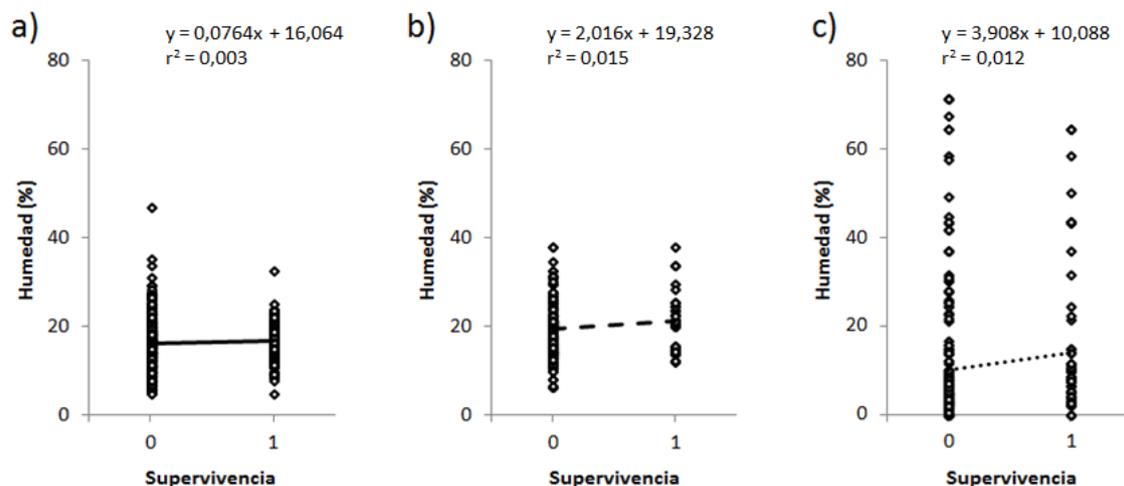


Fig. 5 Relación entre el porcentaje de humedad y la supervivencia (0 = no sobrevive, 1 = sobrevive) en cada región geográfica. La gráfica a) corresponde con Canarias, la b) con Marruecos y la c) con la Península Ibérica.

Cuando el tamaño de muestra fue el adecuado para los análisis realizados con SADIE ($n > 25$), se evaluaron los patrones espaciales de emergencia y supervivencia de las plántulas de *P. lusitanica*. La emergencia presentó en todos los casos patrones espaciales agregados (Tabla 2), aunque con tendencia a la aleatoriedad en las poblaciones canarias de



Llano y Cuadras durante el año 1. Del mismo modo, la supervivencia mostró un patrón espacial agregado, con la excepción de la población Llano el año 1, y Cuadras el año 2, donde dicho patrón resultó ser aleatorio, aunque sin alcanzar significación estadística.

3.3. Covariación entre los patrones espaciales abióticos y el reclutamiento

El estudio de la covariación entre las variables ambientales y las tasas de emergencia y supervivencia en las distintas poblaciones estudiadas presentó algunas asociaciones significativas (Tabla 3, Anexo 3.6). En el año 1 se encontraron asociaciones negativas en las poblaciones de Mesto y Llano, y positivas en Cuadras para la emergencia y radiación. Este mismo año, en esta última población se observó una asociación positiva entre la supervivencia y humedad, al igual que entre la supervivencia y radiación en la población de Remla (Tabla 3). Durante el año 2 se observó una relación espacial positiva entre la humedad y la supervivencia en las poblaciones ibéricas de Salóbriga y Mesto (Fig. 7), de modo que en estas poblaciones el éxito de supervivencia se correlacionó con zonas de mayor humedad. Ese mismo año, se encontró una disociación entre la radiación y la supervivencia en Salóbriga y entre la emergencia y radiación en Mesto (Fig. 7). Por el contrario, hubo una asociación en esta última relación en la población de Remla (Tabla 3).

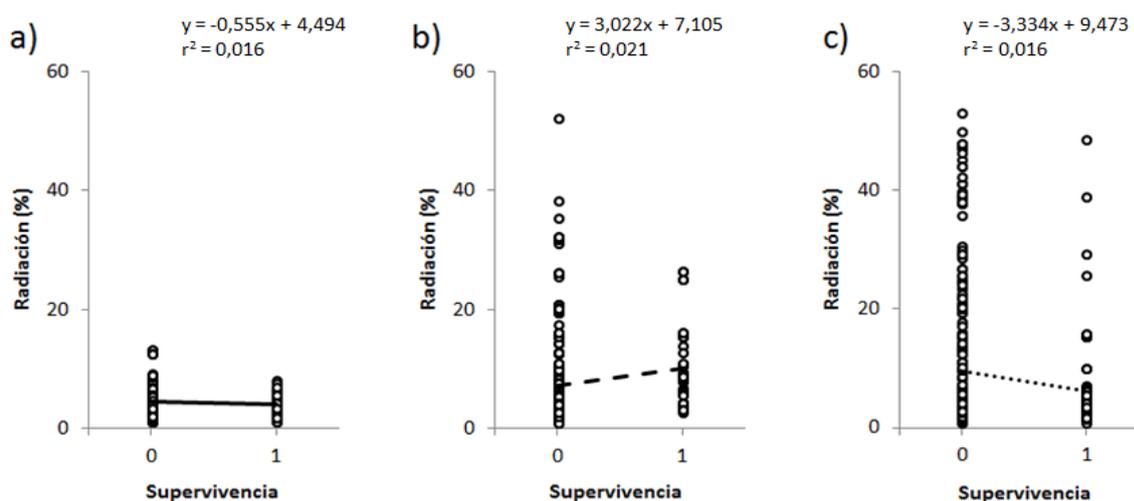


Fig. 6 Relación entre el porcentaje de radiación y la supervivencia (0 = no sobrevive, 1 = sobrevive) de cada región geográfica. La gráfica a) corresponde con Canarias, la b) con Marruecos y la c) con la Península Ibérica.

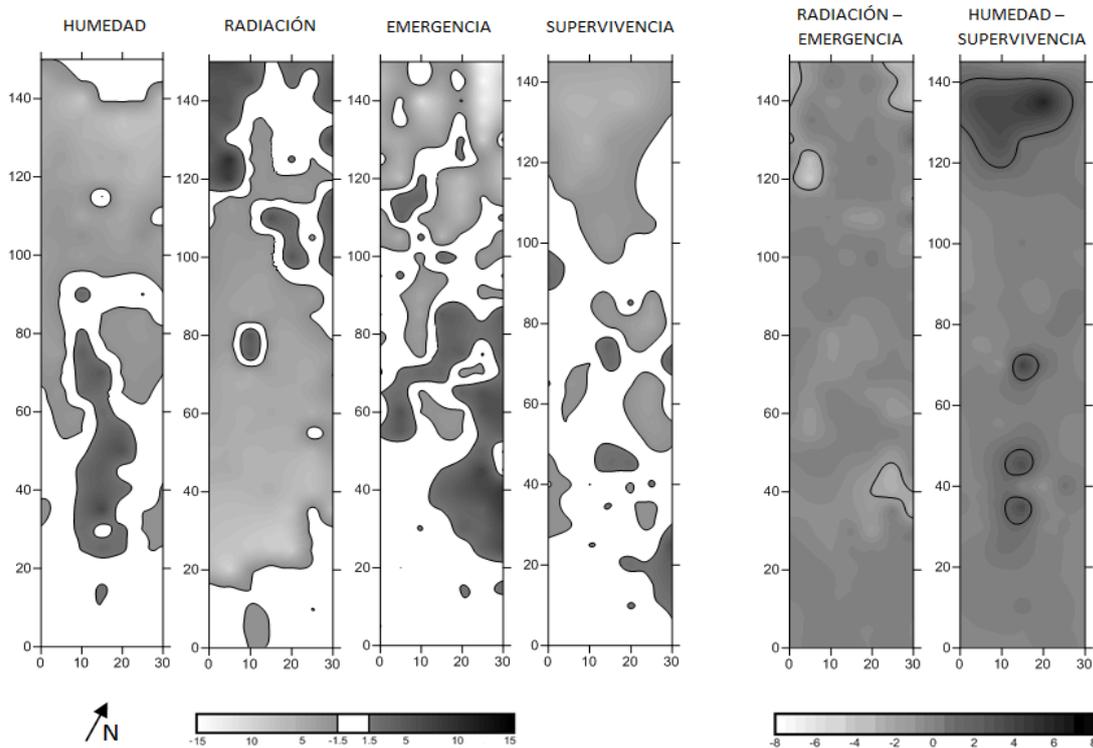


Fig. 7 Mapas de índice de agrupación SADIE (V_i) y asociación local (χ^2) para la parcela experimental de Mesto (Península Ibérica). Los cuatro primeros paneles de la izquierda corresponden con los índices de agrupación local de las variables estudiadas (humedad, radiación, emergencia de 2011 y supervivencia de 2011). En estos mapas solo muestran las zonas con presencia de claros ($V_i < -1.5$) y manchas ($V_i > 1.5$). Los dos paneles de la derecha representan mapas de asociación local entre la radiación y la emergencia de 2011 y entre la humedad y la supervivencia de 2011. Las zonas de color claro muestran asociación espacial negativa, mientras que las más oscuras asociación espacial positiva. Las zonas con asociación significativa ($p < 0,05$) están rodeadas por una línea negra. Las escalas no presentan unidades. Por brevedad solo se ha mostrado la parcela de Mesto a modo de ejemplo (ver anexo 3.6).

4. DISCUSIÓN

4.1. Variación geográfica en los factores abióticos

Los factores abióticos estudiados en este trabajo han mostrado cierta variabilidad regional. En la mayoría de poblaciones analizadas se observó un patrón de agregación de las variables abióticas, lo que demuestra la elevada heterogeneidad a pequeña escala, donde pequeñas distancias pueden suponer elevadas variaciones en dichos factores. Esto conlleva la existencia de un amplio espectro de micrositios, en los cuales las plantas pueden responder de manera diferente.

A nivel de región geográfica, las poblaciones localizadas en Canarias presentaron mayor homogeneidad, tanto en la humedad como en la radiación lumínica. Este resultado



probablemente responda a la localización de sus ubicaciones, emplazadas en formaciones de laurisilva. Concretamente, dichos bosques presentan un dosel arbóreo muy denso (Santos, 1990), donde los únicos claros, producidos por la caída de árboles, son rápidamente restituidos por los bancos de rebrotes (Arévalo & Fernández-Palacios, 1998), limitando así la luminosidad del sotobosque. Conjuntamente, durante el verano, la humedad edáfica proviene mayoritariamente de la denominada lluvia horizontal, resultante de la condensación de los húmedos vientos alisios al interceptar con la laurisilva (Kämmer, 1974). A menor escala, dicha homogeneidad en las variables ambientales no se observa. La existencia de agregaciones reveló que pequeñas variaciones en la luz y humedad pueden traducirse en la formación de manchas y claros, con la consiguiente diferenciación de micrositios. Este resultado probablemente se deba a la heterogeneidad del dosel arbóreo, característica de estos bosques lauroides (Santos, 1990), ejerciendo así un efecto diferenciador en la captación del agua de las nieblas (Kämmer, 1974) o en la luminosidad que llega al sotobosque (Morales *et al.*, 1996). Igualmente, las propiedades del suelo que determinan la capacidad de retención de agua (compactación física, porcentaje en materia orgánica, fragmentos de roca, etc.) pueden redistribuir el agua que llega al suelo y por consiguiente, crear agregaciones.

En Marruecos y en la Península Ibérica, a escala de región geográfica, se detectó una mayor heterogeneidad en los factores abióticos, lo que en principio supondría condiciones ambientales muy diferentes para el reclutamiento. Esta variabilidad también se ha observado a una menor escala, observándose la formación de agregados en dichas variables. En estas regiones, la humedad del suelo durante la época estival procede principalmente del aporte de los cursos o surgencias de agua. Este hecho origina una mayor humedad edáfica en los puntos cercanos a estos aportes, contrastando con las demás zonas, generalmente muy resacas por la baja pluviometría y las altas temperaturas estivales características del régimen climático mediterráneo (Rivas-Martínez, 2008). Además, las formaciones vegetales de las riberas y las del entorno adyacente, están compuestas por especies de ecología muy diferenciada, con distinta estructura y composición, lo que ejerce una mayor variabilidad en la luz que llega al sotobosque y por lo tanto un espectro más amplio de micrositios (Quero *et al.*, 2011).



Las asociaciones observadas entre las variables abióticas en la Península Ibérica pueden responder a que zonas con mayor humedad edáfica sustentan un mayor desarrollo y frondosidad de la vegetación, limitando con ello la entrada de luz. En Marruecos no se observó esta asociación tal vez debido a la acción antrópica, ya que las intensas talas han eliminado la cubierta vegetal arbórea en áreas con elevada humedad edáfica (obs. pers.).

Con todo lo anterior, cabe resumir que la mayor homogeneidad en la humedad y en la radiación del ámbito macaronésico contrasta con la elevada variabilidad existente en las regiones continentales mediterráneas. Sin embargo, a menor escala, se observa en todas las regiones la creación de agregados en las variables abióticas estudiadas que probablemente se traducirán en condiciones diferentes para el reclutamiento del loro.

4.2. Efectos regionales en el reclutamiento temprano

Nuestro experimento reveló un mayor reclutamiento en ámbitos climáticamente óptimos (Canarias) que en ámbitos marginales (Península Ibérica y Marruecos), tal y como se presuponía. Sin embargo, en todas las regiones geográficas estudiadas, nuestros resultados mostraron bajas tasas de reclutamiento temprano, similares al que otras especies relictas presentan en ámbitos mediterráneos (Hampe & Arroyo, 2002) o macaronésicos (Arévalo & Fernández-Palacios, 2000). Asimismo, se ha observado una elevada variabilidad espacio-temporal, hecho común en muchas especies de árboles (Warr *et al.*, 1994) y que pone de manifiesto que el reclutamiento temprano es la etapa demográfica más variable y menos predecible (Quero *et al.*, 2011).

La emergencia registrada en Canarias duplicó a las obtenidas en Marruecos y en la Península Ibérica. A menor escala, cabe señalar que en las parcelas donde fue posible estudiar las agregaciones en la emergencia, se observó una mayor agregación en la región Mediterránea que en la Macaronésica, probablemente debido a la mayor homogeneidad del entorno en Canarias.

Las tasas de supervivencia al periodo estival de las plántulas emergidas de *P. lusitanica* igualmente resultaron bajas, no mostrando variabilidad regional. Asimismo, se observó la existencia de agregaciones en la supervivencia, lo que sugiere la presencia de



asociaciones con factores ambientales a escala más fina (Gallardo, 2003; González-Rodríguez *et al.*, 2011).

4.3. Efectos abióticos sobre el reclutamiento temprano

En Canarias este estudio mostró una nula relación de la emergencia con los valores de radiación. Asimismo, en dicha región no se observó ningún patrón de supervivencia ligado a la disponibilidad de luz, tal y como se esperaba encontrar. Probablemente, la escasa variación de este factor ambiental en las parcelas estudiadas implique una respuesta similar del reclutamiento a dichos niveles.

En la Península Ibérica y en Marruecos, hubo una mayor emergencia en zonas con menos radiación. Normalmente, zonas más iluminadas suelen presentar una mayor herbivoría por grandes ungulados, simplemente por el hecho de estar más expuestas a los herbívoros. Precisamente, estos animales solo se han detectado en las poblaciones mediterráneas, lo que pudiera ejercer un efecto diferenciador con las macaronésicas. Asimismo, ambientes más luminosos suelen corresponder con claros y bordes del bosque, donde la cantidad de hojarasca es menor, lo que unido a la mayor radiación lumínica, implica una mayor fluctuación en las temperaturas y humedades del sustrato (Murcia, 1995). Este hecho es especialmente significativo en la región Mediterránea, como consecuencia de su mayor estacionalidad climática (Rivas-Martínez, 2008). Igualmente, las zonas más iluminadas suelen presentar mayor desarrollo de las herbáceas, las cuales pueden ejercer una competencia con las plántulas recién emergidas (Davis *et al.*, 1999), aunque también pueden funcionar como una protección frente a herbívoros o frente a una radiación excesiva (Lloret, 1998).

Este trabajo ha corroborado que la humedad del suelo ejerce un fuerte impacto en el establecimiento de plántulas de *P. lusitanica*, especialmente en ámbitos marginales (mediterráneos), tal y como habíamos postulado (Pulido *et al.*, 2008). Así, las típicas sequías estivales ocasionan gran estrés para las plantas, siendo el principal limitante en el reclutamiento de muchas especies que viven en estos ámbitos (por ejemplo, Marañón *et al.*, 2004a; Pulido & Díaz, 2005). Sin embargo, este patrón también se ha observado en áreas climáticamente más favorables, aunque con menor intensidad. Así, en Canarias, la menor



dependencia por elevadas humedades edáficas puede deberse a la compensación hídrica ejercida por las frecuentes nieblas características de la laurisilva.

De forma general, las especies vegetales pueden responder de diferente manera ante la luz, existiendo pocas que toleren la sombra profunda o la intensa radiación (Wright *et al.*, 2003). En principio, una alta radiación puede provocar estrés debido a la fotoinhibición (Valladares *et al.*, 2005), aunque la sombra también puede ejercer un efecto negativo en la supervivencia o crecimiento de las plántulas (Lambers *et al.*, 1998). Asimismo, la luz es un factor fundamental en la emergencia de muchas plantas (Derek & Black, 1994), no así para *P. lusitanica*, ya que las semillas pueden emerger a luminosidades muy bajas (Calleja, 2006). En cambio, una vez emergidas las plántulas, intensidades de radiación moderadas o altas favorecen su crecimiento (Pulido *et al.*, 2008), lo que incrementa su sistema radicular, hecho que a su vez puede favorecer una mayor resistencia a la sequía estival (Calleja, 2006). Contrariamente, algunos estudios han sugerido que en especies no tolerantes a déficits hídricos, la sequía estival puede verse agravada en zonas con altas radiaciones (Gómez-Aparicio *et al.*, 2005). Sin embargo, las plántulas de *P. lusitanica* se desarrollan mejor a radiaciones moderadas o altas, siempre y cuando tengan humedad edáfica elevada y constante, no tolerando la sombra intensa (Pulido *et al.*, 2008). Este hecho ha sido observado en Marruecos, donde se detectaron mayores tasas de supervivencia en zonas más iluminadas y húmedas. En cambio, en la Península Ibérica se observaron mayores supervivencias en zonas más sombreadas, posiblemente debido a las relaciones observadas entre las variables ambientales y que han sido discutidas en el apartado anterior.

Finalmente, cabe destacar el potencial efecto sobre la germinación y la supervivencia en las plántulas producidos por los compuestos alelopáticos presentes en el suelo de la laurisilva (Runnquist, 2005) y que podrían afectar al reclutamiento temprano.

4.4. Patrones espaciales abióticos y de reclutamiento temprano

Anteriormente se ha visto que la humedad resultó ser un buen predictor de la supervivencia. En ambientes marginales, el loro requiere zonas con humedad edáfica elevada y constante para su reclutamiento exitoso, lo que fuerza a la especie a ocupar ámbitos riparios en esta región (Calleja, 2006; Calleja & Sainz, 2009), tal y como ocurre en



otras especies arbóreas relictas (Hampe & Arroyo, 2002; Mejías *et al.*, 2007). Por ello, especies relictas como *P. lusitanica* habrían desplazado su hábitat hacia fondos de valle en regiones marginales, donde aprovecharían la mayor humedad y menor irradiación de estos ambientes (Pulido *et al.*, 2008). Esta compensación climática probablemente satisfecería las necesidades hídricas de estas especies (Hampe & Arroyo, 2002; Mejías *et al.*, 2002; Calleja, 2006), de modo que los bordes de cauces de agua, manantiales, rocas rezumantes, etc. serán los mejores y únicos microambientes para el reclutamiento de plántulas de loro en estas áreas. Consecuentemente, la disposición de *P. lusitanica* presentará una disposición lineal circunscrita a dichos hábitats.

En cambio, en Canarias, *P. lusitanica* ocupará la banda altitudinal donde se interceptan los húmedos vientos alisios y que son los responsables del mantenimiento de la laurisilva en dichas áreas. En el interior de dicha formación, los micrositios seguros estarían ligados a los condicionantes ambientales del dosel arbóreo en la intercepción del agua de las nieblas. Por ello, en esta región, la diferente disposición de las agregaciones en la humedad, unida a una menor dependencia por la humedad edáfica, ejercerían una distribución de *P. lusitanica* dispersa en el seno de la laurisilva.

5. CONCLUSIONES

Se ha demostrado que *P. lusitanica* sufre una alta mortalidad durante el reclutamiento temprano en todos los ámbitos geográficos estudiados. A pesar de ello, el reclutamiento es notablemente más bajo en áreas mediterráneas. A escala más fina, la agregación de los factores abióticos supone la creación de diferentes micrositios donde *P. lusitanica* presenta una respuesta diferencial en el reclutamiento, lo que conllevaría una disposición espacial diferencial de los ejemplares reclutados. En todas las escalas estudiadas, se ha demostrado el elevado requerimiento hídrico de las plántulas de *P. lusitanica*, siendo este el principal factor limitante en el reclutamiento temprano. Por ello, el fracaso en el reclutamiento en la región Mediterránea parece depender de la escasez de micrositios seguros libres de sequía, lo que habría llevado a ocupar hábitats riparios en estas regiones. En cambio, en Canarias, la menor dependencia por la humedad edáfica unida a la diferente disposición de micrositios seguros, implica una disposición más



homogénea en la laurisilva. Finalmente se observó que la radiación lumínica presenta un efecto variable según la región geográfica estudiada.

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). Estamos muy agradecidos a A. Pérez, A. Mateos, E. Juárez y A. Redouan, por la ayuda prestada en campo. 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.



BIBLIOGRAFÍA

- Abràmoff, M.D., Magalhães, P.J. & Ram, S.J., 2004. Image processing with imageJ. *Biophotonics International*, **11**, 36-41.
- Anderson, M.C., 1964. Studies of the woodland light climate: The photographic computation of light conditions. *Journal of Ecology*, **52**, 27-41.
- Arévalo, J.R. & Fernández-Palacios, J.M., 1998. Treefall gap characteristics and regeneration in the laurel forest of Tenerife. *Journal of Vegetation Science*, **9**, 297-306.
- Arévalo, J.R. & Fernández-Palacios, J.M., 2000. Seed bank analysis of tree species in two stands of the Tenerife laurel forest (Canary Islands). *Forest Ecology and Management*, **130**, 177-185.
- Arévalo, J.R., Fernández-Palacios, J.M. & Palmer, M.W., 1999. Tree regeneration and future dynamics of the laurel forest on Tenerife, Canary Islands. *Journal of Vegetation Science*, **10**, 861-868.
- Bañadares, A., Blanca, G., Güelmes, J., Moreno, J.C. & Ortiz, S., 2008. *Atlas y Libro Rojo de la Flora Vasculare Amenazada de España*. Dirección General de Medio Natural y Política Forestal (Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino). Sociedad Española de Biología de la Conservación de Plantas, Madrid.
- 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.
- Benito Garzón, M., 2002. *Potencialidad y conservación del elemento Paleotropical lauroide en la Península Ibérica. Predicciones mediante redes neuronales artificiales en el entorno de un sistema de información geográfica*. Memoria de Tesis Doctoral, Universidad Autónoma de Madrid, Madrid.
- Blondel, J. & Aronson, J., 1999. *Biology and wildlife of the Mediterranean region*. 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. & Sainz, H., 2009. Análisis e interpretación geobotánica de la estructura y composición florística de las loreras ibéricas. *Ecología*, **22**, 45-71.
- Clark, J.S., Beckage, B., Camill, P., Cleveland, B., HilleRisLambers, J., Lichter, J., McLachlan, J., Mohan, J. & Wyckoff, P., 1999. Interpreting recruitment limitation in forest. *American Journal of Botany*, **86**, 1-16.
- Davis, M.A., Wragge, K.J., Reich, P.B., Tjoelker, M.G., Schaeffer, T. & Muermann, C., 1999. Survival, growth, and photosynthesis of tree seedlings competing with herbaceous vegetation along a water-light-nitrogen gradient. *Plant Ecology*, **145**, 341-350.
- Derek, J. & Black, M., 1994. *Seeds, physiology of development and germination*. Plenum Press, New York.
- 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.
- Franco, J.A., 1964. O azereiro e as ginjeiras bravas. *Boletim da Sociedade Portuguesa de Ciências Naturais*, **10**, 66-90.
- Franks, S., 2010. Genetics, evolution, and conservation of island plants. *Journal of Plant Biology*, **53**, 1-9.
- Gallardo, A., 2003. Effect of tree canopy on the spatial distribution of soil nutrients in a Mediterranean Dehesa. *Pedobiologia*, **47**, 117-125.
- Gómez-Aparicio, L., Gómez, J.M., Zamora, R. & Boettinger, J.L., 2005. Canopy vs. soil effects of shrubs facilitating tree seedlings in Mediterranean montane ecosystems. *Journal of Vegetation Science*, **16**, 191-198.
- Gómez, J.M., Valladares, F. & Puerta-Piñero, C., 2004. Differences between structural and functional environmental heterogeneity caused by seed dispersal. *Functional Ecology*, **18**, 787-792.
- González-Rodríguez, V., Villar, R., Casado, R., Suárez-Bonnet, E., Quero, J.L. & Navarro-Cerrillo, R.M., 2011. Spatio-temporal heterogeneity effects on seedling growth and establishment in four *Quercus* species. *Annals of Forest Science*, **68**, 1217-1232.
- Hampe, A. & Arroyo, J., 2002. Recruitment and regeneration in populations of an endangered South Iberian Tertiary relict tree. *Biological Conservation*, **107**, 263-271.
- Hampe, A. & Petit, R.J., 2005. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters*, **8**, 461-467.
- Harper, J.L., 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, London.



- Herrera, C.M., Jordano, P., López-Soria, L. & Amat, J.A., 1994. Recruitment of a mast-fruiting, bird-dispersed tree: bridging frugivory activity and seedling establishment. *Ecological Monographs*, **64**, 315-344.
- Höllermann, P., 1981. Microenvironmental studies in the laurel forest of the Canary Islands. *Mountain Research and Development*, **1**, 193-207.
- Jordano, P. & Herrera, C.M., 1995. Shuffling the offspring: Uncoupling and spatial discordance of multiple sates in vertebrate seed dispersal. *Ecoscience*, **2**, 230-237.
- Jordano, P., Zamora, R., Marañón, T. & Arroyo, J., 2002. Claves ecológicas para la restauración del bosque mediterráneo. Aspectos demográficos, ecofisiológicos y genéticos. *Ecosistemas*, **11**
- Jordano, P., Pulido, F.J., Arroyo, J., García-Castaño, J.L. & García-Fayos, P., 2004. Procesos de limitación demográfica. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante* (ed. por F. Valladares), pp. 229-248. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Kämmer, F., 1974. Klima and vegetation auf Tenerife, besonders im Hinblick der nebelniederschlag. *Scripta Geobotanica*, **7**, 1-78.
- Kennington, J. & Helgason, R., 1980. *Algorithms for network programming*. John Wiley & Sons, New York.
- Lambers, H., Poorter, H. & Van Vuuren, M.M.I., 1998. *Inherent variation in plant growth. Physiological mechanism and ecological consequences*. Backhuys, Leiden (The Netherlands).
- Lechowicz, M.J. & Bell, G., 1991. The ecology and genetics of fitness in forest plants, part 2. Microspatial heterogeneity of the edaphic environment. *Journal of Ecology*, **79**, 687-696.
- Legendre, P. & Legendre, L., 1998. *Numerical ecology*. Elsevier Science, New York.
- Lloret, F., 1998. Fire, canopy cover and seedling dynamics in Mediterranean shrubland of northeastern Spain. *Journal of Vegetation Science*, **9**, 417-430.
- Maestre, F.T. & Quero, J.L., 2008. Análisis espacial mediante índices de distancia (SADIE). *Introducción al análisis espacial de datos en ecología y ciencias ambientales: métodos y aplicaciones* (ed. por E.A. Maestre F.T., Bonet A.), pp. 129-182. AEET-CAM, Madrid.
- Marañón, T., Zamora, R., Villar, R., Zavala, M.A., Quero, J.L., Pérez-Ramos, I.M., Mendoza, I. & Castro, J., 2004a. Regeneration of tree species and restoration under contrasted Mediterranean habitats: field and glasshouse experiments. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences*, **30**, 187-196.
- Marañón, T., Camarero, J.J., Castro, J., Díaz, M., Espelta, J.M., Hampe, A., Jordano, P., Valladares, F., Verdú, M. & Zamora, R., 2004b. Heterogeneidad ambiental y nicho de regeneración. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante* (ed. por F. Valladares), pp. 69-99. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Mejías, J.A., Arroyo, J. & Ojeda, F., 2002. Reproductive ecology of *Rhododendron ponticum* (Ericaceae) in relict Mediterranean populations. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **140**, 297-311.
- Mejías, J.A., Arroyo, J. & Marañón, T., 2007. Ecology and biogeography of plant communities associated with the post Plio-Pleistocene relict *Rhododendron ponticum* subsp. *baeticum* in southern Spain. *Journal of Biogeography*, **34**, 456-472.
- Milne, R.I., 2004. Phylogeny and biogeography of *Rhododendron* subsection Pontica, a group with a tertiary relict distribution. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **33**, 389-401.
- Morales, D., Jiménez, M.S., González-Rodríguez, A.M. & Cermák, J., 1996. Laurel forests in Tenerife, Canary Islands. *Trees*, **11**, 34-40.
- Morin, X., Augspurger, C. & Chuine, I., 2007. Process-based modeling of species' distributions: what limits temperate tree species' range boundaries? *Ecology*, **88**, 2280-91.
- Murcia, C., 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Tree*, **10**, 58-62.
- Nathan, R. & Muller-Landau, H.C., 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution*, **15**, 278-285.
- Perry, J.N., 1995. Spatial analysis by distance indices. *Journal of Animal Ecology*, **64**, 303-314.
- Perry, J.N., 1998. Measures of spatial pattern for counts. *Ecology*, **79**, 1008-1017.
- Perry, J.N. & Dixon, P.M., 2002. A new method to measure spatial association for ecological count data. *Ecoscience*, **9**, 133-141.
- Perry, J.N., Winder, L., Holland, J.M. & Alston, R.D., 1999. Red-blue plots for detecting clusters in count data. *Ecology Letters*, **2**, 106-113.
- Pignatti, S., 1978. Evolutionary trends in Mediterranean flora and vegetation. *Vegetatio*, **37**, 175-185.
- 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.



- Pulido, F.J. & Díaz, M., 2005. Regeneration of a Mediterranean oak: A whole-cycle approach. *Ecoscience*, **12**, 92-102.
- Quero, J.L., Herrero, A. & Zamora, R., 2011. Linking stochasticity to determinism of woody plant recruitment in a mosaic landscape: a spatially explicit approach. *Basic and Applied Ecology*, **12**, 161-171.
- Rivas-Martínez, S., 2008. *Global bioclimatics*. Disponible en: <http://www.globalbioclimatics.org>
- Rodríguez-Sánchez, F. & Arroyo, J., 2011. Cenozoic climate changes and the demise of Tethyan laurel forests : lessons for the future from an integrative reconstruction of the past. *Climate Change, Ecology and Systematics* (ed. por T.R. Hodgkinson, M.B. Jones, S. Waldren y J.A.N. Parnell). Cambridge University Press, Cambridge.
- Runnquist, M., 2005. Allelopathic potential in the laurel forest of Tenerife, Canary Islands. En: *Examensarbete i ämnet naturvårdsbiologi* vol. 145, (ed. S. Dept. of Conservation Biology)
- Santos, A., 1990. *Bosques de laurisilva en la región Macaronésica*. Council of Europe, Estrasburgo.
- Schemske, D.W., Husband, B.C., Ruckelshaus, M.H., Goodwillie, C., Parker, I. & Bishop, J.G., 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology*, **75**, 584-606.
- Schupp, E.W. & Fuentes, M., 1995. Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant-population ecology. *Ecoscience*, **2**, 267-275.
- Urbíeta, R., Pérez-Ramos, I.M., Zavala, M.A., Marañón, T. & Kobe, R.K., 2008. Soil water content and emergence time control seedling establishment in three co-occurring Mediterranean oak species. *Canadian Journal of Forest Research*, **38**, 2382-2393.
- Valladares, F. & Guzmán, B., 2006. Canopy structure and spatial heterogeneity of understory light in an abandoned Holm oak woodland. *Ann. For. Sci.*, **63**, 749-761.
- Valladares, F., Arrieta, S., Aranda, I., Lorenzo, D., Sanchez-Gomez, D., Tena, D., Suarez, F. & Pardos, J.A., 2005. Shade tolerance, photoinhibition sensitivity and phenotypic plasticity of *Ilex aquifolium* in continental Mediterranean sites. *Tree Physiology*, **25**, 1041-1052.
- Vargas, P., 2007. Are Macaronesian islands refugia of relict plant lineages?: a molecular survey. *Phylogeography of Southern European Refugia* (ed. por S. Weiss y N. Ferrand), pp. 297-314. Springer Netherlands.
- Verdú, M. & Traveset, A., 2005. Early emergence enhances plant fitness: A phylogenetically controlled meta-analysis. *Ecology*, **86**, 1385-1394.
- Warr, S.J., Kent, M. & Thompson, K., 1994. Seed bank composition and variability in five woodlands in south-west England. *Journal of Biogeography*, **21**, 151-168.
- Wright, S.J., Muller-Landau, H.C., Condit, R. & Hubbell, S.P., 2003. Gap-dependent recruitment, realized vital rates and size distributions of tropical trees. *Ecology*, **84**, 11.
- Zavala, M.A. & Zea, E., 2004. Mechanisms maintaining biodiversity in Mediterranean pine-oak forests: insights from a spatial simulation model. *Vegetatio*, **171**, 197-207.

CAPÍTULO

5



Reproducción vegetativa
en *Prunus lusitanica* L. : compromisos
funcionales y variación geográfica



ÍNDICE

RESUMEN	121
1. INTRODODUCCIÓN	122
2. MATERIAL Y MÉTODOS	125
3. RESULTADOS	131
4. DISCUSIÓN	136
5. CONCLUSIONES	143
AGRADECIMIENTOS	143
BIBLIOGRAFÍA	144



RESUMEN

Prunus lusitanica L. es uno de los escasos elementos paleotropicales terciarios que actualmente viven en la Cuenca Mediterránea. Se cree que la reproducción vegetativa ha tenido y tiene un importante papel en el mantenimiento de sus poblaciones. Por ello, en este trabajo se cuantificó la variación local y geográfica en la reproducción vegetativa, investigando los factores ambientales determinantes y los compromisos con la reproducción sexual. Se eligieron 59 poblaciones situadas en ambientes climáticos y geográficos diferentes en el norte de África, Península Ibérica y Macaronesia, donde se consideró la inversión en reproducción vegetativa como la suma de brotes basales y acodos en cepa muestreada. A nivel de población, se evaluó el efecto de determinados factores ecológicos (geográficos y climáticos) incluyendo perturbaciones; además, se evaluó el patrón óptimo-marginal a diferentes escalas. El estudio de la interacción entre la reproducción vegetativa y sexual se realizó a los niveles jerárquicos de población y cepa. 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 y el diámetro del tronco principal. 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. No se observó correlación negativa entre la reproducción sexual y vegetativa. La existencia de una relación positiva a nivel de cepa sugiere que ambas vías pueden depender del mismo grupo de recursos vinculados al crecimiento. 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.



1. INTRODUCCIÓN

La cuenca del Mediterráneo es una de las regiones con mayor biodiversidad del planeta, considerándose uno de los 18 puntos calientes (Myers *et al.*, 2000). Su importancia radica en el elevado número de especies, muchas de ellas endémicas (Comes, 2004), presentando diversos orígenes biogeográficos (Blondel & Aronson, 1999). Entre ellos sobresale el elemento paleotropical, relacionado con los antiguos bosques lauroides del Terciario. Las especies que componen dicho grupo actualmente prosperan en algunas zonas insulares macaronésicas (Vargas, 2007; Fernández-Palacios *et al.*, 2011) y en pequeñas áreas montañosas del Mediterráneo (Hampe & Arroyo, 2002; Quézel & Médail, 2003; Mejías *et al.*, 2007). Algunos de estos relictos poseen un área de distribución geográfica amplia, aunque con poblaciones muy dispersas y fragmentadas (Blondel & Aronson, 1999). Estas especies relictas han experimentado un complejo dinamismo demográfico relacionado con la extinción, la persistencia, la diferenciación local y/o la migración resultante de los ciclos glaciares e interglaciares (Médail & Diadema, 2009). Por ello, los patrones espaciales actuales de la mayoría de las especies arbóreas en el Mediterráneo son el resultado de pulsos cíclicos de contracción y expansión de sus rangos geográficos (Hewitt, 1996; Grivet & Petit, 2003).

A pesar de existir gran controversia (Sagarin & Gaines, 2002; Sagarin *et al.*, 2006), una idea central en Ecología es que las mayores densidades de una especie suelen ubicarse en áreas centrales, decreciendo progresivamente hacia la periferia (Brown, 1984; Brown *et al.*, 1996; Leuschner *et al.*, 2009). Sin embargo, en muchos trabajos se ha determinado que esta premisa no es aplicable a todas las especies (Lenoir & Svenning, 2013), ya que no necesariamente las mayores densidades se sitúan en el centro geográfico (Murphy *et al.*, 2006). Por ello, resulta más acertado definirla en función de los requerimientos ecológicos y de la calidad del hábitat (Kawecki, 2008), de modo que distinguimos entre regiones óptimas y marginales (Lenoir & Svenning, 2013). Por ello, generalmente son las condiciones climáticas las que determinan la regeneración de una especie en un ámbito geográfico amplio (Huntley, 1993; Morin *et al.*, 2007), por lo que es de esperar altos rendimientos en zonas óptimas y bajos en zonas marginales (Sagarin & Gaines, 2002).

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 la regeneración vegetativa o clonal la más común en angiospermas (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). En las especies que presentan ambas vías de reproducción, se tiene constancia de un cierto antagonismo entre estas dos actividades como consecuencia de una serie de interacciones funcionales (Vallejo-Marín *et al.*, 2010), observándose una correlación negativa entre ambas (Bazzaz *et al.*, 1987; Bond & Midgley, 2001). Este hecho es más patente cuando los recursos están limitados (Stearns, 1992), ya que una mayor inversión en un modo de reproducción puede repercutir negativamente en el otro (Silvertown, 2008). Por ello, se crea un compromiso o trade-off entre la reproducción sexual y vegetativa, que determinará en gran medida la demografía y dinámica de las poblaciones (Abrahamson, 1980; Caswell, 1985). El compromiso entre los dos modos de reproducción suele estar influenciado por las condiciones ambientales (Lei, 2010), genéticas (Eckert, 2002) y/o antrópicas (Bond & Midgley, 2001; Del Tredici, 2001), lo que genera cierta variabilidad geográfica. Además, las relaciones existentes entre ambas vías pueden diferir a nivel de ramet o genet (Vallejo-Marín *et al.*, 2010), lo que hace aún más complicado el sistema.

La reproducción vegetativa adquiere mayor importancia que la sexual en zonas marginales (Del Tredici, 2001; Mejías *et al.*, 2002; Bond & Midgley, 2003; García & Zamora, 2003; Silvertown, 2008; Bellingham & Sparrow, 2009). En estas áreas, el éxito en la producción de semillas o el reclutamiento por vía sexual suele ser menor (Eckert, 2002), debido a ciertas limitaciones en algunas de las etapas del proceso de reproducción sexual (Dorken & Eckert, 2001). En zonas marginales, donde generalmente existen condiciones ambientales subóptimas, la reproducción vegetativa será más ventajosa que la sexual, ya que esta última es más costosa en términos energéticos (Lei, 2010), minimizándose así los costes de establecimiento (Peterson & Jones, 1997). En el mismo sentido, la reproducción asexual también puede suponer un beneficio tras una perturbación (Bond & Midgley, 2001; Del Tredici, 2001), al restituir más rápidamente las partes afectadas. De esta manera, la reproducción vegetativa puede funcionar como un mecanismo para la persistencia de las especies bajo condiciones adversas o como una estrategia de recolonización tras eventos perturbadores. No obstante, la reproducción asexual tiene como inconveniente la baja tasa



de diversidad genotípica (Lei, 2010). Este hecho puede ocasionar múltiples fenómenos, como susceptibilidad a enfermedades y plagas, pérdida de viabilidad genética, vulnerabilidad a cambios en el medio, etc. Todo ello puede disminuir la capacidad de adaptación a largo plazo (Johannesson *et al.*, 2011). Sin embargo, la mayoría de las poblaciones con dominio de reproducción vegetativa presentan cambios esporádicos a reclutamiento sexual (Silvertown, 2008), pudiendo mantener en cierto modo la variación genética. Además, se pueden llegar a observar mutaciones somáticas en poblaciones donde está totalmente suprimido el reclutamiento sexual (Klekowski, 1988).

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”; Capítulo 2).

En este capítulo se evalúan una serie de hipótesis con las que intentamos responder a las siguientes cuestiones: (a) ¿las poblaciones marginales mediterráneas presentan una mayor reproducción vegetativa?; (b) ¿Los factores ecológicos (climáticos y/o geográficos) y las perturbaciones determinan la reproducción vegetativa de *P. lusitanica*? Paralelamente, partiendo de que la producción de inflorescencias puede limitar la disponibilidad de los meristemas utilizados para la expansión asexual (Guéber *et al.* 1992), probaremos la hipótesis del compromiso entre ambas vías de reproducción a escala jerárquica de población y de cepa (Harper, 1977; Reekie & Bazzaz, 1987; Obeso, 2002). Finalmente, una de las cuestiones que se plantea es cómo estas especies relictas terciarias han conseguido mantener sus poblaciones bajo condiciones ambientales no idóneas. A pesar de su constitución poliploide, *P. lusitanica* presenta niveles muy bajos de variación genética, que responde probablemente a un predominio en el reclutamiento por vía asexual y/o la apomixis (García-Verdugo *et al.*, 2013). Asimismo, la elevada clonalidad en la



especie es más patente en poblaciones continentales, mostrando las zonas insulares macaronésicas mayor variabilidad genética, lo que parece ser consecuencia de su origen más antiguo (Calleja *et al.*, 2009; García-Verdugo *et al.*, 2013; Calleja *et al.*, en prep.). Estos hechos probablemente respondan a un cuello de botella demográfico ocurrido durante las glaciaciones cuaternarias en estas zonas continentales (Muñoz & Calleja, 2013). En base a estos hechos, intentaremos responder a las siguientes preguntas: (c) ¿la reproducción vegetativa puede funcionar como una estrategia que facilita la permanencia de la especie en determinadas zonas adversas?, (d) ¿la reproducción vegetativa puede haber tenido un importante papel en el mantenimiento de las poblaciones en los refugios continentales y/o en la dinámica migratoria a partir de éstos durante los ciclos glaciales-interglaciales (Bennett, 1991)?

2. MATERIAL Y MÉTODOS

2.1. Especie estudiada

P. lusitanica es un árbol perenne de hoja lauroide, perteneciente a la familia de las rosáceas subgénero *Laurocerasus* (Kalkman, 1965). Se distinguen tres subespecies (Franco, 1964) que se distribuyen por la Península Ibérica y norte de Marruecos (*P. lusitanica* subsp. *lusitanica* L.), islas Canarias y Madeira (*P. lusitanica* subsp. *hixa* (Willd.) Franco) y archipiélago de las Azores (*P. lusitanica* subsp. *azorica* (Mouillef) Franco). Las poblaciones ibéricas y marroquíes se localizan en ambientes mediterráneos no lauroides (Calleja, 2006), en situación marginal (Capítulo 2), perteneciente a las regiones biogeográficas Mediterránea y Eurosiberiana, ocupando principalmente ámbitos riparios (Calleja & Sainz, 2009). Las poblaciones ubicadas en la región biogeográfica Macaronésica se distribuyen en el seno de la 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, diseminadas principalmente por aves (Calleja, 2006; Capítulo 3); 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 localizadas en la base del tronco principal (Del Tredici, 2001), facilitando así



la perpetuación del individuo (Bond & Midgley, 2001; Klimešová & Klimeš, 2007). 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. Éstos pueden permanecer indefinidamente en contacto con la cepa madre (Anexo 1.15), aunque con el paso del tiempo pueden independizarse de ésta convirtiéndose en nuevos individuos clónicos, por lo que pueden considerarse propagación clonal (Muñoz & Calleja, 2013). Ambos tipos de rebrotes (acodos y basales) son considerados reproducción vegetativa o asexual.

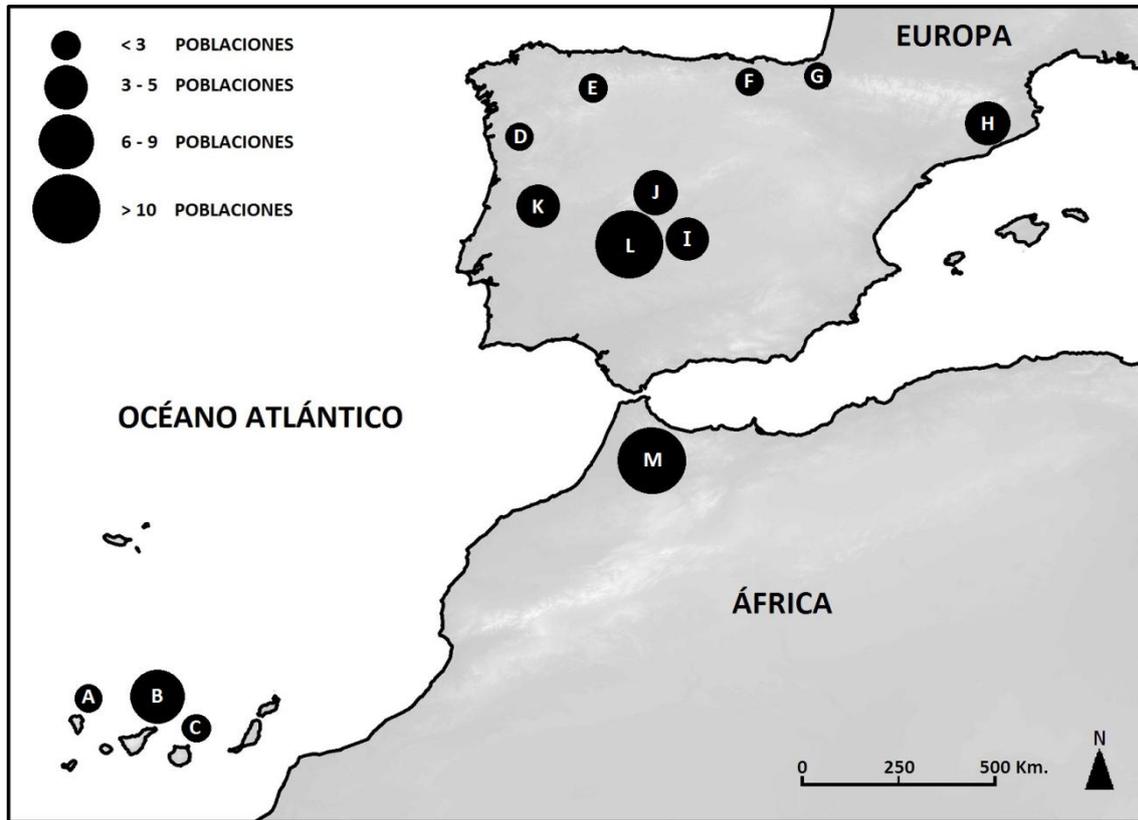


Fig. 1 Localización de las áreas geográficas donde se ha estudiado la reproducción vegetativa de *Prunus lusitanica*. Las áreas geográficas se distribuyen en tres ámbitos: Canarias (A–La Palma, B–Tenerife, C–Gran Canaria), Península Ibérica (D–Geres&Xurés&Miño, E–Ancares, F–Montes Vascos Occidentales, G–Montes Vascos Orientales, H–Montseny&Guillerias, I–Montes de Toledo, J–Gredos, K–Centro Portugal, L–Villuercas) y Marruecos (M–Rif). El tamaño del círculo indica el número de poblaciones analizadas y la letra interior muestra la denominación de las distintas áreas.



2.2. Área de estudio

Para la realización de esta investigación se han muestreado 59 poblaciones de *P. lusitanica*, distribuidas en tres ámbitos geográficos (Fig. 1): Canarias (8 poblaciones), Marruecos (13 poblaciones) y Península Ibérica (38 poblaciones), (Anexo 3.5). Las poblaciones de Canarias 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 (Anexo 1.3), 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 (Fernández-Palacios, 2009), cantidad que puede ser duplicada si añadimos la componente horizontal aportada por las nieblas (Kämmer, 1974).

En Marruecos y en la Península Ibérica, las poblaciones de *P. lusitanica* se desarrollan fundamentalmente en galerías riparias formadas por alisos (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.), avellanos (*Corylus avellana* L.), fresnos (*Fraxinus* spp.), arraqlanes (*Rhamnus frangula* P. Mill.), sauces (*Salix* spp.), durillos (*V. tinus* L.), abedules (*Betula* spp.) o acebos (*I. aquifolium* L.) (Calleja & Sainz, 2009). Dependiendo de la posición geográfica, estas comunidades pueden contactar con formaciones zonales, como alcornoques (*Quercus suber* L.), encinares (*Q. ilex* L. subsp. *ballota* (Desf.) Samp.), alsinares (*Q. ilex* L. subsp. *ilex*), melojares (*Q. pyrenaica* Willd.), quejigares de *Q. faginea* Lam., *Q. pubescens* Willd. y *Q. canariensis* Willd., castaños (*Castanea sativa* Mill.), robledales (*Q. robur* L.), madroñales (*Arbutus unedo* L.), hayedos (*Fagus sylvatica* L.), cedrales (*Cedrus atlantica* (Endl.) Carrière), pinares (*Pinus* spp.) o pinsapares (*Abies maroccana* Trab.) (Anexos 1.3 y 1.8). En el área continental, ocupada por la subespecie *P. lusitanica* subsp. *lusitanica*, existen territorios no sometidos a sequía estival, englobados dentro de la región biogeográfica Eurosiberiana. Como el déficit hídrico estival no es tolerado por la especie (Pulido *et al.*, 2008), se presume que esta región presentará hábitats más óptimos que el resto de las zonas continentales (región Mediterránea), que corresponderán con las áreas marginales a nivel continental (Capítulo 2).



2.3. 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, con diámetro a la altura del pecho (DBH) 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 (Anexo 1.16), 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 (Anexo 1.15). Todos los rebrotes presentan un desarrollo normal de hojas y pueden llegar a producir flores y frutos (Del Tredici, 2001; Calleja, 2006). 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 medio de rebrotes por cepa

El índice de regeneración sexual por población se cuantificó mediante la relación entre juveniles (ejemplares con DBH menor de 5 cm y más de 50 cm de altura) y adultos (ejemplares con DBH igual o mayor a 5 cm). La reproducción sexual a nivel de cepa se registró en base a la producción o no de flores y/o frutos durante dos años consecutivos, asumiendo que, en general, la especie presenta escasas fluctuaciones interanuales (Calleja, 2006). El primer año se determinó observando directamente la floración o fructificación en el árbol de estudio. La posible floración del año anterior se estableció en función de la existencia de inflorescencias y/o infrutescencias bajo su copa, ya que los racimos de éstas permanecen aproximadamente un año en el suelo sin descomponerse (obs. pers.). 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 (Anexo 1.1), 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). Paralelamente, cada ejemplar fue clasificado en 4 clases, en función del DBH del tronco principal (clase I: 5 a < 10 cm; clase II: 10 a < 15 cm; clase III: 15 a < 20 cm y clase IV \geq 20cm). Además, en una muestra representativa aleatoria de cepas, se midió el DBH exacto del tronco más grueso.

Para cada población se consideró un conjunto de variables ambientales y geográficas: latitud, distancia al mar y altitud media. Además se cuantificó una serie de variables climáticas que incluyen la precipitación media anual, precipitación del trimestre estival correspondiente a los meses de 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, temperatura media del trimestre estival, intervalo térmico anual, 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 y del Atlas Climático de Canarias, Madeira y Azores pertenecientes a la Agencia Estatal de Meteorología (AEMET). Los datos de precipitación 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).

2.4. 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. Para mejorar la interpretación de los resultados se ha aplicado una rotación de factores “varimax bruto” (Kaiser, 1958).



A escala poblacional, 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 el índice de regeneración sexual y los factores extraídos del análisis factorial de las variables climáticas y geográficas. Las variables que no cumplían la premisa de normalidad y homocedasticidad fueron transformadas a través de diferentes procedimientos (Box-Cox y Logaritmo). Como los procesos ecológicos pueden diferir dependiendo de la escala de estudio, dicho análisis se efectuó a nivel global de la especie, y a escala continental, únicamente ocupada por la subespecie *P. lusitanica* subsp. *lusitanica*. Las diferencias entre subconjuntos fueron evaluadas con pruebas post-hoc LSD de Fisher. Cuando alguno de los factores incluidos en nuestro modelo GLM resultó ser significativo, se utilizó la regresión lineal para examinar las relaciones de dicho factor con la reproducción vegetativa. Dicho procedimiento también se utiliza para evaluar la relación entre los dos tipos de reproducción.

Para estudiar los efectos del diámetro y la reproducción sexual (producción de flores) sobre la reproducción vegetativa a nivel de cepa hemos utilizado un modelo lineal generalizado (GLZ), asumiendo distribución gamma y función de enlace “logit”. Paralelamente, en cada zona geográfica (óptimo-marginal) y en cada categoría diamétrica, se han estudiado las posibles diferencias significativas entre árboles con producción de flores y árboles sin producción de flores sobre la reproducción vegetativa, utilizando para ello el test de la t de Student. Además, en un total de 1.319 cepas distribuidas por todos los ámbitos geográficos estudiados, utilizamos la regresión lineal para examinar las relaciones entre el DBH y la reproducción vegetativa. Todos los análisis estadísticos se realizaron con STATISTICA (versión 7.0, 2010).



3. RESULTADOS

3.1. Análisis factorial de las variables climáticas y geográficas

A través del análisis factorial, las variables climáticas y geográficas han sido agrupadas en un conjunto de tres factores, que explican el 92,7 % de la varianza total. El primer factor (Factor_1) explica un 47,1%, presentando fuertes cargas positivas para distancia al mar (0,83), temperatura media del trimestre estival (0,82), temperatura media de las máximas del mes más cálido del año (0,98), intervalo térmico anual (0,98), índice de evapotranspiración potencial estival (0,94) e índice de continentalidad de Gorezynski (0,94), con fuerte carga negativa para temperatura media de las mínimas del mes más frío del año (-0,72). El segundo factor (Factor_2) explica el 28,1% de la varianza total, mostrando fuertes cargas positivas para temperatura media anual (0,96) y evapotranspiración potencial anual (0,94). El tercer factor (Factor_3) representa el 17,5 % de la varianza total, presentando fuertes cargas positivas para latitud (0,79) y precipitación del trimestre estival (0,85), pero fuerte carga negativa para altitud media (-0,85). La única variable que no muestra representación significativa en un solo factor es precipitación media anual, quedando incluida con cargas negativas entre el primer y segundo factor (-0,34 y -0,66, respectivamente). Así, con dicha distribución de variables, el Factor_1 se relacionará con poblaciones con un clima continental. El Factor_2 corresponderá con las áreas más cálidas, mientras que el Factor_3 se vinculará con las zonas más norteañas, generalmente situadas en zonas de baja altitud donde apenas existe un déficit de precipitación estival.

3.2. Variabilidad en la reproducción vegetativa a nivel de población. Contraste del patrón óptimo-marginal

A nivel general, las poblaciones de *P. lusitanica* exhibieron altas tasas de reproducción vegetativa ($7,7 \pm 3,5$, $n = 59$), 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 (Tabla 1), observándose gran variabilidad dentro de cada uno de ellos (Anexo 3.5).



Tabla 1 Promedio y desviación estándar de los índices de reproducción vegetativa total (IR_VEG.), basal (IR_VEG.BAS.) y por acodo (IR_VEG.AC.) de *Prunus lusitanica* en los ámbitos y áreas geográficas estudiadas. (* Para el área “Centro Portugal” se estudió la reproducción vegetativa basal y por acodo en tres poblaciones, y la reproducción vegetativa total en cuatro poblaciones). N es el número de poblaciones estudiadas en cada área geográfica.

ÁMBITO GEOGRÁFICO	ÁREA GEOGRÁFICA	N	IR_VEG.	IR_VEG.BAS.	IR_VEG.AC.
CANARIAS	GRAN CANARIA	1	9,2	7,8	1,4
	LA PALMA	1	10,1	8,2	1,9
	TENERIFE	6	6,8 ± 1,7	5,9 ± 1,8	0,9 ± 0,5
	TOTAL	8	7,5 ± 2,0	6,4 ± 1,8	1,1 ± 0,6
PENÍNSULA IBÉRICA	ANCARES	1	9,7	5,3	4,5
	CENTRO PORTUGAL	4*	6,0 ± 3,3	5,1 ± 3,2	1,2 ± 1,1
	GERES & XURÉS & MIÑO	2	7,1 ± 3,8	6,0 ± 3,4	1,1 ± 0,4
	GREDOS	4	9,0 ± 1,1	8,0 ± 0,6	1,0 ± 0,6
	MONTES DE TOLEDO	4	11,9 ± 4,8	10,7 ± 4,5	1,2 ± 0,4
	MONTES VASCOS OCCIDENTALES	1	8,2	6,3	1,8
	MONTES VASCOS ORIENTALES	3	6,0 ± 3,2	4,8 ± 2,6	1,2 ± 0,9
	MONTSENY & GUILLERIAS	3	3,9 ± 2,0	2,7 ± 1,1	1,0 ± 0,9
	VILLUERCAS	16	7,9 ± 4,5	6,2 ± 3,4	1,4 ± 1,8
	TOTAL	38*	7,8 ± 4,0	6,4 ± 3,4	1,4 ± 1,4
MARRUECOS	RIF	13	7,8 ± 2,4	6,2 ± 1,7	1,6 ± 1,2
TOTAL	13	7,8 ± 2,4	6,2 ± 1,7	1,6 ± 1,2	

Tabla 2 Resultados del modelo GLM usado para probar los efectos sobre los índices de reproducción vegetativa total (IR_VEG.), basal (IR_VEG.BAS.) y por acodo (IR_VEG.AC.), de las variables climáticas y geográficas (resumidas en factores), junto con el índice de regeneración sexual (IR_sexual), el nivel de perturbación y la zona geográfica (óptimo - marginal) a escala global y continental.

ESCALA GEOGRÁFICA	Factor	IR_VEG.			IR_VEG. BAS.			IR_VEG. AC.		
		g.l.	F	p	g.l.	F	p	g.l.	F	p
Global	IR_SEXUAL	1	0,153	0,697	1	0,206	0,652	1	0,101	0,752
	FACTOR_1	1	2,810	0,100	1	3,605	0,063	1	0,152	0,698
	FACTOR_2	1	0,552	0,461	1	0,777	0,382	1	0,036	0,850
	FACTOR_3	1	0,535	0,468	1	0,548	0,463	1	0,025	0,875
	ZONA	1	1,957	0,168	1	2,814	0,100	1	0,098	0,755
	PERTURBACIÓN	2	6,896	0,002	2	7,059	0,002	2	2,534	0,090
Continental	IR_SEXUAL	1	0,655	0,423	1	0,636	0,430	1	0,477	0,494
	FACTOR_1	1	3,234	0,079	1	4,386	0,042	1	0,200	0,657
	FACTOR_2	1	0,175	0,678	1	0,314	0,578	1	0,080	0,779
	FACTOR_3	1	0,047	0,830	1	0,037	0,848	1	0,264	0,610
	ZONA	1	1,496	0,228	1	1,827	0,184	1	0,084	0,774
	PERTURBACIÓN	2	6,271	0,004	2	6,130	0,005	2	2,146	0,130

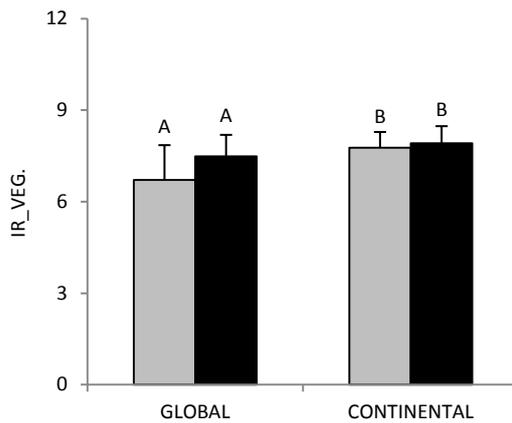


Fig. 2 Valores medios y error estándar del índice de reproducción vegetativa total (IR_VEG.) en zonas marginales (negro) y óptimas (gris) a escala global y continental. Letras diferentes sobre las barras indican diferencias estadísticamente significativas ($p < 0,05$).

Tanto a escala global como a escala continental, la reproducción vegetativa total no difirió entre zonas marginales y óptimas (Fig. 2 y Tabla 2). De igual modo, a ambas escalas, no se observaron diferencias significativas en los índices de reproducción vegetativa por rebrotes basales y por acodos entre zonas marginales y óptimas (Tabla 2).

En las dos escalas estudiadas, los resultados del modelo GLM mostraron que la reproducción vegetativa total varía significativamente en función de la perturbación (Tabla 2), observándose un incremento en esta vía de reproducción a intensidades de perturbación mayores (Fig. 3). Las pruebas post-hoc LSD de Fisher manifestaron diferencias significativas en cada nivel de intensidad (Fig. 3). Así, en el mismo sentido y a ambas escalas, la perturbación también ejerció una fuerte incidencia en los rebrotes basales, pero no en los acodos (Fig. 3, Tabla 2).

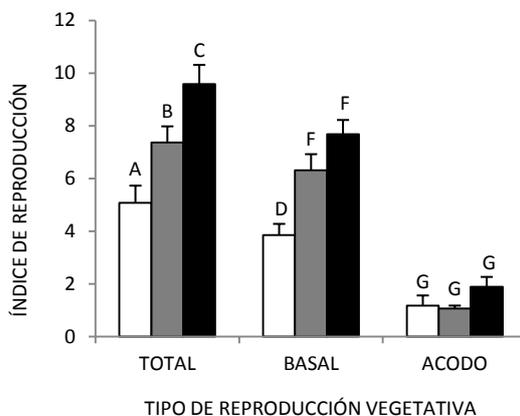


Fig. 3 Valores medios y error estándar de los distintos índices de reproducción vegetativa total, basal y por acodo de las poblaciones de *Prunus lusitanica* en función de la intensidad de la perturbación (color blanco: bajo; gris: medio; negro: alto). Letras diferentes sobre las barras indican diferencias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

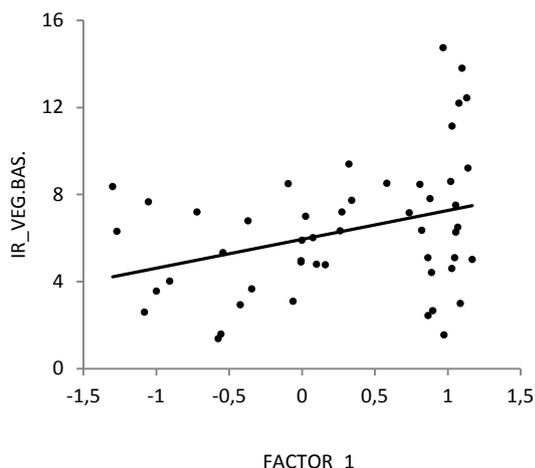


Fig. 4 Relación entre el índice de reproducción vegetativa basal (IR_VEG.BAS.) y el Factor_1 en las poblaciones estudiadas a escala continental. La línea de correlación indica una asociación positiva entre estas dos variables ($R^2 = 0,11$, $p = 0,019$). El factor_1 presenta fuertes cargas positivas para distancia al mar (0,83), temperatura media del trimestre estival (0,82), evapotranspiración potencial (0,94), índice de continentalidad de Gorezynski (0,94), intervalo térmico anual (0,98) y temperatura media de las máximas del mes más cálido del año (0,98), presentando fuerte carga negativa para temperatura media de las mínimas del mes más frío del año (-0,72).

Los factores climáticos y geográficos extraídos del análisis factorial no afectan significativamente a la reproducción vegetativa total. Solo se observó una tendencia positiva del Factor_1 con dicha variable (Tabla 2), aunque sin significación. En cambio, se detecta un efecto significativo y positivo ($R^2 = 0,11$, $p = 0,019$) de dicho factor sobre producción de rebrotes basales a escala continental (Tabla 2, Fig. 4).

Por otro lado, según nuestro modelo GLM, la reproducción sexual no mostró un efecto significativo sobre la reproducción vegetativa (Tabla 2). No se observó correlación entre ambas vías de reproducción ($R^2 = 0,007$, $p = 0,579$).

Tabla 3 Valores medios y error estándar del índice de reproducción vegetativa total de *Prunus lusitanica* en zonas óptimas y marginales en función de las distintas categorías de DBH. Los asteriscos indican los niveles de significancia entre árboles con o sin producción de flores: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$ y *** $P < 0,001$. Ns, no significativo.

ZONA	PRODUCCIÓN DE FLORES	$5 \leq \text{DBH} < 10$	$10 \leq \text{DBH} < 15$	$15 \leq \text{DBH} < 20$	$\text{DBH} \geq 20$
ÓPTIMA	NO	$3,7 \pm 0,6$	$4,4 \pm 0,3$ **	$6,0 \pm 0,5$	$8,5 \pm 0,7$ **
	SI	-	$9,4 \pm 2,5$	-	$13,3 \pm 1,6$
MARGINAL	NO	$4,3 \pm 0,3$ **	$5,3 \pm 0,5$ ***	$6,1 \pm 0,7$ ***	$8,4 \pm 0,9$ Ns
	SI	$6,0 \pm 0,3$	$9,4 \pm 0,5$	$11,5 \pm 0,8$	$11,0 \pm 0,6$

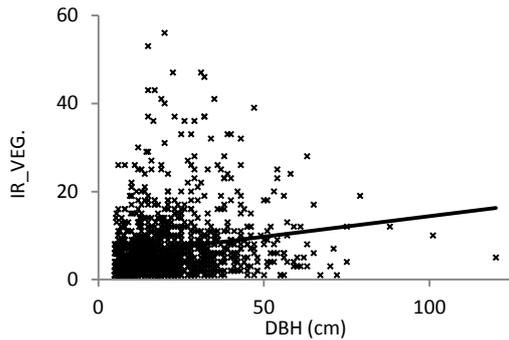


Fig. 5 Relación entre el diámetro a la altura del pecho (DBH, cm) y la reproducción vegetativa total (IR_VEG.) en ejemplares maduros (DBH \geq 5 cm) de *Prunus lusitanica* (n = 1.319). La línea de correlación indica una asociación positiva entre estas dos variables ($R^2 = 0,04$, $p < 0,001$).

3.3. Variabilidad en la reproducción vegetativa a nivel de cepa. Estudio del balance entre la reproducción vegetativa y sexual

De los resultados del modelo GLZ se obtuvo que la reproducción vegetativa total difiere significativamente en función de las categorías diamétricas (Wald = 166,37, g.l. = 3, $p < 0,001$) y de la floración (Wald = 129,01, g.l. = 1, $p < 0,001$). Del mismo modo, la interacción DBH x Floración resultó ser significativa en la reproducción vegetativa total (Wald = 12,44, g.l. = 3, $p = 0,006$).

La reproducción vegetativa total se correlaciona positivamente con el diámetro del tronco más grueso ($R^2 = 0,04$, $p < 0,0010$; Fig. 5). Un análisis más detallado reveló un incremento constante en esta vía de reproducción al aumentar la clase diamétrica en árboles sin floración (Fig. 6). Sin embargo, en los árboles con producción de flores, dicho incremento tendió a estabilizarse en las categorías de DBH mayores (Fig. 6, Tabla 3). Estos resultados también se detectaron diferenciando zonas marginales y óptimas (Tabla 3). Contrariamente a nuestras expectativas, en cada zona (marginal y óptima) y para cada clase diamétrica, los árboles con producción de flores presentaban mayor reproducción vegetativa total que los árboles sin producción floral, con la excepción de la clase diamétrica igual o mayor de 20 cm en zonas marginales (Tabla 3).

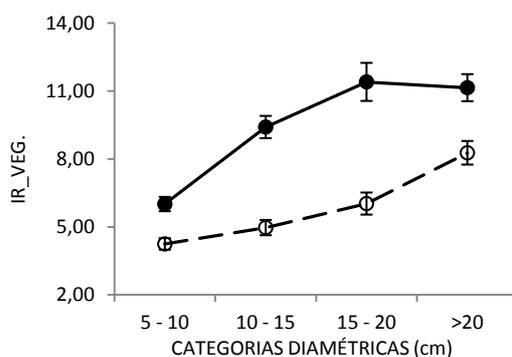


Fig. 6 Valores medios y error estándar de la reproducción vegetativa total (IR.VEG) de las distintas categorías diamétricas de DBH (cm) entre los árboles que florecen (puntos negros) y no florecen (puntos blancos) de *Prunus lusitanica*.



4. DISCUSIÓN

4.1. ¿Aumenta la reproducción vegetativa en áreas marginales?

Muchas especies de plantas tienen la capacidad de reproducirse tanto sexualmente como vegetativamente. El equilibrio entre ambas vías es muy variable (Honnay & Bossuyt, 2005), aunque generalmente está asociado a ciertos patrones promovidos generalmente por fluctuaciones ambientales. Nuestros resultados mostraron que *P. lusitanica* presentó elevadas tasas de reproducción vegetativa, homogéneas entre ámbitos geográficos, aunque con una importante variabilidad entre poblaciones. 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), fragmentados (Lhullier *et al.*, 2006) o con falta de nutrientes (Bellingham & Sparrow, 2009). Igualmente, la disponibilidad de humedad en el suelo (Jacquemyn *et al.*, 2005) o la altitud (Young *et al.*, 2002), también pueden ejercer un efecto sobre dicha vía de reproducción. Por ello, elevadas tasas de reproducción asexual se asocian a condiciones ambientales subóptimas, (Honnay & Bossuyt, 2005), donde la reproducción sexual puede presentar ciertas limitaciones (Dorken & Eckert, 2001). En este contexto, son muchos los estudios que han documentado el dominio de la reproducción vegetativa en dichas zonas (Del Tredici, 2001; Mejías *et al.*, 2002; Bond & Midgley, 2003; García & Zamora, 2003; Silvertown, 2008; Bellingham & Sparrow, 2009). Sin embargo, nuestros análisis no revelaron este fenómeno, mostrando las poblaciones óptimas tasas similares a las poblaciones marginales. Este resultado destaca básicamente por dos aspectos: primero, sorprende la inexistencia de diferencias entre ámbitos geográficos que presentan una historia evolutiva tan distinta (Calleja *et al.*, 2009; Calleja *et al.* en prensa); y segundo, la especie debería comportarse de diferente manera en ámbitos climáticamente distintos. En principio, estos hechos pueden relacionarse con la baja diversidad alélica encontrada en la especie (García-Verdugo *et al.*, 2013), que nos sugiere un comportamiento similar. Además, este trabajo ha mostrado que reproducción vegetativa está muy poco influenciada por los factores climáticos y/o geográficos generales que definen sus poblaciones. Por ello, probablemente ciertos factores locales sean más determinantes en la reproducción vegetativa (Dodd *et al.*, 2013; Muñoz & Calleja, 2013).



En este estudio, las poblaciones de *P. lusitanica* situadas en la zona óptima mostraron elevadas tasas de reproducción vegetativa, hecho que contrasta con el exiguo reclutamiento por vía sexual de dichas áreas (Capítulo 2 y 4). Hay varias razones que podrían explicar por qué ambas vías reproductivas no siguen el patrón esperado inicialmente. En primer lugar, la laurisilva habitada por *P. lusitanica*, presenta una baja radiación incidente sobre el dosel arbóreo, causada por el elevado número de días nublados o con nieblas (Kämmer, 1974), hecho que puede limitar la producción de semillas (Kato & Hiura, 1999). Además, estas formaciones están dominadas por árboles perennifolios que proyectan una intensa sombra (Morales *et al.*, 2005), no tolerada por las plántulas (Pulido *et al.*, 2008). Estos ambientes de poca luz promueven la reproducción asexual (Peterson & Jones, 1997; Silvertown, 2008; Muñoz & Calleja, 2013). Así, se podría entender la mayor relevancia de la reproducción vegetativa sobre la sexual. Precisamente, un elevado número de especies de la laurisilva, entre las que sobresale *P. lusitanica*, exhiben altas tasas de reproducción vegetativa (Fernández-Palacios & Arévalo, 1998), vía que les permitirá minimizar los costes de establecimiento (Peterson & Jones, 1997). 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 dichas formaciones.

Por otro lado, la laurisilva canaria actual es el resultado de un intenso manejo realizado sobre los bosques originales (Martín 2006). Por ello, especies altamente rebrotadoras, como es el caso del loro, pudieron incrementar su reproducción asexual, y como consecuencia, muchos de los rebrotes actuales, pudieron originarse en dichos periodos perturbados. Además, parece ser que *P. lusitanica* no presenta un sistema radicular potente, lo que se traduce en caídas ocasionales de árboles, considerándose el principal *gap-maker* (formador de claros por la apertura de la bóveda del bosque) de la laurisilva (Arévalo & Fernández-Palacios, 2007). Dichos claros son colonizados rápidamente por el banco de rebrotes, donde interviene de forma importante *P. lusitanica* (Arévalo & Fernández-Palacios, 2007).

En zonas continentales, con condiciones climáticas subóptimas, las elevadas tasas de reproducción vegetativa registradas responderían a su ubicación marginal (Del Tredici, 2001; Mejías *et al.*, 2002; Bond & Midgley, 2003; García & Zamora, 2003; Silvertown,



2008; Bellingham & Sparrow, 2009). Además, los hábitats ribereños en los cuales *P. lusitanica* se desarrolla, son frecuentemente inestables. Éstos pueden favorecer la reproducción vegetativa del loro, tal y como ocurre con otras especies ribereñas (*Salix* spp., *Alnus* spp., *Populus* spp.) con estrategias reproductivas similares (Koop, 1987).

Paralelamente, en las áreas continentales, esperábamos detectar notables diferencias entre poblaciones eurosiberianas y mediterráneas. Éstas últimas se consideran marginales por experimentar un marcado déficit hídrico estival y por lo tanto, serían susceptibles de invertir más en reproducción asexual. Sin embargo, nuestros resultados solo confirman la hipótesis inicial en el caso de la reproducción mediante rebrotes basales. Precisamente, de todos los factores analizados que incluyen las variables climáticas y geográficas, solo el Factor_1 presentó un efecto significativo sobre la reproducción vegetativa basal. Así, elevados valores en dicho factor, interpretados como poblaciones con clima más extremo, incrementan la reproducción vegetativa basal, lo que sugiere una mayor emisión de brotes basales como respuesta a una elevada adversidad climática (Honnay & Bossuyt, 2005).

4.2. ¿Inciden las perturbaciones en la reproducción vegetativa del loro?

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; Muñoz & Calleja, 2013). 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 de nuevo solo sobre los rebrotes basales. En cambio, el nivel de intensidad de la perturbación no afectó a los rebrotes por acodo. Asimismo, hay que tener en cuenta que este trabajo ha analizado un conjunto de perturbaciones a nivel de población. Sin embargo, la respuesta que los rebrotes basales y acodos presentan frente a perturbaciones concretas puede ser diferente (Muñoz & Calleja, 2013). En este contexto, solo 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.

4.3. ¿El tamaño de la planta determina la reproducción asexual en *P. lusitanica*?

A nivel de cepa, en este estudio se observó una relación positiva entre el tamaño del diámetro del tronco principal con la reproducción vegetativa del ejemplar considerado. En principio, un mayor diámetro implica una mayor disponibilidad de recursos (Zimmermann, 1983), por lo que una parte de ellos podría ir destinado a la reproducción vegetativa (Bazzaz *et al.*, 1987; Bond & Midgley, 2001; Konstantinidis *et al.*, 2006). Este hecho ya ha sido observado en otras especies vegetales templadas (Koop, 1987) y tropicales (Woolley *et al.*, 2008), incluso para en el propio loro (Muñoz & Calleja, 2013). Generalmente el tamaño se relaciona positivamente con la edad de las partes aéreas de las plantas (Boninsegna *et al.*, 1989; Matula *et al.*, 2012), por lo que a un mayor diámetro se espera una mayor acumulación de rebrotes. Conjuntamente, nuestros resultados sugieren que las altas tasas de reproducción vegetativa a diámetros mayores pueden que no solo sean un comportamiento constitutivo de la especie. A mayor edad, también aumentan las probabilidades de eventos perturbadores o incidencias ambientales que puedan incrementar la reproducción vegetativa (Muñoz & Calleja, 2013).

4.4. Reproducción vegetativa versus sexual

El equilibrio entre el crecimiento vegetativo y la reproducción sexual es un paradigma fundamental en la evolución de la historia vital de las plantas, del que subyace la hipótesis de compensaciones o trade-off. Según esta suposición, se espera que un aumento en la inversión de un tipo de reproducción conlleve la disminución en el otro (Harper, 1977; Bazzaz *et al.*, 1987; Bond & Midgley, 2001; Obeso, 2002; Silvertown,



2008), debido a que ambas funciones reproductivas compiten por una cantidad limitada de recursos comunes (Żywiec & Zielonka, 2013). A nivel poblacional, *P. lusitanica* no mostró tal patrón en una escala geográfica amplia. Por ello, una conclusión que se extrae de este resultado, es que el dominio de la reproducción vegetativa en el loro no responde directamente a los bajos valores hallados en los índices de regeneración sexual, tal y como argumentaban algunos autores para otras especies vegetales (Eckert, 2002; Billingham *et al.*, 2003; Beatty *et al.*, 2008). En principio, la inversión que la planta realiza en un modo de reproducción u otro, puede mostrar una amplia variación poblacional (Eckert & Barrett, 1992; Eriksson, 1996), especialmente en entornos heterogéneos (Barringer *et al.*, 2013), aunque es esperable un patrón común. La falta de correlación entre ambas vías reproductivas a nivel poblacional, podría explicarse por el hecho de que el esfuerzo reproductivo sexual y vegetativo pueden verse influenciados de forma independiente por las mismas variables ambientales, como pueden ser las condiciones climáticas (Knops & Koenig, 2007; Żywiec & Zielonka, 2013). En este contexto, estudios anteriores han mostrado que parte de la variabilidad observada en la reproducción sexual de *P. lusitanica* solo es explicada por algunos factores ambientales como la precipitación estival, la latitud, la temperatura media, etc. de sus poblaciones (Capítulo 2). En cambio, este trabajo ha revelado la nula influencia de dichas variables en la reproducción vegetativa por lo que se podría asumir una nula interacción entre ambos modos de reproducción. Además, nosotros creemos que otros aspectos, como pueden ser las perturbaciones, pueden ser mucho más determinantes en estas interacciones. En este sentido, por ejemplo, un impacto como el ramoneo por animales domésticos y/o cinegéticos, puede eliminar brinzales de plántulas de *P. lusitanica*, mermando con ello el reclutamiento sexual (Calleja, 2006). En cambio, dicha perturbación puede favorecer la reproducción vegetativa a través de rebrotes basales. Por ello, los valores que presentan ambas vías de reproducción probablemente respondan a condiciones ambientales concretas (Dodd *et al.*, 2013; Muñoz & Calleja, 2013) y no a las características climáticas y geográficas generales que definen las poblaciones.

En una escala jerárquica menor, a nivel de cepa, el estudio de las correlaciones entre ambas vías de reproducción mostró una correlación positiva. Nuestros resultados están en línea con algunos trabajos publicados para otras especies (Reekie & Bazzaz, 1987; Despland & Houle, 1997). Dicha relación positiva nos sugiere que ambas vías de reproducción se basan en los mismos recursos vinculados al crecimiento, destinándose



proporcionalmente, hecho denominado como “Hipótesis de Inversión Proporcional” (Despland & Houle, 1997; Cipollini *et al.*, 2004).

Al igual que ocurría con la reproducción vegetativa, la exploración de nuestros resultados reveló que la reproducción sexual se relaciona positivamente con el crecimiento, al existir una mayor proporción de árboles que producen flores a diámetros mayores. Este patrón, ya documentado para algunas poblaciones ibéricas de loro (Calleja, 2006), es característico en todo su área de distribución. En principio, esta mayor capacidad de florecer en árboles con mayor diámetro podría explicarse debido a que un tallo más grueso se traduce en un mayor transporte de recursos (Zimmermann, 1983), al igual que ocurre con la reproducción vegetativa, existiendo igualmente una mayor probabilidad para destinarlos a la vía sexual. Como consecuencia, los árboles de todas las categorías diamétricas estudiadas con producción floral mostraron una elevada reproducción vegetativa. Asimismo, esta falta de competencia entre la reproducción sexual-vegetativa podría explicarse por una elevada cantidad de recursos disponibles en los árboles (Sánchez-Humanes *et al.*, 2011). De hecho, una mayor reproducción vegetativa conlleva un aumento de la biomasa, y con ello una mayor tasa fotosintética. A su vez, también se observó que en los árboles que florecen la producción de rebrotes tendió a estabilizarse a diámetros mayores. Este hecho nos sugiere que si ambas vías reproductivas dependen del mismo grupo de recursos, el transporte de éstos tiende a compensarse en los tallos más gruesos, ya que existe una demanda proporcional de las dos vías sobre un conjunto de recursos limitados. Sin embargo, en árboles sin floración, al no existir recursos que se destinen hacia la vía sexual, éstos se destinarán al aumento de biomasa, lo que supone un mayor crecimiento vegetativo, aunque menor que en árboles con floración, corroborando así la hipótesis de Inversión Proporcional (Despland & Houle, 1997; Cipollini *et al.*, 2004).

4.5. Importancia de la reproducción vegetativa

Como consecuencia de la gran profusión de rebrotes vegetativos en *P. lusitanica*, un hecho característico en la especie es su arquitectura de múltiples tallos (Muñoz & Calleja, 2013). En comparación con individuos monocaulales, los ejemplares multicaulales 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). Esta característica es especialmente valiosa en zonas donde la reproducción sexual está limitada ambientalmente (Sperens, 1996; Kawecki, 2008), tal y como exhibe *P. lusitanica* en la mayoría de sus poblaciones (Capítulos 2 y 4). Paralelamente, dicha estructura multicauale aumenta 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), maximizando a su vez el espacio disponible con el fin de obtener y compartir recursos de forma más eficaz (Lei, 2010). Igualmente, y tal como se había comentado anteriormente, 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). Sin embargo, una 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). De todas formas, la mayor parte de las poblaciones de *P. lusitanica* presenta un cierto grado de reclutamiento sexual esporádico (Capítulos 2 y 4, Anexo 1.14), aspecto esencial en el mantenimiento de la variabilidad genética de las especies vegetales (Honnay & Bossuyt, 2005).

Hoy en día, se cree que la reproducción asexual ha sido muy importante durante las glaciaciones en el mantenimiento de los refugios de ciertas especies vegetales y en la dinámica migratoria durante los periodos interglaciales (Bennett, 1991). Durante el último máximo glaciario (LGM; 21.000 BP), la elevada reproducción vegetativa del loro podría haber facilitado la permanencia de la especie en los refugios continentales, tal y como ocurre en otras especies (Bhagwat & Willis, 2008). Con la mejoría climática acontecida durante el holoceno medio (Pons & Reille, 1988), *P. lusitanica* se extendería rápidamente colonizando amplias zonas del Mediterráneo occidental, gracias a la dispersión ejercida por las aves (Calleja & Sainz, 2009; Capítulo 3). Una vez instalada la especie en los nuevos parches, la reproducción vegetativa habría adquirido una mayor entidad en la invasión y establecimiento posterior (Kawecki, 2008), corroborado por la alta clonalidad existente en algunas de las poblaciones continentales (García-Verdugo *et al.*, 2013). La contracción



posterior hacia sus ubicaciones actuales probablemente se deba al deterioro climático actual y al creciente impacto humano (Calleja *et al.*, 2009; Calleja *et al.*, en prep.). Por ello, todas estas evidencias, unidas a la autocompatibilidad del loro (Calleja, 2006), habrían favorecido la persistencia de sus poblaciones (Menges, 1997; García & Zamora, 2003).

5. CONCLUSIONES

De este trabajo se extraen tres importantes conclusiones. En primer lugar, la elevada reproducción vegetativa que presenta la especie está muy influenciada por el nivel de perturbación (natural y antrópica) y es más independiente de las condiciones ecológicas (climáticas y geográficas). En segundo lugar, no se cumple el patrón óptimo-marginal esperado, pues la intensidad de la reproducción vegetativa es similar en ambas zonas. En tercer lugar, se constata la inexistencia de compensaciones entre la reproducción vegetativa y sexual en los niveles jerárquicos de población y cepa. Así, tal y como sugieren algunos autores, la reproducción asexual no puede considerarse como una alternativa competidora o sustituta de la reproducción sexual (Silvertown, 2008). Más bien, la reproducción vegetativa funciona como una estrategia que complementa a la vía sexual, permitiendo así la permanencia de *P. lusitanica* en ciertos hábitats (óptimos o marginales) donde la reproducción sexual está parcialmente limitada.

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). Estamos muy agradecidos a A. Pérez por la ayuda prestada en campo. 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.



BIBLIOGRAFÍA

- Abrahamson, W.G., 1980. Demography and vegetative reproduction. *Demography and evolution in plant populations* (ed. por O.T. Solbrig), pp. 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 Ecology*, **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 (windward and leeward) on Tenerife, Canary Islands. *Journal of Forest Research*, **17**, 184-192.
- Barringer, B.C., Koenig, W.D. & Knops, J.M.H., 2013. Interrelationships among life-history traits in three California oaks. *Oecologia*, **171**, 129-139.
- Bazzaz, F.A., Chiarello, N.R., Coley, P.D. & Pitelka, L.F., 1987. Allocation resources to reproduction and defense. *BioScience*, **37**, 58-67.
- Beatty, G.E., McEvoy, P.M., Sweeney, O. & Provan, J., 2008. Range-edge effects promote clonal growth in peripheral populations of the one-sided wintergreen *Orthilia secunda*. *Diversity and Distributions*, **14**, 546-555.
- 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. *Journal of Ecology*, **97**, 472-483.
- Bennett, K.D., 1991. Quaternary refugia of north european trees. *Journal of Biogeography*, **18**, 103-115.
- Bhagwat, S.A. & Willis, K.J., 2008. Species persistence in northerly glacial refugia of Europe: a matter of chance or biogeographical traits? *Journal of Biogeography*, **35**, 464-482.
- Billingham, M.R., R., T.B.H., Filipe, A. & Ester, A.S., 2003. Is asexual reproduction more important at geographical limits? A genetic study of the seagrass *Zostera marina* in the Ria Formosa, Portugal. *Marine Ecology Progress Series*, **265** 77-83.
- Blondel, J. & Aronson, J., 1999. *Biology and wildlife of the Mediterranean region*. Oxford University Press, Oxford.
- Bond, W.J. & Midgley, J.J., 2001. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in Ecology & Evolution (Personal edition)*, **16**, 45-51.
- Bond, W.J. & Midgley, J.J., 2003. The evolutionary ecology of sprouting in woody plants. *International Journal of Plant Sciences*, **164**, 103-114.
- Boninsegna, J.A., Villalba, R., Amarilla, L. & Ocampo, J., 1989. Studies in tree rings, growth rates and age-size relations of tropical tree species in Misiones, Argentina. *IWA Bulletin*, **10**, 161-169.
- 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. & Sainz, H., 2009. Análisis e interpretación geobotánica de la estructura y composición florística de las loreras ibéricas. *Ecología*, **22**, 45-71.
- 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.
- Caswell, H., 1985. Evolutionary demography of clonal organisms. *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms* (ed. por J.B.C. Jackson, L.W. Buss y R.E. Cook), pp. 187-224. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- Cipollini, M.L., Paulk, E., Mink, K., Vaughn, K. & Fischer, T., 2004. Defense tradeoffs in fleshy fruits: effects of resource variation on growth, reproduction, and fruit secondary chemistry in *Solanum carolinense*. **30**, 1-17.
- Comes, H.P., 2004. The Mediterranean region – a hotspot for plant biogeographic research. *New Phytologist*, **164**, 11-14.
- Del Tredici, P., 2001. Sprouting in temperate trees: A morphological and ecological review. *The Botanical Review*, **67**, 121-140.
- Despland, E. & Houle, G., 1997. Climate influences on growth and reproduction of *Pinus banksiana* (Pinaceae) at the limit of the species distribution in eastern North America. *American Journal of Botany*, **84** (8), 928-937.
- Dodd, R.S., Mayer, W., Nettel, A. & Afzal-Rafii, Z., 2013. Clonal growth and fine-scale genetic structure in tanoak (*Notholithocarpus densiflorus*: Fagaceae). *Journal of Heredity*, **104**, 105-114.
- Dorken, M.E. & Eckert, C.G., 2001. Severely reduced sexual reproduction in northern populations of a clonal plant, *Decodon verticillatus* (Lythraceae). *Journal of Ecology*, **89**, 339-350.
- Eckert, C.G., 2002. The loss of sex in clonal plants. *Evolutionary Ecology*, **15**, 501-520.



- Eckert, C.G. & Barrett, S.C.H., 1992. Stochastic loss of style morphs from populations of tristylous *Lythrum salicaria* and *Decodon verticillatus* (Lythraceae). *Evolution*, **46**, 1014-1029.
- 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., 2009. Laurisilvas macaronésicas (*Laurus*, *Ocotea*). *Bases ecológicas preliminares para la conservación de los tipos de hábitat de interés comunitario en España* (ed. por A.A.V.V). Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, Madrid.
- 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.
- 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.
- García Antón, M., Maldonado Ruiz, J., Morla Juaristi, C. & Sainz Ollero, H., 2002. Fitogeografía histórica de la Península Ibérica. *La Diversidad Biológica de España* (ed. por F.D. Pineda, J.M. De Miguel, M.A. Casado y J. Montalvo), pp. 45-64. Prentice Hall, Madrid.
- García, D. & Zamora, R., 2003. Persistence, multiple demographic strategies and conservation in long-lived Mediterranean plants. *Journal of Vegetation Science*, **14**, 921-926.
- Grivet, D. & Petit, R.J., 2003. Chloroplast DNA phylogeography of the hornbeam in Europe: Evidence for a bottleneck at the outset of postglacial colonization. *Conservation Genetics*, **4**, 47-56.
- Hampe, A. & Arroyo, J., 2002. Recruitment and regeneration in populations of an endangered South Iberian Tertiary relict tree. *Biological Conservation*, **107**, 263-271.
- Harper, J.L., 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, London.
- Henkel, T.W., 2003. Monodominance in the ectomycorrhizal *Dicymbe corymbosa* (Caesalpinaceae) from Guyana. *Journal of Tropical Ecology*, **19**, 417-437.
- Hewitt, G.M., 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society*, **58**, 247-276.
- Honnay, O. & Bossuyt, B., 2005. Prolonged clonal growth: escape route or route to extinction? *Oikos*, **108**, 427-432.
- Jacquemyn, H., Brys, R., Honnay, O., Hermy, M. & Roldán-Ruiz, I., 2005. Local forest environment largely affects below-ground growth, clonal diversity and fine-scale spatial genetic structure in the temperate deciduous forest herb *Paris quadrifolia*. *Molecular Ecology*, **14**, 4479-4488.
- Johannesson, K., Johansson, D., Larsson, K.H., Huenchunir, C.J., Perus, J., Forslund, H., Kautsky, L. & Pereyra, R.T., 2011. Frequent clonality in fucoids (*Fucus radicans* and *Fucus vesiculosus*; fucales, *Phaeophyceae*) in the Baltic sea. *Journal of Phycology*, **47**, 990-998.
- Kaiser, H.F., 1958. The varimax criterion for analytic rotation in factor analysis. *Psychometrika*, **23**, 187-200.
- 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.
- Klekowski, E.J., 1988. *Mutation, Developmental Selection and Plant Evolution*, New York, USA.
- Klimeš, L., Klimešová, J., Hendriks, R. & Van Groenendael, J., 1997. Clonal plant architecture: a comparative analysis of form and function. *The ecology and evolution of clonal plants* (ed. por H. De Kroon y J. Van Groenendael), pp. 1 - 29. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.
- Klimešová, J. & Klimeš, L., 2007. Bud banks and their role in vegetative regeneration – A literature review and proposal for simple classification and assessment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **8**, 115-129.
- Knops, J.M.H. & Koenig, W.D., 2007. Negative correlation does not imply a tradeoff between growth and reproduction in California oaks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America (PNAS)*, **104**, 16982-16985.



- Konstantinidis, P., Tsiourlis, G. & Xofis, P., 2006. Effect of fire season, aspect and pre-fire plant size on the growth of *Arbutus unedo* L. (strawberry tree) resprouts. *Forest Ecology and Management*, **225**, 359-367.
- Koop, H., 1987. Vegetative reproduction of trees in some European natural forest. *Vegetatio*, **72**, 103-110.
- 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.
- Lenoir, J. & Svenning, J.C., 2013. Geographic and Global Issues: Latitudinal and Elevational Range Shifts under Contemporary Climate Change. *Encyclopedia of Biodiversity* (ed. por S. Levin), pp. 599-611. Waltham, MA: Academic Press.
- Lhullier, E., Butaud, J.F. & Bouvet, J.M., 2006. Extensive clonality and strong differentiation in the insular Pacific tree *Santalum insulare*: implications for conservation. *Annals of Botany*, **98**, 1061-1072.
- Martín, U., 2006. *Historia general de la comarca de Anaga*. Ediciones IDEA.
- Matula, R., Svátek, M., Kůrová, J., Úradníček, L., Kadavý, J. & Kneifl, M., 2012. The sprouting ability of the main tree species in Central European coppices: implications for coppice restoration. *European Journal of Forest Research*, **131**, 1501-1511.
- Médail, F. & Diadema, K., 2009. Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean basin. *Journal of Biogeography*, **36**, 1333-1345.
- Mejías, J.A., Arroyo, J. & Ojeda, F., 2002. Reproductive ecology of *Rhododendron ponticum* (Ericaceae) in relict Mediterranean populations. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **140**, 297-311.
- Mejías, J.A., Arroyo, J. & Marañón, T., 2007. Ecology and biogeography of plant communities associated with the post Plio-Pleistocene relict *Rhododendron ponticum* subsp. *baeticum* in southern Spain. *Journal of Biogeography*, **34**, 456-472.
- Menges, E., 1997. Evaluating extinction risks in plant populations. *Conservation biology for the coming decade* (ed. por P.L. Fiedler y P.M. Kareiva), pp. 49-65. Chapman & Hall, New York.
- Morales, D., González-Rodríguez, A.M., Peters, J., Luís-Díaz, V.C. & Jiménez, M.S., 2005. Ecofisiología de los bosques de laurisilva y pinar de Tenerife. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales*, **20**, 25-35.
- 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.
- Murphy, H.T., VanDerWal, J. & Lovett-Doust, J., 2006. Distribution of abundance across the range in eastern North American trees. *Global Ecology and Biogeography*, **15**, 63-71.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B. & Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403**, 853-858.
- Obeso, J.R., 2002. The costs of reproduction in plants. *New Phytologist*, **155**, 321-348.
- Peterson, C.J. & Jones, R.H., 1997. Clonality in woody plants: a review and comparison with clonal herbs. *The ecology and evolution of clonal plants* (ed. por K.J.V. Groenendael), pp. 263-289. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.
- Pignatti, S., 1978. Evolutionary trends in Mediterranean flora and vegetation. *Vegetatio*, **37**, 175-185.
- Pons, A. & Reille, M., 1988. The holocene-pleistocene and upper-pleistocene pollen record from Padul (Granada, Spain): A new study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **66**, 243-263.
- 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.
- Quézel, P. & Médail, F., 2003. *Ecologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*. Elsevier (Collection Environnement), Paris, France.
- Reekie, E.G. & Bazzaz, F.A., 1987. Reproductive effort in plants. 3. Effect of reproduction on vegetative activity. *The American Naturalist*, **129**, 907-919.
- Richards, A.J., 1986. *Plant Breeding Systems*. George Allen & Unwin, London.
- Rijks, M.H., Malta, E.J. & Zagt, R.J., 1998. Regeneration through sprout formation in *Chlorocardium rodiei* (Lauraceae) in Guyana. *Journal of Tropical Ecology*, **14**, 463-475.
- Sagarin, R.D. & Gaines, S.D., 2002. The 'abundant centre' distribution: to what extent is it a biogeographical rule? *Ecology Letters*, **5**, 137-147.
- Sagarin, R.D., Gaines, S.D. & Gaylord, B., 2006. Moving beyond assumptions to understand abundance distributions across the ranges of species. *Trends in Ecology and Evolution*, **21**, 524-530.
- Sánchez-Humanes, B., Sork, V.L. & Espelta, J.M., 2011. Trade-offs between vegetative growth and acorn production in *Quercus lobata* during a mast year: the relevance of crop size and hierarchical level within the canopy. *Oecologia*, **166**, 101-110.



- Santos, A., 1990. *Bosques de laurisilva en la región Macaronésica*. Council of Europe, Estrasburgo.
- Silvertown, J., 2008. The evolutionary maintenance of sexual reproduction: Evidence from the ecological distribution of asexual reproduction in clonal plants. *International Journal of Plant Sciences*, **169**, 157-168.
- Sperens, U., 1996. Is fruit and seed production in *Sorbus aucuparia* L. (*Rosaceae*) pollen-limited? *Ecoscience*, **3**, 325-329.
- Stearns, S.C., 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, New York.
- 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.
- Vargas, P., 2007. Are Macaronesian islands refugia of relict plant lineages?: a molecular survey. *Phylogeography of Southern European Refugia* (ed. por S. Weiss y N. Ferrand), pp. 297-314. Springer Netherlands.
- Woolley, L.P., Henkel, T.W. & Sillett, S.C., 2008. Reiteration in the monodominant tropical tree *Dicymbe corymbosa* (*Caesalpiniaceae*) and its potential adaptive significance. *Biotropica*, **40**, 32-43.
- Young, A.G., Hill, J.H., Murray, B.G. & Peakall, R., 2002. Breeding system, genetic diversity and clonal structure in the sub-alpine forb *Rutidosia leiolepis* F. Muell. (*Asteraceae*). *Biological Conservation*, **106**
- Zimmermann, M.H., 1983. *Xylem Structure and de Ascent of Sap*. Springer, New York, USA.
- Żywiec, M. & Zielonka, T., 2013. Does a heavy fruit crop reduce the tree ring increment? Results from a 12-year study in a subalpine zone. *Trees*, 1-9.

CAPÍTULO

6



Discusión general



La presente Tesis Doctoral ha abordado aspectos relacionados con la variación geográfica que presentan los procesos demográficos y reproductivos en función de la calidad del hábitat. Para ello se ha utilizado como modelo de estudio un relicto cuyo origen se remonta al Terciario, *P. lusitanica*. En la actualidad, esta especie se desarrolla en escenarios ambientales diferentes y, por tanto, interactúa con agentes físicos y bióticos distintos. Por ello, el conocimiento de la inherente heterogeneidad espacial ambiental (incluyendo perturbaciones antrópicas) de sus poblaciones tendrá importantes implicaciones en los procesos estudiados.

Concretamente, esta Tesis aporta un enfoque multiescala sobre los principales procesos demográficos que determinan la dinámica de este relicto climático. Así, *P. lusitanica* es de las pocas especies arbóreas para las que se ha realizado un censo global, identificando todas las poblaciones conocidas, así como sus principales características geográficas y climáticas. Esto nos ha permitido conocer con exactitud los requerimientos ecológicos de la especie. Conjuntamente, se estudiaron las tasas reproductivas sexuales y asexuales junto con las limitaciones que afectan a diferentes procesos demográficos. Por ello, partiendo de que los factores climáticos son el principal motor de distribución de especies en un ámbito de estudio amplio (Morin et al., 2007), y de que la abundancia y el éxito reproductivo de éstas dependen en gran medida de la calidad del hábitat donde se desarrollan (Morin et al., 2007; Cox & Moore, 2010), evaluamos diferentes hipótesis generales de los procesos ecológicos estudiados a múltiples escalas.

Contraste Óptimo-Marginal

En el **Capítulo 2** se partió de la hipótesis de que especies relictas relacionadas con la flora y vegetación subtropical terciaria (Pignatti, 1978; García Antón et al., 2002), como por ejemplo *P. lusitanica*, tendrían sus ubicaciones ambientales óptimas en regiones con un clima análogo al original. Así, en dicho capítulo se ha corroborado que los enclaves macaronésicos muestran características climáticas óptimas para el desarrollo del loro, mientras que el resto de sus poblaciones, ubicadas en las áreas continentales, se hallan bajo condiciones climáticas subóptimas, emplazándose por lo tanto en ambientes marginales. Precisamente, las condiciones húmedas y cálidas, sin apenas variaciones anuales, reinantes



en las zonas macaronésicas nos proporcionan hoy en día escenarios similares a los climas subtropicales terciarios (Fernández-Palacios & Arévalo, 1998; Benito Garzón, 2002; Rodríguez-Sánchez & Arroyo, 2011). Paralelamente, se ha confirmado que dentro del ámbito marginal, las áreas localizadas en la región Eurosiberiana presentan mayor calidad de hábitat como consecuencia de que esta zona no presenta un déficit pluviométrico estival, el cuál sería negativo para el reclutamiento sexual (Pulido *et al.*, 2008).

Censos y estructura demográfica

De acuerdo con los datos obtenidos en el **Capítulo 2**, *P. lusitanica* presenta una distribución muy fragmentada y dispersa, con escasas poblaciones de reducido tamaño. El total de individuos censados (menos de 100.000 ejemplares adultos) es ínfimo si la comparamos con el amplio rango de distribución, que engloba los archipiélagos macaronésicos de Azores, Canarias y Madeira, junto con áreas continentales del norte de Marruecos, España, Portugal y suroeste de Francia. Paralelamente, la estructura demográfica de las poblaciones muestra una elevada variabilidad geográfica. Son pocas las poblaciones que presentan una estructura ideal, lo que denota el bajo reclutamiento sexual de ejemplares jóvenes, tal y como se ha mostrado en los **Capítulos 2 y 4**. De estos hechos se desprende que muchas de las poblaciones de loro tienen problemas de regeneración, estando formadas mayoritariamente por ejemplares adultos, muchos de ellos pertenecientes a clases senescentes. En este contexto, una mayor importancia de ejemplares adultos frente a jóvenes, es un fenómeno que denota la limitada regeneración en especies que se localizan en su límite ecológico o de distribución (Mejías *et al.*, 2002; Hampe, 2005), aunque para nuestra especie de estudio este hecho puede ampliarse a todo su área de distribución. Asimismo, todas estas características descritas son típicas de especies relictas, cuyas áreas de distribución actual son el resultado de una marcada reducción histórica (Cox & Moore, 2010; Hampe & Jump, 2011). Concretamente, el área actual ocupada por estas especies es el resultado de un filtro ejercido por diferentes procesos climáticos y tectónicos (García Antón *et al.*, 2002) que han originado pulsos cíclicos de contracción, migración y/o extinción (Mijarra *et al.*, 2009; Hampe & Jump, 2011). Por ello, hoy en día las poblaciones de estas especies se encuentran muy dispersas y por lo general tienen muy pocos individuos (Mejías *et al.*, 2002; Calleja *et al.*, 2009), habiendo quedado relegadas a



pequeñas áreas refugio en microenclaves aislados del Mediterráneo occidental (Hampe & Arroyo, 2002; Calleja, 2006; Mejías *et al.*, 2007). Simultáneamente a estos cambios, durante las migraciones, un exiguo contingente de estas especies subtropicales consiguió llegar a algunas islas macaronésicas (Fernández-Palacios *et al.*, 2011), donde han sobrevivido hasta nuestros días gracias a un persistente clima subhúmedo (Axelrod, 1975). Consecuentemente, las ubicaciones de estas especies en la actualidad son ejemplos paradigmáticos de refugios climáticos relictuales, debido a que las condiciones ambientales óptimas reinantes del pasado están actualmente limitadas a áreas muy restringidas. En este marco, modelizaciones realizadas en algunos trabajos muestran un área de distribución potencial amplia para *P. lusitanica* subsp. *lusitanica* (Calleja *et al.*, 2009). Sin embargo, la elevada especificidad ambiental que muestra el loro determina que el número de sitios adecuados para el desarrollo de la especie sean muy escasos.

Generalmente, las poblaciones ubicadas en hábitats marginales presentan densidades más bajas que las que se desarrollan en áreas con requisitos ambientales óptimos (Vucetich & Waite, 2003; Sagarin *et al.*, 2006; Kawecki, 2008; Leuschner *et al.*, 2009). En concordancia, en el **Capítulo 2** se destaca que las poblaciones de *P. lusitanica* ubicadas en regiones óptimas están constituidas por mayor número de ejemplares que las localizadas en regiones marginales. Precisamente, la menor disponibilidad de sitios para el desarrollo del loro en zonas marginales ejercerá que las poblaciones existentes sean menos densas (Berger & Walther, 2006), ya que el loro se limita en estas áreas a ámbitos riparios montanos (Calleja & Sainz, 2009). En cambio, en zonas macaronésicas, *P. lusitanica* tendría una disponibilidad de hábitats mayor y más continua, ubicándose en el seno de bosques de laurisilva (Santos, 1990). A pesar de ello, se ha observado una elevada variabilidad en los tamaños poblacionales en las zonas insulares atlánticas. Solo los núcleos poblacionales ubicados en la laurisilva de los Montes de Anaga, en la isla canaria de Tenerife, presentan una distribución abundante de *P. lusitanica*. El resto de poblaciones macaronésicas se encuentran muy aisladas, presentando a su vez un bajo número de ejemplares. Estos resultados nos han sugerido una explicación basada en fenómenos de degradación de la laurisilva por una elevada presión antrópica. En este contexto, trabajos recientes han aportado datos muy esclarecedores del reducidísimo porcentaje de laurisilva actual sobre el total potencial que se supone que existía antes de la llegada de los colonos europeos (Dias *et al.*, 2007a; Dias *et al.*, 2007b; Fernández-Palacios, 2009). Asimismo, en



zonas continentales mediterráneas, las alteraciones originadas por las actividades antrópicas han provocando cambios en la dinámica y composición de los bosques, así como reducciones significativas (Pons & Suc, 1980). Por ello, la elevada variabilidad demográfica que presenta el loro en estas regiones, puede responder a las intensas alteraciones, actuales o históricas, sobre los hábitats riparios donde se desarrolla la especie (Calleja et al., 2009).

Eficacia de la regeneración sexual

Los resultados obtenidos en el **Capítulo 2**, muestran grosso modo que *P. lusitanica* presenta bajos índices de regeneración sexual, que en principio responderían a su carácter relictual (Calleja, 2006). Más detalladamente, la elevada variabilidad interna observada, incluso dentro de un área geográfica, nos sugiere que factores locales, especialmente antrópicos y/o microclimáticos, se superponen al potencial efecto esperable por parte de los distintos patrones climáticos generales, desdibujando el patrón esperado a gran escala. En este contexto, y contrariamente a nuestra hipótesis de partida, a nivel global se obtuvo que los índices de regeneración sexual detectados en zonas climáticamente óptimas son similares a los registrados en ámbitos hipotéticamente marginales. Comparado con otras especies, estos resultados discrepan con la mayoría de los trabajos publicados como en *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud, (McKee & Richards, 1996) o *Juniperus communis* L., (García et al., 2000), aunque están en concordancia con *Lactuca serriola* L., (Carter & Prince, 1988) o *Vaccinium stamineum* L., (Yakimowski & Eckert, 2007).

Paralelamente, se tiene constancia que la insuficiencia en el reclutamiento vía sexual es un fenómeno común en los relictos climáticos (Hampe & Jump, 2011). En este contexto, los resultados obtenidos en el **Capítulo 4** muestran que *P. lusitanica* presenta una fuerte limitación en el reclutamiento temprano, por lo que este hecho puede suponer un importante cuello de botella que determina los bajos índices de regeneración sexual (Jordano et al., 2004). Sin embargo, esta limitación de reclutamiento es menor en Canarias, región considerada como óptima. A pesar de ello, esta región muestra bajos índices de regeneración sexual, por lo que de nuevo la trascendencia de factores a escala local deben de estar interactuando en estas áreas climáticamente favorables. Probablemente, 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 (Morales *et al.*, 2005) podrán actuar como condicionantes postdispersivos, produciendo limitaciones en el reclutamiento, como consecuencia de la baja tolerancia a la intensa sombra de las plántulas de loro (Pulido *et al.*, 2008) y que han sido discutidos en el **Capítulo 4**.

A escala continental, las áreas con condiciones más favorables para el reclutamiento, es decir, las que no presentan sequía estival, muestran mayores índices de regeneración sexual. Y es que el importante déficit hídrico estival, característico del régimen climático mediterráneo, provoca un menor reclutamiento de plántulas, más aún en especies con elevados requerimientos hídricos (Hampe & Arroyo, 2002; Arrieta & Suárez, 2006), como es el caso del loro (**Capítulo 4**).

El comportamiento de los frugívoros también podría ejercer una notable influencia en el reclutamiento sexual, ya que el loro necesita hábitats muy específicos para el reclutamiento. Sin embargo, el **Capítulo 3** ha demostrado la elevada eficacia de la comunidad frugívora.

Igualmente, sea comprobado la trascendencia de las perturbaciones locales, tanto históricas como actuales (Calleja *et al.*, 2009). Precisamente, en el **Capítulo 2** se observa una clara disminución en los índices de regeneración sexual cuando se incrementan los niveles de intensidad de perturbación, tal y como se ha observado en algunas especies con poblaciones finícolas, como por ejemplo *Acer opalus* subsp. *granatense* (Boiss.) Font Quer & Rothm. (Gómez-Aparicio *et al.*, 2005).



Dispersión de semillas

Una de las cuestiones más relevantes que afectan a la distribución y abundancia de las especies vegetales, es la eficacia de los agentes de dispersión (Jordano & Godoy, 2002). A pesar de que la mayoría de las plantas se encuentran dispersadas por múltiples vectores (Harper, 1977), las aves frugívoras son los agentes más destacables (Van Der Pijl, 1982). Tal y como hemos expresado anteriormente, la distribución de los relictos terciarios ha sufrido grandes fluctuaciones (Mijarra *et al.*, 2009), como consecuencia de alteraciones tectónicas y climáticas del pasado (García Antón *et al.*, 2002). Del mismo modo, estos hechos también afectaron a los dispersores iniciales (Blondel & Mourer-Chauvire, 1998), sobreviviendo solo un exiguo contingente en algunas islas atlánticas (Cramp, 1985; González *et al.*, 2009). En este contexto, la comunidad de dispersores de plantas terciarias de óptimo subtropical húmedo refugiadas en zonas mediterráneas habría sufrido cambios en la identidad y abundancia de las especies, lo que implicaría la aparición de nuevas relaciones (Hampe, 2003). Los resultados obtenidos en esta Tesis Doctoral muestran que el cortejo dispersor actual de *P. lusitanica* en áreas mediterráneas se encuentra limitado a una docena de frugívoros (**Capítulo 3**), aunque solo cuatro especies realizan más del 96 % de las ingestas de los frutos. A pesar de ello, las elevadas tasas de manipulación correcta del fruto, junto con el gran número de vuelos realizados por las aves hacia hábitats favorables, muestran una notable eficacia de los frugívoros. Paralelamente, en **Capítulo 4** se ha visto que el reclutamiento temprano de *P. lusitanica* requiere condiciones muy específicas, concretamente microhábitas con elevada disponibilidad de agua y protección frente a herbívoros. Precisamente, en zonas marginales, estos parches están asociados a zonas de ribera, muy escasos, por lo que el depósito de semillas en ellos adquiere aún mayor relevancia.

Limitaciones en el reclutamiento temprano

Una vez que las semillas se han dispersado, es preciso conocer los efectos que diferentes factores ambientales ejercen sobre la germinación, emergencia y establecimiento de plántulas, ya que las limitaciones presentes en el reclutamiento temprano van a determinar tanto los tamaños poblacionales, como la disposición espacial de las especies



vegetales (Clark & Clark, 1989; Zavala & Zea, 2004). En la región Mediterránea, la típica sequía estival supone una limitación muy importante (Herrera *et al.*, 1994; Pulido & Díaz, 2005). Además, generalmente se sabe que los sitios donde llegan más semillas no son necesariamente los sitios más apropiados para el establecimiento (Herrera *et al.*, 1994; Alcántara *et al.*, 2000; García, 2001), debido a que las plántulas requieren condiciones muy específicas para la supervivencia, y de ahí su interés en el estudio. En este contexto, los datos obtenidos de los censos de plántulas emergidas del experimento de siembra de semillas y de la supervivencia de ellas al periodo estival (**Capítulo 4**), muestran que la limitación en el reclutamiento temprano de las plántulas de loro es muy alta, observándose además diferencias según la región geográfica estudiada. Concretamente, al igual que otras especies relictas de origen terciario, el loro presenta una mayor limitación en el reclutamiento en la región Mediterránea (Hampe & Arroyo, 2002), probablemente debido a su ubicación bajo condiciones ambientales subóptimas (Eckert, 2002). Una consecuencia directa del bajo reclutamiento temprano sería la disminución del tamaño poblacional, causada por la falta de renovación de adultos reproductivos (Zamora *et al.*, 1999), lo que podría poner en riesgo la viabilidad de las poblaciones. Sin embargo, hay que tener en cuenta que en especies longevas, como *P. lusitanica*, las posibilidades de reclutamiento exitoso son mayores que en especies de vida corta (Petit & Hampe, 2006). Asimismo, la elevada capacidad de reproducción vegetativa que *P. lusitanica* exhibe (Muñoz & Calleja, 2013), y que ha sido ampliamente analizada en el **Capítulo 5**, atenúa el efecto del bajo reclutamiento vía sexual.

Al igual que ocurre en otras muchas especies vegetales, las plántulas de *P. lusitanica* son muy sensibles a las condiciones microambientales del entorno cercano (Pulido *et al.*, 2008). En este sentido, en el **Capítulo 4** se observa que la emergencia se relaciona negativamente con la luminosidad, aunque solamente en las regiones mediterráneas. Seguramente, áreas más iluminadas correspondan con zonas de menor densidad de vegetación, lo que implica una mayor herbivoría, mayor competencia por desarrollo de las herbáceas (Davis *et al.*, 1999), mayor fluctuación en las temperaturas y/o humedades del sustrato (Murcia, 1995), etc. Contrariamente a nuestras expectativas, en Canarias esta relación no se llega a observar. Seguramente, la gran homogeneidad lumínica de la laurisilva encubrió la verdadera respuesta a diferentes regímenes de radiación (Pulido *et al.*, 2008).



Paralelamente, el estudio de la supervivencia de las plántulas al periodo estival arroja una fuerte dependencia de éstas por sustratos con humedades edáficas elevadas, tal y como se había mostrado en otros trabajos (Pulido *et al.*, 2008). Este hecho es más notorio en zonas mediterráneas, donde el agua es el principal factor limitante (Herrera *et al.*, 1994) que determina el reclutamiento de muchas especies vegetales (Marañón *et al.*, 2004; Pulido & Díaz, 2005). Estos hechos estarían en concordancia con los resultados obtenidos en el **Capítulo 2**, donde los bajos índices de regeneración sexual obtenidos estarían determinados por las escasas plántulas reclutadas de semilla.

Conjuntamente, en Canarias, la menor dependencia por la disponibilidad de agua nos sugiere la existencia de compensaciones, probablemente ejercidas por las elevadas humedades ambientales de la laurisilva (Kämmer, 1974). Todos estos hechos tendrían una importante trascendencia en la disposición espacial de *P. lusitanica*, de modo que la especie requeriría de hábitats que aseguren una cierta disponibilidad hídrica a lo largo del año. En este contexto, en zonas óptimas, el loro ocuparía la banda altitudinal donde se captan los húmedos vientos alisios, distribuyéndose de forma dispersa en la laurisilva. En cambio, en zonas marginales, marcadas por una importante sequía estival, el loro tendría que ocupar hábitats muy húmedos, como pueden ser las cercanías a cursos de agua permanentes. Por ello, *P. lusitanica* se distribuiría en galerías riparias de áreas montañosas, tal y como ocurre con otras especies de relictas que habitan en el Mediterráneo (Hampe & Arroyo, 2002; Mejías *et al.*, 2007). Precisamente, se piensa que estas especies habrían desplazado su hábitat hacia fondos de valle, aprovechando así la mayor humedad y menor irradiación de estos ambientes (Pulido *et al.*, 2008). Así, en ambientes mediterráneos, con características climáticas subóptimas, se produciría una compensación climática por un desplazamiento del hábitat, satisfaciendo así las necesidades hídricas de estas especies relictas (Hampe & Arroyo, 2002; Mejías *et al.*, 2002; Calleja, 2006).

Reproducción vegetativa

Como se ha visto anteriormente, *P. lusitanica* presenta un conjunto de poblaciones diseminadas por zonas continentales mediterráneas, regiones consideradas inicialmente marginales (**Capítulo 2**). En estas áreas, a pesar de la elevada eficacia de la comunidad



dispersante (**Capítulo 3**), hemos observado que existe una importante limitación en el reclutamiento temprano (**Capítulo 4**). Asimismo, en áreas óptimas, a pesar de tener condiciones climáticamente más favorables, su reclutamiento por vía sexual también se encuentra limitado. Por ello, una de las cuestiones que cabe plantearse es cómo el loro es capaz de permanecer en estas áreas donde su reproducción sexual se encuentra muy limitada. Conjuntamente, la resistencia de la especie a condiciones muy adversas en los respectivos refugios climáticos durante las glaciaciones, sugiere una serie de mecanismos que suplementan e incluso pueden llegar a sustituir al reclutamiento por vía sexual.

En este contexto, los resultados obtenidos en el **Capítulo 5** han mostrado que *P. lusitanica* presenta una elevada reproducción vegetativa en todo su ámbito de distribución. Contrariamente a lo esperado, las tasas de reproducción asexual son similares en zonas marginales y óptimas (Kawecki, 2008), lo que puede responder a la baja dependencia climática y la trascendencia de las perturbaciones. Paralelamente, una mayor inversión en un tipo de reproducción podría suponer un menoscabo en la otra vía (Silvertown, 2008). Pero contrariamente, ni a nivel de población ni a escala de cepa, la reproducción asexual en el loro compite con la reproducción sexual. Precisamente, en esta última escala, se observa una relación positiva entre los dos tipos de reproducción (Fujiki & Kikuzawa, 2006), lo que sugiere que ambas vías de reproducción se basan en los mismos recursos vinculados al crecimiento, destinándose proporcionalmente a cada una (Hipótesis de Inversión Proporcional) (Despland & Houle, 1997; Cipollini *et al.*, 2004). Por ello, *P. lusitanica* se beneficiaría de estos hechos, incrementando así sus probabilidades de establecimiento exitoso.

Fundamentalmente, la reproducción vegetativa en el loro está determinada por la emisión de rebrotes basales y en menor medida por acodos. Como consecuencia, la especie presenta una arquitectura de múltiples tallos (Muñoz & Calleja, 2013). Todo ello conlleva una mayor longevidad de la cepa (Woolley *et al.*, 2008), por lo que funciona como un mecanismo efectivo para el mantenimiento de las poblaciones (Honnay & Bossuyt, 2005), al remplazar de forma casi constante las partes aéreas de los individuos. Asimismo, dicha arquitectura aumenta la agregación de *P. lusitanica* en distancias cortas (Arévalo *et al.*, 2012), lo que implica un menor reclutamiento de posibles especies competidoras (Bond & Midgley, 2001; Henkel, 2003). Además, los acodos pueden ayudar a la colonización de



espacios vacíos a escala local (Calleja, 2006; Muñoz & Calleja, 2013). Por todo ello, la reproducción vegetativa es un mecanismo muy útil en regiones donde la reproducción sexual está limitada ambientalmente (Sperens, 1996; Kawecki, 2008), tal y como exhibe *P. lusitanica* en la mayoría de sus poblaciones.

Como ocurre en otras especies (Bond & Midgley, 2003), en el **Capítulo 5** se llega a la conclusión de que la reproducción vegetativa en el loro puede funcionar como una herramienta eficaz frente a perturbaciones. Por ello, y al igual que ocurre con otras especies, el loro ha podido beneficiarse de este mecanismo para hacer frente a ambientes alterados u hostiles (Peterson & Jones, 1997). Así, 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). Por ello, se supone que la reproducción asexual ha sido muy importante en el mantenimiento de los refugios de ciertas especies vegetales durante las glaciaciones y en la dinámica migratoria durante los periodos interglaciales. En *P. lusitanica*, estas ideas son respaldadas por la alta clonalidad existente en algunas áreas continentales (García-Verdugo *et al.*, 2013). Estas evidencias habrían favorecido la persistencia de sus poblaciones en condiciones climáticas desfavorables (Eriksson, 1997; Menges, 1997; García & Zamora, 2003). Asimismo, la autocompatibilidad observada en *P. lusitanica*, podría haber ayudado a perpetuar genotipos resistentes localmente (Calleja, 2006). Concretamente, el loro es capaz de producir semillas por autopolinización (geitonogamia) e incluso por apomixis (Calleja, 2006). Este aspecto, por un lado impide las ventajas adaptativas que ofrece la reproducción sexual, aunque también permite la fijación indefinida de genotipos adaptados a un ambiente concreto (Richards, 2003).

Por último, la elevada reproducción vegetativa junto con las bajas tasas de reclutamiento sexual, unidas a otras características demográficas generales, suponen que la mayoría de las poblaciones de *P. lusitanica* constituyen “poblaciones remanentes” (*sensu*, Eriksson, 1996). Precisamente, en dichas poblaciones, la reproducción vegetativa funciona como una estrategia ecológica (Eriksson, 1996, 2000; Honnay & Bossuyt, 2005) que le permite la subsistencia temporal aumentando así la probabilidad de reclutamiento sexual esporádico, cuya importancia biológica es mayor en plantas con un ciclo largo de vida (Pierson & Turner, 1998; Mejías *et al.*, 2002).



Síntesis y perspectivas de futuro: Investigación y conservación de especies relictas amenazadas

Esta Tesis Doctoral ha destacado la elevada variabilidad de diferentes procesos ecológicos relacionados con la reproducción de *P. lusitanica* en todo su rango geográfico. Se ha observado que la variabilidad observada en dichos procesos generalmente no responde a las condiciones climáticas de sus ubicaciones, sino más bien a fenómenos a escala local y a las perturbaciones. Además, son pocos los trabajos que analizan estos aspectos en un ámbito geográfico más amplio (Yakimowski & Eckert, 2007). Por lo tanto, el análisis en una escala geográfica que engloba toda la distribución de la especie, nos sirve para entender cómo funcionan los procesos demográficos y reproductivos que determinan la dinámica poblacional general del loro. La comprensión de estos factores puede jugar un papel muy importante en la correcta evaluación de viabilidad poblacional, esencial para la conservación futura de *P. lusitanica* (Menges & Gordon, 1996; Maschinski *et al.*, 2006).

Finalmente, las predicciones sobre el cambio climático auguran una mayor aridez como consecuencia de la disminución de las precipitaciones en la Cuenca Mediterránea (McCarthy *et al.*, 2001). Como consecuencia, diferentes proyecciones han subrayado el peligro potencial de extinción de la flora europea (Thuiller *et al.*, 2006), más aún para especies relictas como *P. lusitanica* (Calleja *et al.*, 2009). Por ello, ante un proceso de cambio climático global, las especies deberán presentar una serie de estrategias para evitar su desaparición. Básicamente, estas se basaran en una respuesta móvil, relacionada con la capacidad dinámica de desplazamiento con el propio clima, o en una respuesta persistente, relacionada con capacidad plástica del fenotipo (aclimatación; Valladares *et al.*, 2002) y/o por la capacidad de cambios microevolutivos (adaptación local; Chuine *et al.*, 2000). En *P. lusitanica*, la respuesta móvil podrá estar relacionada con las interacciones con los frugívoros y el éxito de reclutamiento, mientras que la respuesta persistente podrá relacionarse con la elevada capacidad de reproducción vegetativa, aunque también debería existir una cierta tolerancia a las nuevas condiciones adversas. Asimismo, la actual tendencia de cambio climático, que implica un incremento de radiación, temperatura y por consiguiente, un mayor déficit hídrico (Quero *et al.*, 2006), supondrá una mayor limitación en el reclutamiento de estas especies relictas con elevados requerimientos hídricos. Finalmente, deberemos tener en cuenta el importante factor antrópico. En este contexto, los



impactos antropogénicos que afectan a los relictos climáticos a menudo representan una amenaza más inmediata que el cambio climático, siendo los responsables de la extinción de muchas poblaciones (Hampe & Jump, 2011). Por ello, la protección directa de los hábitats donde se desarrolla el loro deberá ser una línea prioritaria para su correcta gestión.



BIBLIOGRAFÍA

- Alcántara, J.M., Rey, P.J., Valera, F. & Sánchez Lafuente, A.M., 2000. Factors shaping the seedfall pattern of a bird-dispersed plant. *Ecology*, **81**, 1937-1950.
- 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.
- Arrieta, S. & Suárez, F., 2006. Marginal holly (*Ilex aquifolium* L.) populations in Mediterranean central Spain are constrained by a low-seedling recruitment. *Flora*, **201**, 152-160.
- Axelrod, D., 1975. Evolution and biogeography of Madrean-Tethyan sclerophyll vegetation. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **v.62**
- Benito Garzón, M., 2002. *Potencialidad y conservación del elemento Paleotropical lauroide en la Península Ibérica. Predicciones mediante redes neuronales artificiales en el entorno de un sistema de información geográfica*. Memoria de Tesis Doctoral, Universidad Autónoma de Madrid, Madrid.
- Berger, S. & Walther, G.R., 2006. Distribution of evergreen broad-leaved woody species in Insubria in relation to bedrock and precipitation. *Botanica Helvetica*, **116**, 65-77.
- Blondel, J. & Mourer-Chauvire, C., 1998. Evolution and history of the westerns Palearctic avifauna. *Trends in Ecology & Evolution*, **13**, 488-492.
- Bond, W.J. & Midgley, J.J., 2001. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in Ecology & Evolution (Personal edition)*, **16**, 45-51.
- Bond, W.J. & Midgley, J.J., 2003. The evolutionary ecology of sprouting in woody plants. *International Journal of Plant Sciences*, **164**, 103-114.
- 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. & Sainz, H., 2009. Análisis e interpretación geobotánica de la estructura y composición florística de las loreras ibéricas. *Ecología*, **22**, 45-71.
- 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.
- Carter, R.N. & Prince, S.D., 1988. Distribution limits from a demographic viewpoint. *Symposium - British Ecological Society.*, 165-184.
- Cipollini, M.L., Paulk, E., Mink, K., Vaughn, K. & Fischer, T., 2004. Defense tradeoffs in fleshy fruits: effects of resource variation on growth, reproduction, and fruit secondary chemistry in *Solanum carolinense*. **30**, 1-17.
- Clark, D.B. & Clark, D.A., 1989. The role of physical damage in the seedling mortality regime of a neotropical rain forest. *Oikos*, **55**, 225-230.
- Cox, C.B. & Moore, P.D., 2010. *Biogeography: An Ecological and Evolutionary Approach*, 8 edn. John Wiley & Sons, Hoboken.
- Cramp, I.S., 1985. *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa: the birds of the Western Palearctic*. Oxford University Press, Oxford.
- Chuine, I., Belmonte, J. & Mignot, A., 2000. A modelling analysis of the genetic variation of phenology between tree populations. *Journal of Ecology*, **88**, 561-570.
- Davis, M.A., Wrage, K.J., Reich, P.B., Tjoelker, M.G., Schaeffer, T. & Muermann, C., 1999. Survival, growth, and photosynthesis of tree seedlings competing with herbaceous vegetation along a water-light-nitrogen gradient. *Plant Ecology*, **145**, 341-350.
- Despland, E. & Houle, G., 1997. Climate influences on growth and reproduction of *Pinus banksiana* (Pinaceae) at the limit of the species distribution in eastern North America. *American Journal of Botany*, **84** (8), 928-937.
- Dias, E., Elias, R., Melo, C. & Mendes, C., 2007a. Biología y ecología das florestas das ilhas. Açores. *Arvores y florestas de Portugal. Açores e Madeira. A floresta das ilhas* (ed. por J. Sande-Silva), pp. 51-80. Público e Fundação Luso Americana.
- Dias, E., Pereira, D., Medeiros, V., Mendes, J. & Elias, R., 2007b. Distribuição das principais manchas florestais. Açores. Biología y ecología das florestas das ilhas. Açores. *Arvores y florestas de Portugal. Açores e Madeira. A floresta das ilhas* (ed. por J. Sande-Silva), pp. 299-322. Público e Fundação Luso Americana.
- Eckert, C.G., 2002. The loss of sex in clonal plants. *Evolutionary Ecology*, **15**, 501-520.
- Eriksson, O., 1996. Regional dynamics of plants: a review of evidence for remnant, source-sink and metapopulations. *Oikos*, **77**, 248-258.



- Eriksson, O., 1997. Clonal life histories and the evolution of seed recruitment. *The ecology and evolution of clonal plants* (ed. por H. De Kroon y J. Van Groenendael), pp. 211-226. Backhuys Publishers, Leiden.
- Eriksson, O., 2000. Functional roles of remnant plant populations in communities and ecosystems. *Global Ecology And Biogeography*, **9**, 443-49.
- Fernández-Palacios, J.M., 2009. Laurisilvas macaronésicas (*Laurus*, *Ocotea*). *Bases ecológicas preliminares para la conservación de los tipos de hábitat de interés comunitario en España* (ed. por A.A.V.V). Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, Madrid.
- 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.
- Fujiki, D. & Kikuzawa, K., 2006. Stem turnover strategy of multiple-stemmed woody plants. *Ecological Research*, **21**, 380-386.
- 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.
- García Antón, M., Maldonado Ruiz, J., Morla Juaristi, C. & Sainz Ollero, H., 2002. Fitogeografía histórica de la Península Ibérica. *La Diversidad Biológica de España* (ed. por F.D. Pineda, J.M. De Miguel, M.A. Casado y J. Montalvo), pp. 45-64. Prentice Hall, Madrid.
- García, D., 2001. Effects of seed dispersal on *Juniperus communis* recruitment on a Mediterranean mountain. *Journal of Vegetation Science*, **12**, 839-848.
- García, D. & Zamora, R., 2003. Persistence, multiple demographic strategies and conservation in long-lived Mediterranean plants. *Journal of Vegetation Science*, **14**, 921-926.
- García, D., Zamora, R., Gómez, J.M., Jordano, P. & Hódar, J.A., 2000. Geographical variation in seed production, predation and abortion in *Juniperus communis* throughout its range in Europe. *Journal of Ecology*, **88**, 435-446.
- Gómez-Aparicio, L., Zamora, R. & Gómez, J.M., 2005. The regeneration status of the endangered *Acer opalus* subsp *granatense* throughout its geographical distribution in the Iberian Peninsula. *Biological Conservation*, **121**, 195-206.
- González, J., Delgado Castro, G., García del Rey, E., Berger, C. & Wink, M., 2009. Use of mitochondrial and nuclear genes to infer the origin of two endemic pigeons from the Canary Islands. *Journal of Ornithology*, **150**, 357-367.
- Hampe, A., 2003. Frugivory in European laurel: how extinct seed dispersers have been substituted. *Bird Study*, **50**, 280-284.
- Hampe, A., 2005. Fecundity limits in *Frangula alnus* (*Rhamnaceae*) relict populations at the species' southern range margin. *Oecologia*, **143**, 377-386.
- Hampe, A. & Arroyo, J., 2002. Recruitment and regeneration in populations of an endangered South Iberian Tertiary relict tree. *Biological Conservation*, **107**, 263-271.
- Hampe, A. & Jump, A.S., 2011. Climate relicts: Past, present, future. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **42**, 313-333.
- Harper, J.L., 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, London.
- Henkel, T.W., 2003. Monodominance in the ectomycorrhizal *Dicymbe corymbosa* (*Caesalpinaceae*) from Guyana. *Journal of Tropical Ecology*, **19**, 417-437.
- Herrera, C.M., Jordano, P., López-Soria, L. & Amat, J.A., 1994. Recruitment of a mast-fruiting, bird-dispersed tree: bridging frugivory activity and seedling establishment. *Ecological Monographs*, **64**, 315-344.
- Honnay, O. & Bossuyt, B., 2005. Prolonged clonal growth: escape route or route to extinction? *Oikos*, **108**, 427-432.
- Jordano, P. & Godoy, J.A., 2002. Frugivore-generated seed shadows: a landscape view of demographic and genetic effects. *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation* (ed. por D.J. Levey, W.R. Silva y M. Galetti), pp. 325-322. CABI publishing, New York.
- Jordano, P., Pulido, F.J., Arroyo, J., García-Castaño, J.L. & García-Fayos, P., 2004. Procesos de limitación demográfica. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante* (ed. por F. Valladares), pp. 229-248. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- 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.
- Leuschner, C., Köckemann, B. & Buschmann, H., 2009. Abundance, niche breadth, and niche occupation of Central European tree species in the centre and at the margin of their distribution range. *Forest Ecology and Management*, **258**, 1248-1259.
- Marañón, T., Zamora, R., Villar, R., Zavala, M.A., Quero, J.L., Pérez-Ramos, I.M., Mendoza, I. & Castro, J., 2004. Regeneration of tree species and restoration under contrasted Mediterranean habitats: field and glasshouse experiments. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences*, **30**, 187-196.
- Maschinski, J., Baggs, J.E., Quintana-Ascencio, P.E. & Menges, E.S., 2006. Using population viability analysis to predict the effects of climate change on the extinction risk of an endangered limestone endemic shrub, Arizona cliffrose. *Conservation Biology*, **20**, 218-228.
- McCarthy, M.A., Possingham, H.P., Day, J.R. & Tyre, A.J., 2001. Testing the accuracy of population viability analysis. *Conservation Biology*, **15**, 1030-1038.
- McKee, J. & Richards, A.J., 1996. Variation in seed production and germinability in common reed (*Phragmites australis*) in Britain and France with respect to climate. *New Phytologist*, **133**, 233-243.
- Mejías, J.A., Arroyo, J. & Ojeda, F., 2002. Reproductive ecology of *Rhododendron ponticum* (*Ericaceae*) in relict Mediterranean populations. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **140**, 297-311.
- Mejías, J.A., Arroyo, J. & Marañón, T., 2007. Ecology and biogeography of plant communities associated with the post Plio-Pleistocene relict *Rhododendron ponticum* subsp. *baeticum* in southern Spain. *Journal of Biogeography*, **34**, 456-472.
- Menges, E., 1997. Evaluating extinction risks in plant populations. *Conservation biology for the coming decade* (ed. por P.L. Fiedler y P.M. Kareiva), pp. 49-65. Chapman & Hall, New York.
- Menges, E.S. & Gordon, D.R., 1996. Three levels of monitoring for rare plants species. *Natural Areas Journal*, **16**, 227-237.
- 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.
- Morales, D., González-Rodríguez, A.M., Peters, J., Luís-Díaz, V.C. & Jiménez, M.S., 2005. Ecofisiología de los bosques de laurisilva y pinar de Tenerife. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales*, **20**, 25-35.
- Morin, X., Augspurger, C. & Chuine, I., 2007. Process-based modeling of species' distributions: what limits temperate tree species' range boundaries? *Ecology*, **88**, 2280-91.
- 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.
- Murcia, C., 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Tree*, **10**, 58-62.
- Peterson, C.J. & Jones, R.H., 1997. Clonality in woody plants: a review and comparison with clonal herbs. *The ecology and evolution of clonal plants* (ed. por K.J.V. Groenendael), pp. 263-289. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.
- Petit, R.J. & Hampe, A., 2006. Some evolutionary consequences of being a tree. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **37**, 187-214.
- Pierson, E.A. & Turner, R.M., 1998. An 85-year study of saguaro (*Carnegiea gigantea*) demography. *Ecology*, **79**, 2676-2693.
- Pignatti, S., 1978. Evolutionary trends in Mediterranean flora and vegetation. *Vegetatio*, **37**, 175-185.
- 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.
- Pulido, F.J. & Díaz, M., 2005. Regeneration of a Mediterranean oak: A whole-cycle approach. *Ecoscience*, **12**, 92-102.
- Quero, J.L., Villar, R., Marañón, T. & Zamora, R., 2006. Interactions of drought and shade effects on seedlings of four *Quercus* species: physiological and structural leaf responses. *New Phytologist*, **170**, 819-834.
- Richards, A.J., 2003. Apomixis in flowering plants: an overview. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **358** (1434), 1085-1093.



- Rodríguez-Sánchez, F. & Arroyo, J., 2011. Cenozoic climate changes and the demise of Tethyan laurel forests : lessons for the future from an integrative reconstruction of the past. *Climate Change, Ecology and Systematics* (ed. por T.R. Hodkinson, M.B. Jones, S. Waldren y J.A.N. Parnell). Cambridge University Press, Cambridge.
- Sagarin, R.D., Gaines, S.D. & Gaylord, B., 2006. Moving beyond assumptions to understand abundance distributions across the ranges of species. *Trends in Ecology and Evolution*, **21**, 524-530.
- Santos, A., 1990. *Bosques de laurisilva en la región Macaronésica*. Council of Europe, Estrasburgo.
- Silvertown, J., 2008. The evolutionary maintenance of sexual reproduction: Evidence from the ecological distribution of asexual reproduction in clonal plants. *International Journal of Plant Sciences*, **169**, 157-168.
- Sperens, U., 1996. Is fruit and seed production in *Sorbus aucuparia* L. (*Rosaceae*) pollen-limited? *Ecoscience*, **3**, 325-329.
- Thuiller, W., Lavorel, S., Sykes, M.T. & Araujo, M.B., 2006. Using niche-based modelling to assess the impact of climate change on tree functional diversity in Europe. *Diversity and Distributions*, **12**, 49-60.
- Valladares, F., Balaguer, L., Martínez-Ferri, E., Pérez-Corona, E. & Manrique, E., 2002. Plasticity, instability and canalization: is the phenotypic variation in seedlings of sclerophyll oaks consistent with the environmental unpredictability of Mediterranean ecosystems? *New Phytologist*, **156**, 457-467.
- Van Der Pijl, L., 1982. *Principles of dispersal in higher plants*, 3 edn. Springer-Verlag, Berlin.
- Vucetich, J.A. & Waite, T.A., 2003. Spatial patterns of demography and genetic processes across the species' range: Null hypotheses for landscape conservation genetics. *Conservation Genetics*, **4**, 639-645.
- Woolley, L.P., Henkel, T.W. & Sillett, S.C., 2008. Reiteration in the monodominant tropical tree *Dicymbe corymbosa* (*Caesalpiniaceae*) and its potential adaptive significance. *Biotropica*, **40**, 32-43.
- Yakimowski, S.B. & Eckert, C.G., 2007. Threatened peripheral populations in context: geographical variation in population frequency and size and sexual reproduction in a clonal woody shrub. *Conservation Biology*, **21**, 811-822.
- Zamora, R., Hódar, J.A. & Gómez, J.M., 1999. Plant-herbivore interaction: beyond a binary vision. *Handbook of Functional Plant Ecology* (ed. por F.I. Pugnaire y F. Valladares), pp. 677-718. Marcel-Dekker, New York.
- Zavala, M.A. & Zea, E., 2004. Mechanisms maintaining biodiversity in Mediterranean pine-oak forests: insights from a spatial simulation model. *Vegetatio*, **171**, 197-207.

CONCLUSIONES GENERALES

A decorative L-shaped line consisting of a vertical line on the right and a horizontal line at the bottom, both in black, framing the text.



1. La región Macaronésica, caracterizada por un clima templado-húmedo con escasas oscilaciones anuales, presenta un ambiente climático semejante a los antiguos escenarios subtropicales terciarios. Por ello, las poblaciones de *P. lusitanica* ubicadas en estas áreas se desarrollarán *a priori* bajo condiciones climáticas óptimas. El resto de los enclaves, localizados en zonas continentales, presentan condiciones subóptimas, situándose en ambientes marginales. Dentro de este último ámbito, las poblaciones ubicadas en la región Eurosiberiana, con ausencia de sequía estival, presentan hábitats hipotéticamente de mayor calidad para el desarrollo del loro que la región Mediterránea.

2. La aproximación macroespacial revela que los efectos de la marginalidad teórica pueden estar condicionados por la acción de factores a escala local y por las perturbaciones y, en menor medida, por las condiciones climáticas globales. Por ello, los hábitats de mayor calidad climática no son tan favorables para *P. lusitanica* como en principio se suponía. Igualmente, las áreas ubicadas en ambientes subóptimos no serán tan desfavorables para el desarrollo del loro.

3. Se ha comprobado que la relictualidad y la marginalidad en *P. lusitanica* lleva aparejada ciertas limitaciones que afectan a diferentes etapas demográficas, lo que provoca que los núcleos poblacionales muestren una elevada fragmentación y dispersión, unido a bajas densidades. Así, en la región Macaronésica, las poblaciones de loro están constituidas por un mayor número de ejemplares que las existentes en las zonas continentales. Dentro de este último ámbito, las poblaciones ubicadas en la región Eurosiberiana son menos densas que las emplazadas en la región Mediterránea.

4. A nivel global, los índices de regeneración sexual son similares entre zonas climáticamente óptimas y marginales. En el ámbito continental, se constata mayores tasas en la región Eurosiberiana que en la región Mediterránea, lo que sugiere un efecto climático de la precipitación estival.



5. El cortejo frugívoro actual de *P. lusitanica* favorece la dispersión de la especie. Las aves facilitan el reclutamiento poblacional debido a la elevada eficacia en el manejo de los frutos y al depósito de las semillas en hábitats favorables para el reclutamiento. Además, algunas aves pueden contribuir a la conexión de poblaciones distantes o la colonización de nuevas áreas, gracias a sus vuelos de larga distancia.

6. La comunidad frugívora actual del loro es reducida y variable (en composición y comportamiento migrador) entre regiones geográficas (Marruecos – Península Ibérica). Además, debido probablemente a relaciones contexto-dependientes con el entorno, algunas aves difieren en ciertos aspectos de su comportamiento, afectando con ello a la eficacia de dispersión de semillas en distintas regiones.

7. Se ha comprobado que uno de los principales cuellos de botella demográficos en *P. lusitanica* ocurre durante el reclutamiento temprano, siendo más acentuado en áreas climáticamente marginales que en ámbitos hipotéticamente óptimos. Así, detectamos que las condiciones microambientales del entorno cercano influyen notablemente en el reclutamiento temprano de *P. lusitanica*, de modo que los microhábitats con alta disponibilidad de agua son los únicos que presentan condiciones favorables para la supervivencia de plántulas. Por ello, el diferente patrón de distribución de los agregados en humedad edáfica entre ámbitos óptimos y marginales condicionará la disposición espacial final de los individuos a escala local.

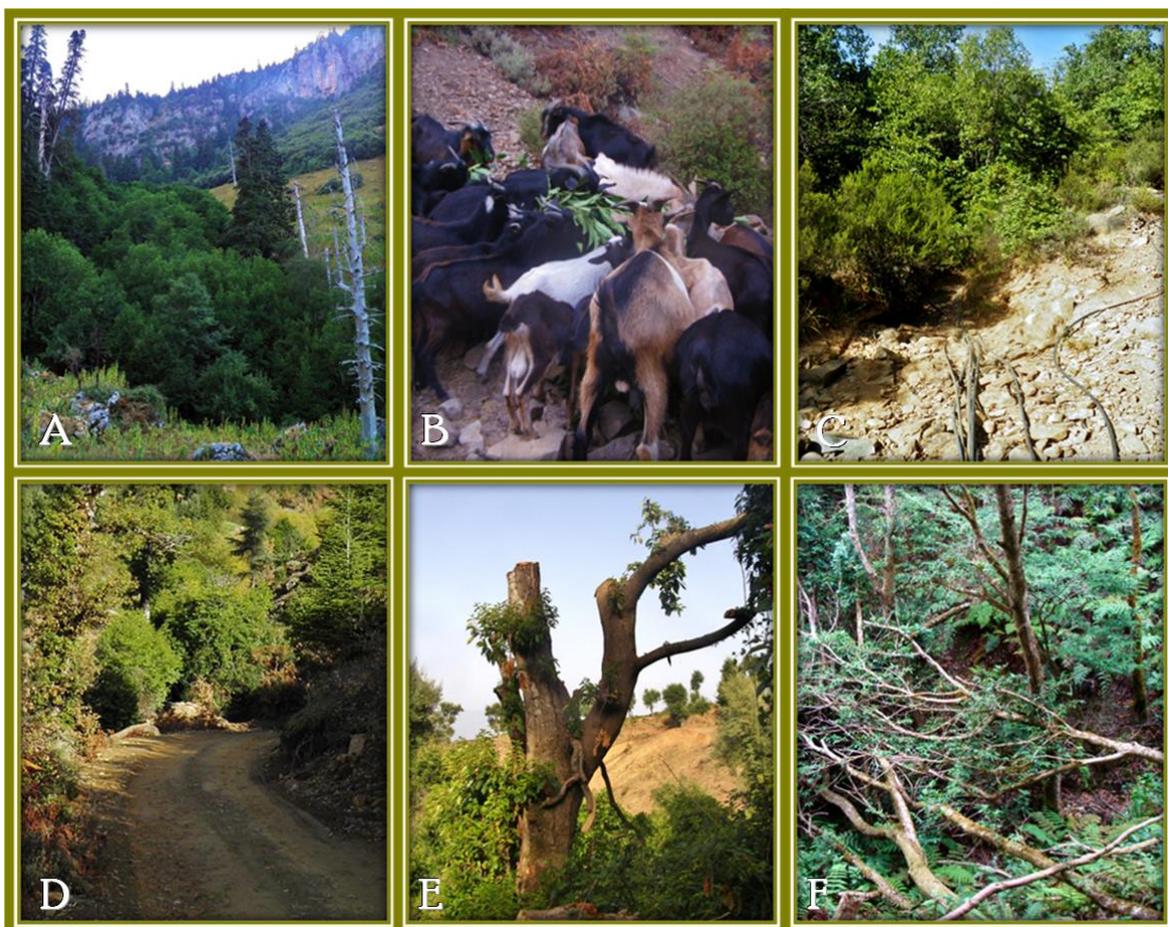
8. Al igual que ocurre con otras especies relictas terciarias, la reproducción vegetativa puede haber tenido un importante papel en la pervivencia de *P. lusitanica*. Las altas tasas de reproducción asexual, homogéneas entre zonas óptimas y marginales y la inexistencia de compromisos funcionales de esta vía con la reproducción sexual aumenta las posibilidades de supervivencia. En este contexto, la reproducción vegetativa permite la subsistencia temporal del loro aumentando así la probabilidad de reclutamiento sexual esporádico. Consecuentemente, la mayoría de las poblaciones pueden entenderse como “poblaciones remantes” debido a la baja regeneración sexual y la elevada reproducción asexual que presentan.

ANEXO

1



Fotografías



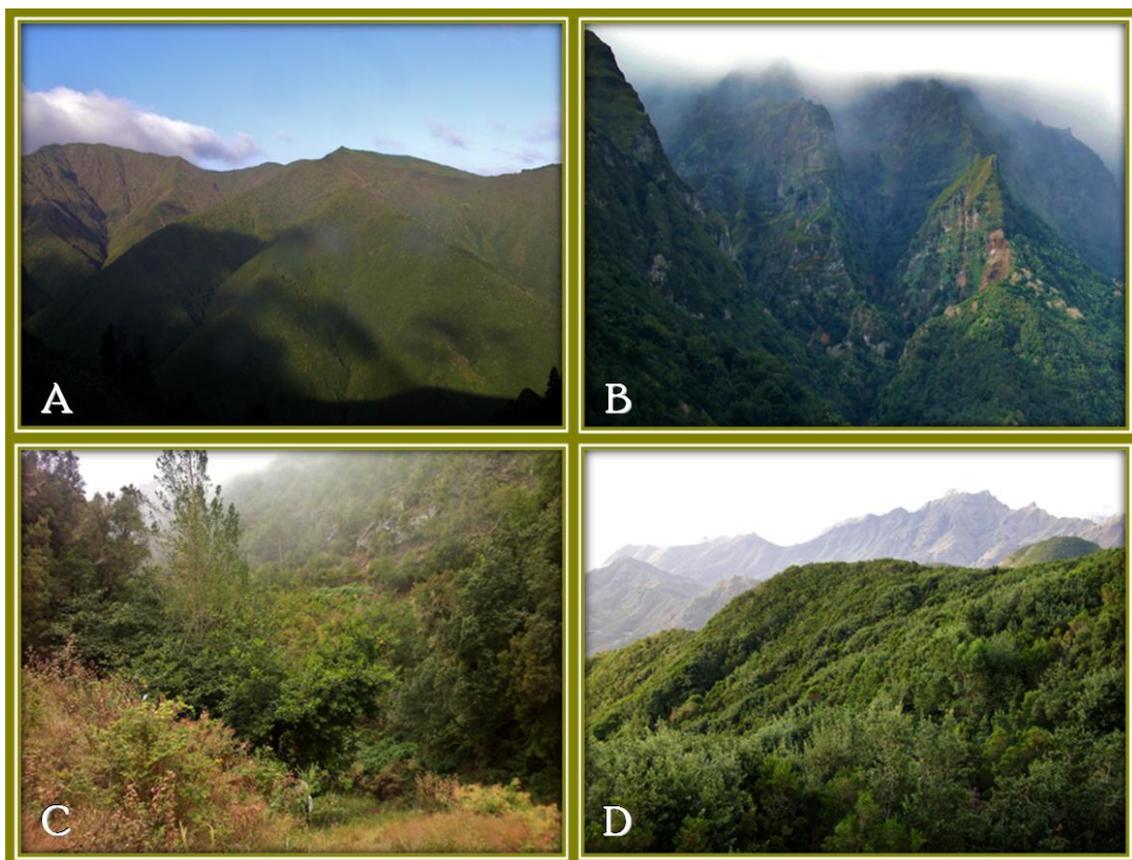
Anexo 1.1: Diferentes perturbaciones que afectan a *P. lusitanica*: (A) eliminación de masas de loro en formaciones de *Abies pinsapo* subsp. *maroccana* por cultivos de *Canabbis* en la cabecera del Uád Tycgda (Talassemtane, Rif marroquí); (B) ramoneo por cabras en la población de Dar Yaryira (Bouhassim, Rif marroquí); (C) captaciones de agua en Uád Buchácar (Bení Jaléd, Rif); (D) apertura de caminos para tránsito rodado en la ladera norte del monte Tizziren (Bení Jaléd, Rif); (E) podas severas sobre un ejemplar de loro de la población de Jándak er Ramla (Bouhassim, Rif); (F) caídas de individuos de hija (*P. lusitanica* subsp. *hixa*) en los montes de Anaga (Tenerife, Islas Canarias).



Anexo 1.2: En zonas continentales, *P. lusitanica* sufre una elevada estacionalidad climática. Ejemplar de loro en diferentes épocas (verano, otoño e invierno) en la población de Salóbriga (Villuercas, Península Ibérica).



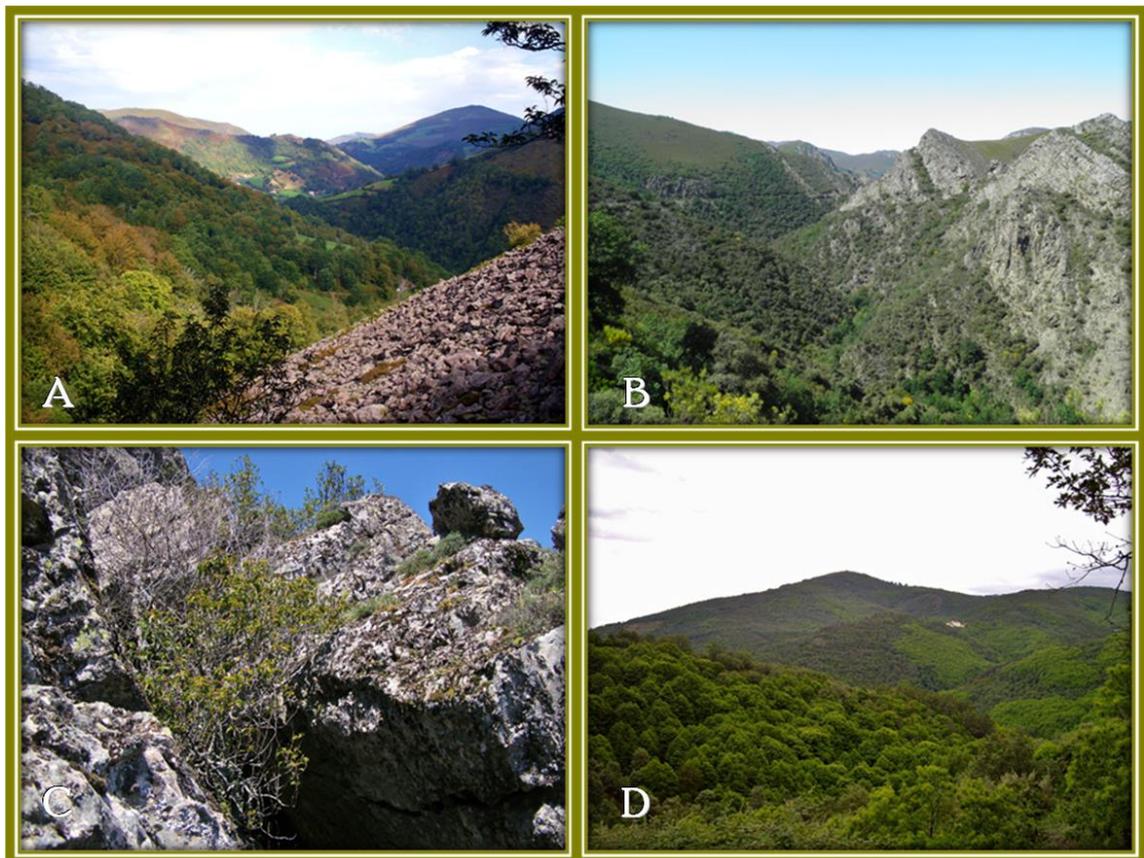
Anexo 1.3: En el ámbito macaronésico *P. lusitanica* se distribuye disperso en el interior de la laurisilva, formación arbórea constituida por diferentes especies vegetales de diversos orígenes biogeográficos. En la foto se muestra la laurisilva de los Montes de Anaga (Tenerife, Islas Canarias). Obsérvese la formación de nieblas originadas por la condensación de los húmedos vientos alisios.



Anexo 1.4: En el ámbito macaronésico, *P. lusitanica* se localiza disperso en el interior de la laurisilva: (A) Sierra da Tronqueira (São Miguel, Azores); (B) Faja da Nogueira (Madeira), (C) barranco de los Chinchos (La Palma, Canarias); (D) Anaga este (Tenerife, Canarias).



Anexo 1.5: En la Península Ibérica *P. lusitanica* se encuentra disperso en pequeños rodales asociado generalmente a fondos de vaguada. Ejemplares de loro (arboles verde oscuro indicados con flecha) en seno de un castañar de *Castanea sativa* en la población del barranco del Mató Cerrado (Villuercas).



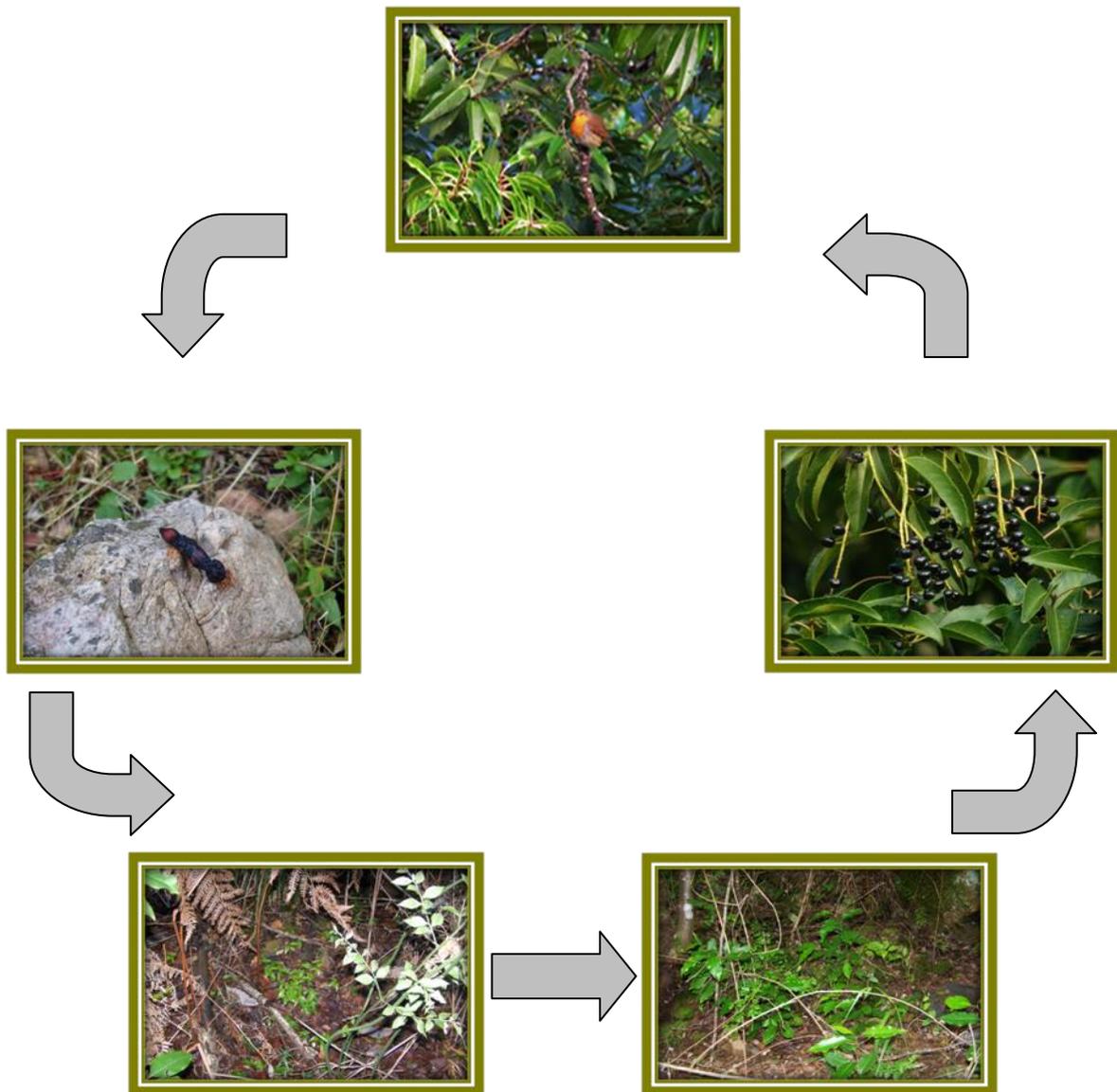
Anexo 1.6: En la Península Ibérica, *P. lusitanica* puede hallarse tanto en regiones Eurosiberianas (A y B) como en Mediterráneas (C y D). Al igual que en marruecos, el loro suele ocupar ámbitos riparios, aunque a veces es posible localizarlo en situaciones glareícolas (A) o rupícolas (C). (A) En primer término, loros junto a masas de *Fagus sylvatica* en L'Hayra (Montes Vascos Orientales); (B) lorera del río Fresnedelo (Ancares) contactando con formaciones de *Q. ilex* subsp. *ballota* y *Q. robur*; (C) ejemplar de loro a más de 1300 metros de altitud en una grieta de cuarcita del risco de la Villuerca Chica (Villuercas); (D) masas de *Castanea sativa* y *Q. pyrenaica* en el río Guadalupejo (Villuercas) donde se localizan varias poblaciones de loro.



Anexo 1.7: En Marruecos, *P. lusitanica* habitualmente se presenta en grandes rodales monoespecíficos asociados a fondos se vaguada. Población de Tafairra en las montañas de Bouhassim (Rif, Marruecos).



Anexo 1.8: En Marruecos, *P. lusitanica* generalmente se asocia a zonas de vaguadas con cauces permanentes de agua (A, B y D) y en menor medida a laderas con surgencias de manantiales (C). Por ello, contacta con multitud de formaciones: (A) loreras de la población de Jándak Bubiien_1 junto con masas de *Quercus canariensis* y *Q. suber* (Bouhassim, Rif Marroquí); (B) loreras sobre calizas en el Uád Farda (Talassentame, Rif), junto con *Q. coccifera* y *Buxus balearica*; (C) ejemplares de *P. lusitanica* mezclados con *Betula pendula* y *Taxus baccata* en formaciones de *Cedrus atlantica* (Jándak el Bulís, ladera norte del pico Tidiquín en el Rif); (D) rodal de loros junto con masas de *Q. ilex* subsp. *ballota*, *Q. pyrenaica* y *Q. canariensis* en la población de Jándak Issulgán (Bení Jaléd, Rif).



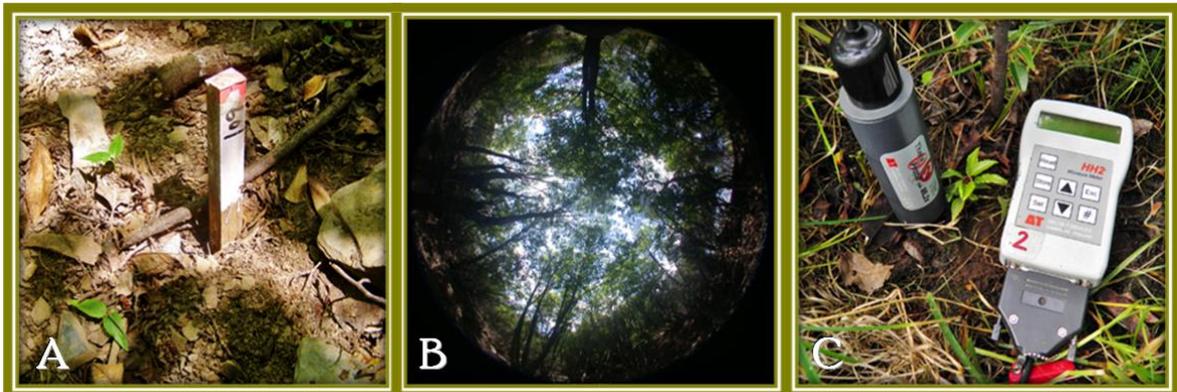
Anexo 1.9: Los frugívoros intervienen decisivamente en la dispersión de semillas y posterior reclutamiento de plántulas de *P. lusitanica*. En zonas mediterráneas, la deyección de semillas en microhábitats favorables para el reclutamiento incrementa las probabilidades de un establecimiento exitoso.



Anexo 1.10: En Marruecos, con una menor presión antrópica histórica que la Península Ibérica, hoy en día es posible encontrar masas de *P. lusitanica* con varias hectáreas de extensión, como por ejemplo (A) las existentes en la ladera norte del monte Tizziren (Rif). En cambio, en la Península Ibérica, las poblaciones mejor conservadas, como (B) la hoya de Navalmanzano (Villuercas), presentan rodales de loro de menor extensión. Esta tendencia se está invirtiendo en las últimas décadas como consecuencia de las importantes agresiones antrópicas que soportan muchas de loreras marroquíes, como por ejemplo (C) las intensas talas efectuadas en la población de Jándak Musguir (Bouhassim). En cambio, gran parte de las loreras ibéricas se encuentran en un proceso de recuperación, como (D) la población de la garganta del Mesto (Villuercas), donde los nuevos ejemplares proceden de viejas cepas preservadas en aperturas cuarcíticas.



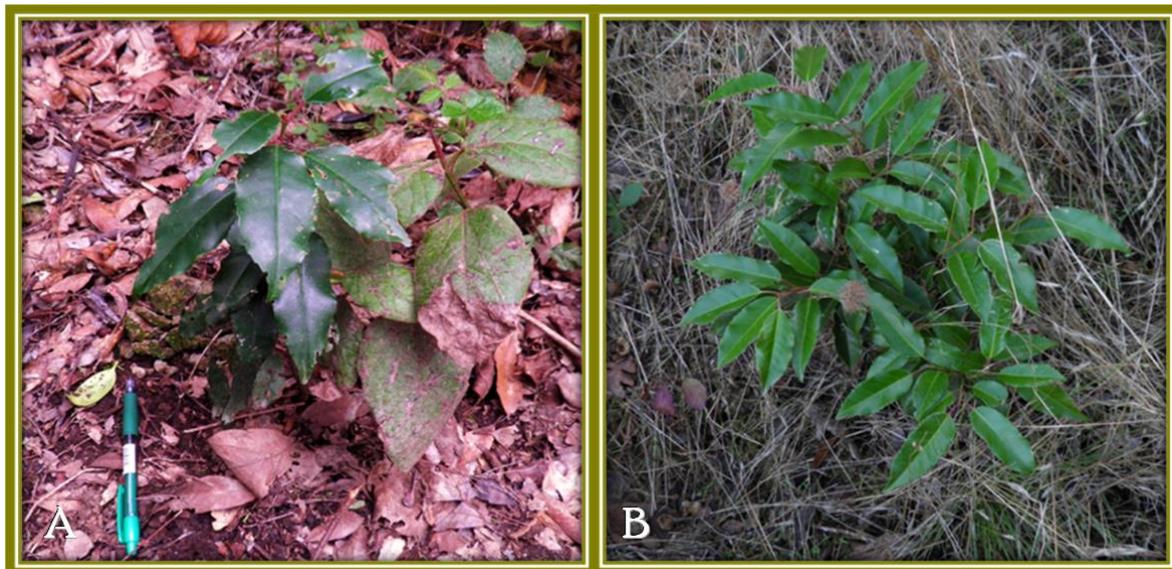
Anexo 1.11: (A) Población de Jándak er Remla (Rif, Marruecos) y (B) Salóbriga (Villuercas, Península Ibérica) donde se han realizado las observaciones de aves. Obsérvese el diferente tamaño de las formaciones de *P. lusitanica* (loreras), más extensas en Marruecos. Asimismo, en dichas formaciones marroquíes, los rodales de loro no contactan directamente con los bosques circundantes, existiendo una amplia franja sin vegetación arbórea muy alterada por las actividades silvopastoriles.



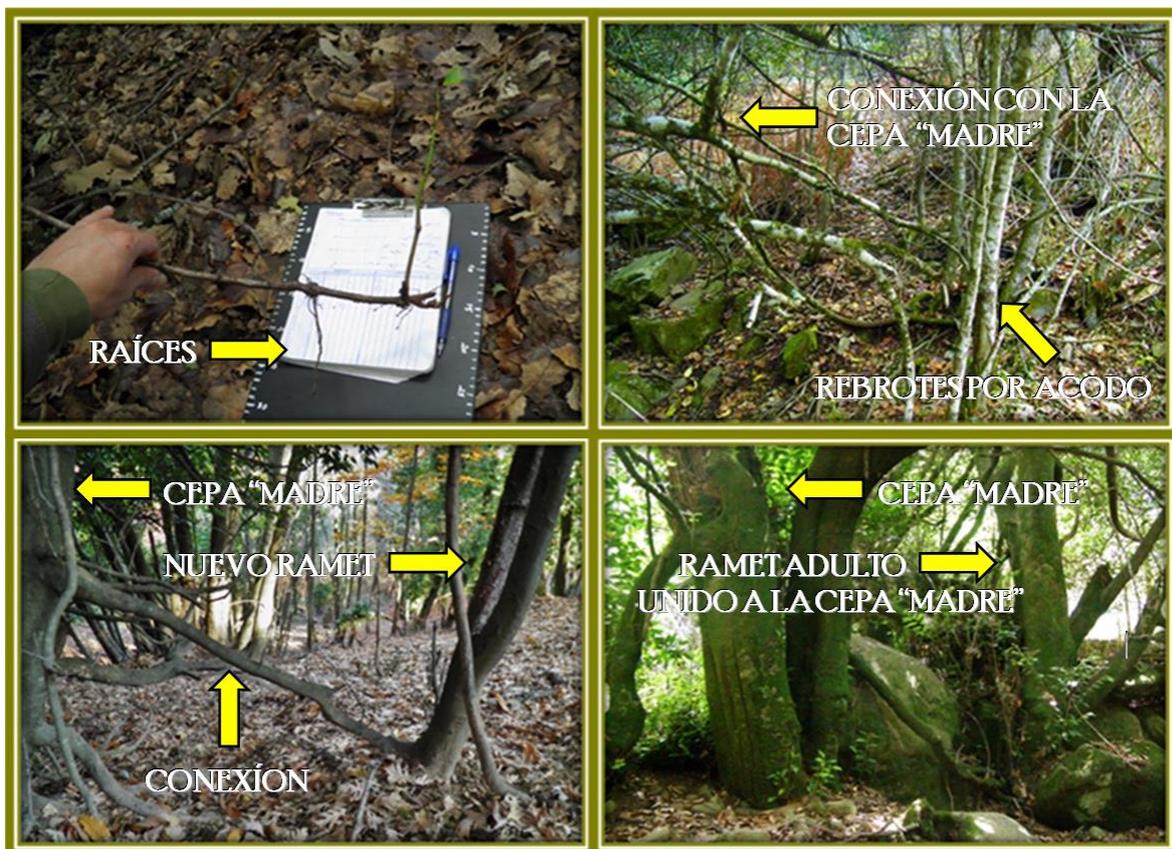
Anexo 1.12: (A) Punto de muestreo en las parcelas experimentales. En cada uno se registran valores de (A) emergencia y supervivencia de plántulas, junto con (B) la radiación lumínica incidente (obtenida a través de una imagen captada con cámara de ojo pez) y (C) la humedad edáfica superficial (de los primeros 10 cm de suelo).



Anexo 1.13: (A) Germinación de semillas de *P. lusitanica*, (B) preestablecimiento de plántulas en primavera y (C) supervivencia de éstas al periodo estival.



Anexo 1.14: Reclutamiento sexual exitoso de brinzales de *P. lusitanica* en (A) ámbitos macaronésicos (población de Anaga este en Tenerife, Islas Canarias) y (B) ámbitos continentales mediterráneos (población del barranco de los Loros en Villuercas, Península Ibérica).



Anexo 1.15: Diferentes estadios de rebrotes por acodo en *P. lusitanica*.



Anexo 1.16: Rebrotos basales en *P. lusitanica*. La profusión de rebrotos basales y acodos forma intrincadas cepas de loro con una arquitectura de múltiples tallos.

ANEXO

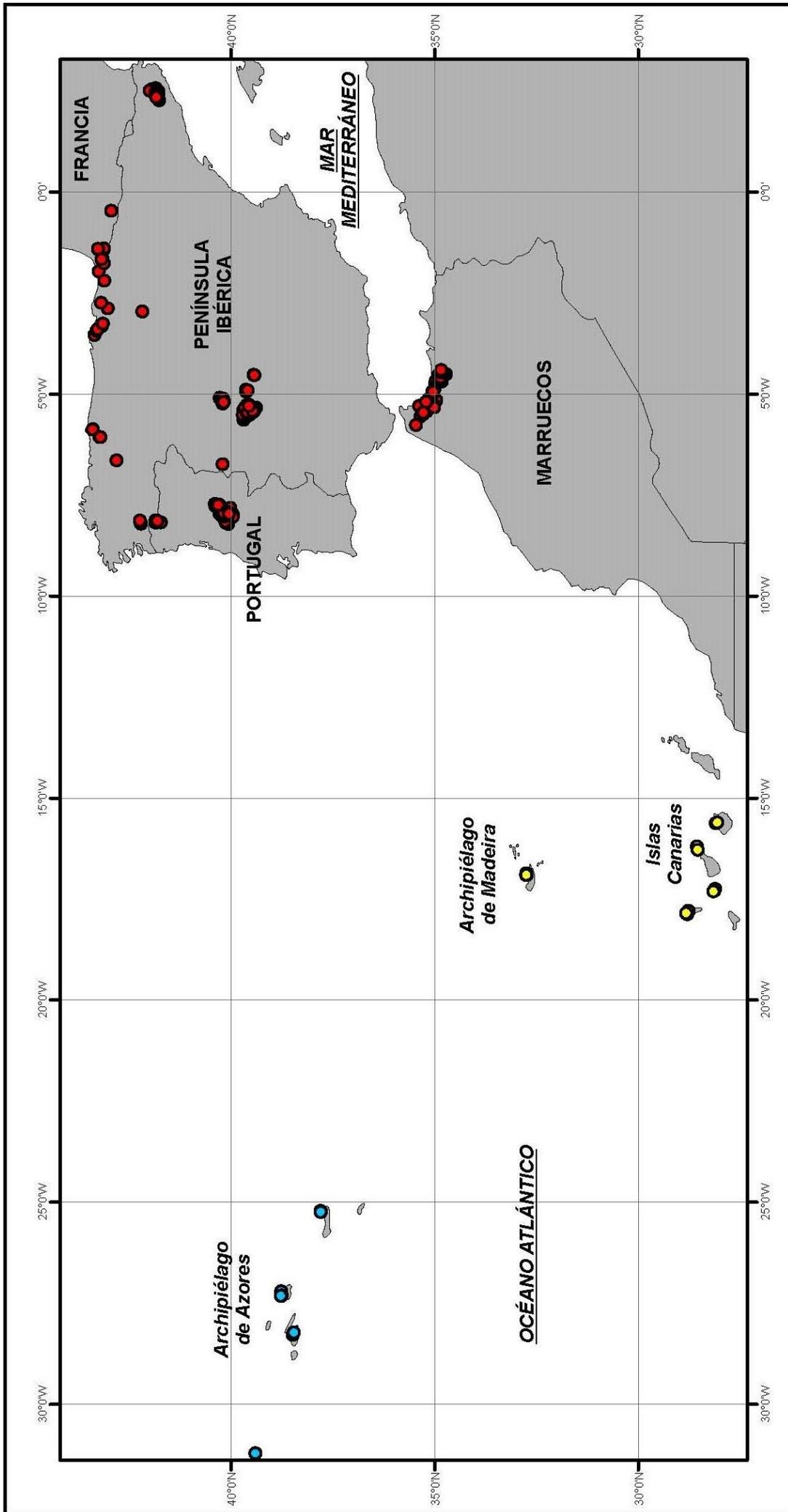
2



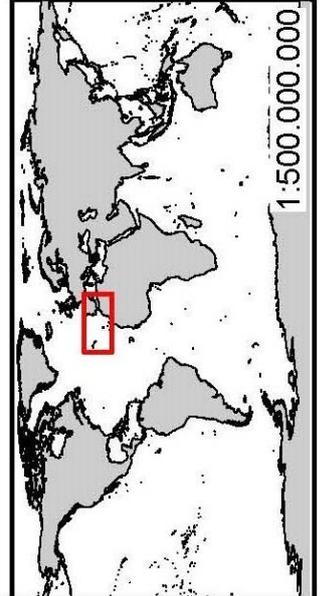
Planimetría

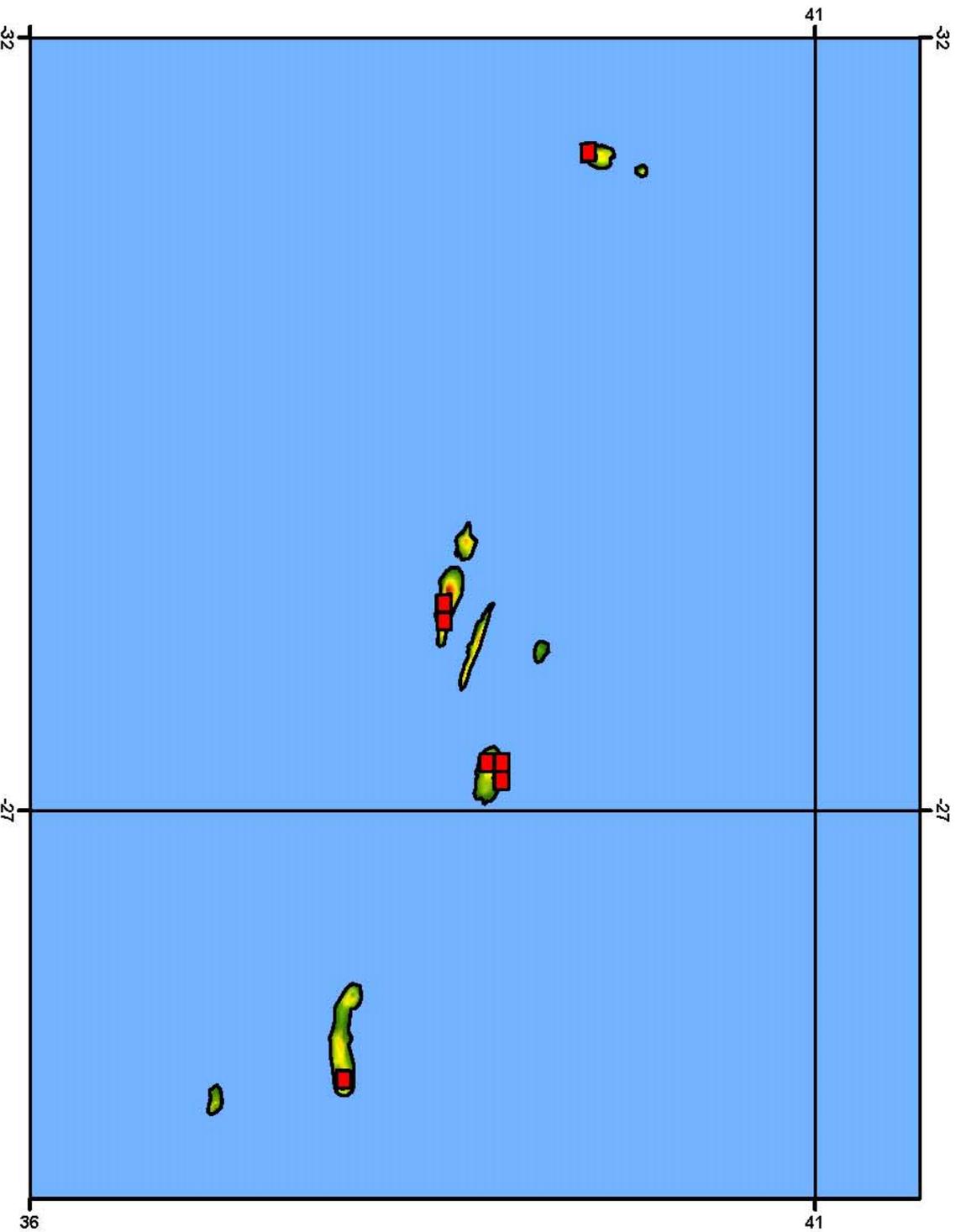
ÍNDICE

ANEXO 2.1: Ubicación general poblaciones	185
ANEXO 2.2: Cuadrículas UTM 10X10 con presencia de <i>Prunus lusitanica</i>	186
ANEXO 2.3: Cuadrículas UTM 1X1 con presencia de <i>Prunus lusitanica</i>	189
ANEXO 2.4: Parámetros climáticos generales	212
ANEXO 2.5: Modelización de <i>Prunus lusitanica</i> en Anaga (Tenerife)	217

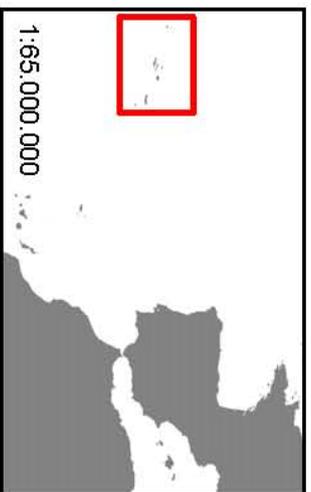


<p>MACROECOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN EN <i>Prunus lusitanica</i> L.: VARIABILIDAD GEOGRÁFICA Y EFECTOS DE LA MARGINALIDAD EN UN ÁRBOL RELICTO</p> <p>Nº PLANO: 1.1</p> <p>TÍTULO: Ubicación general de las poblaciones de <i>Prunus lusitanica</i></p>	<p>SISTEMA COORDENADAS WGS_84</p> <p>200 100 0 200 Km</p> <p>N</p> <p>1:15.000.000</p>
	<p>LEYENDA</p> <ul style="list-style-type: none"> ● Poblaciones de <i>Prunus lusitanica</i> subsp. <i>azorica</i> ● Poblaciones de <i>Prunus lusitanica</i> subsp. <i>lusitanica</i> ● Poblaciones de <i>Prunus lusitanica</i> subsp. <i>hixa</i>





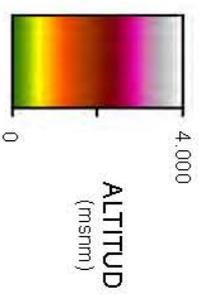
Nº PLANO: 2.1
 TÍTULO: Cuadrículas UTM con presencia de *Prunus lusitanica* subsp. *azorica*



ÁREA DE ESTUDIO

LEYENDA

■ Presencia (UTM 10 X 10) de *Prunus lusitanica* subsp. *azorica*

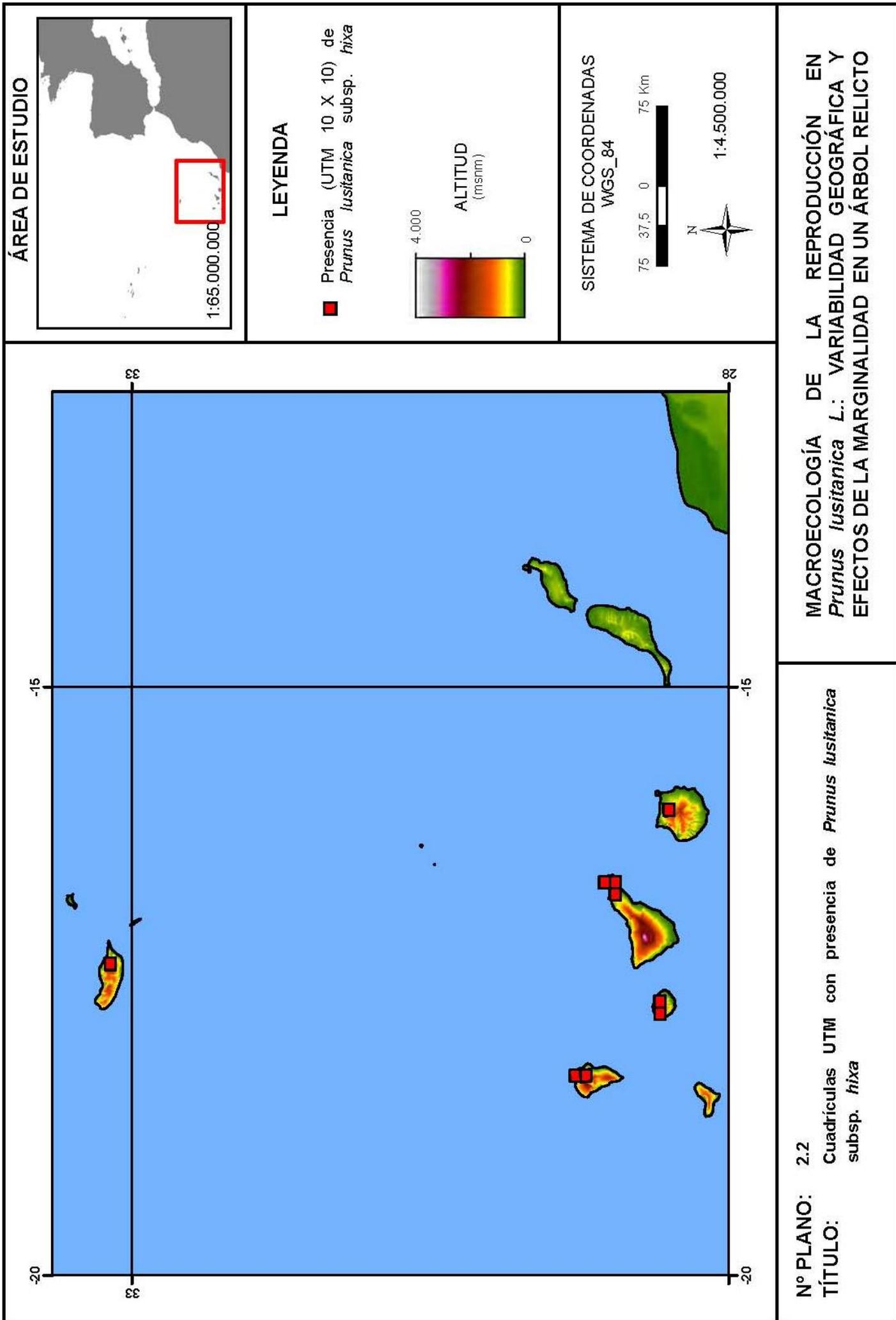


SISTEMA DE COORDENADAS
 WGS_84

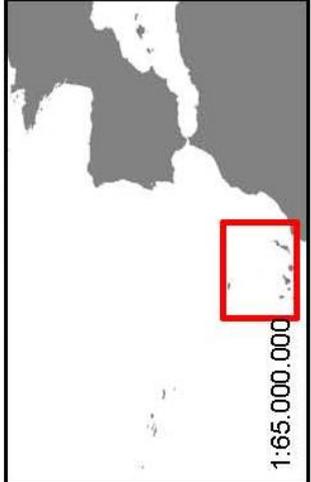


1:4.500.000

MACROECOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN EN *Prunus lusitanica* L.: VARIABILIDAD GEOGRÁFICA Y EFECTOS DE LA MARGINALIDAD EN UN ÁRBOL RELICTO

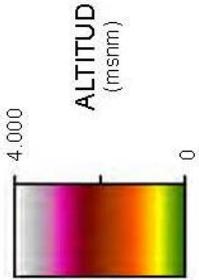


ÁREA DE ESTUDIO

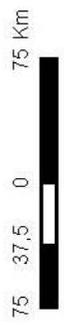


LEYENDA

■ Presencia (UTM 10 X 10) de *Prunus lusitanica* subsp. *hixa*



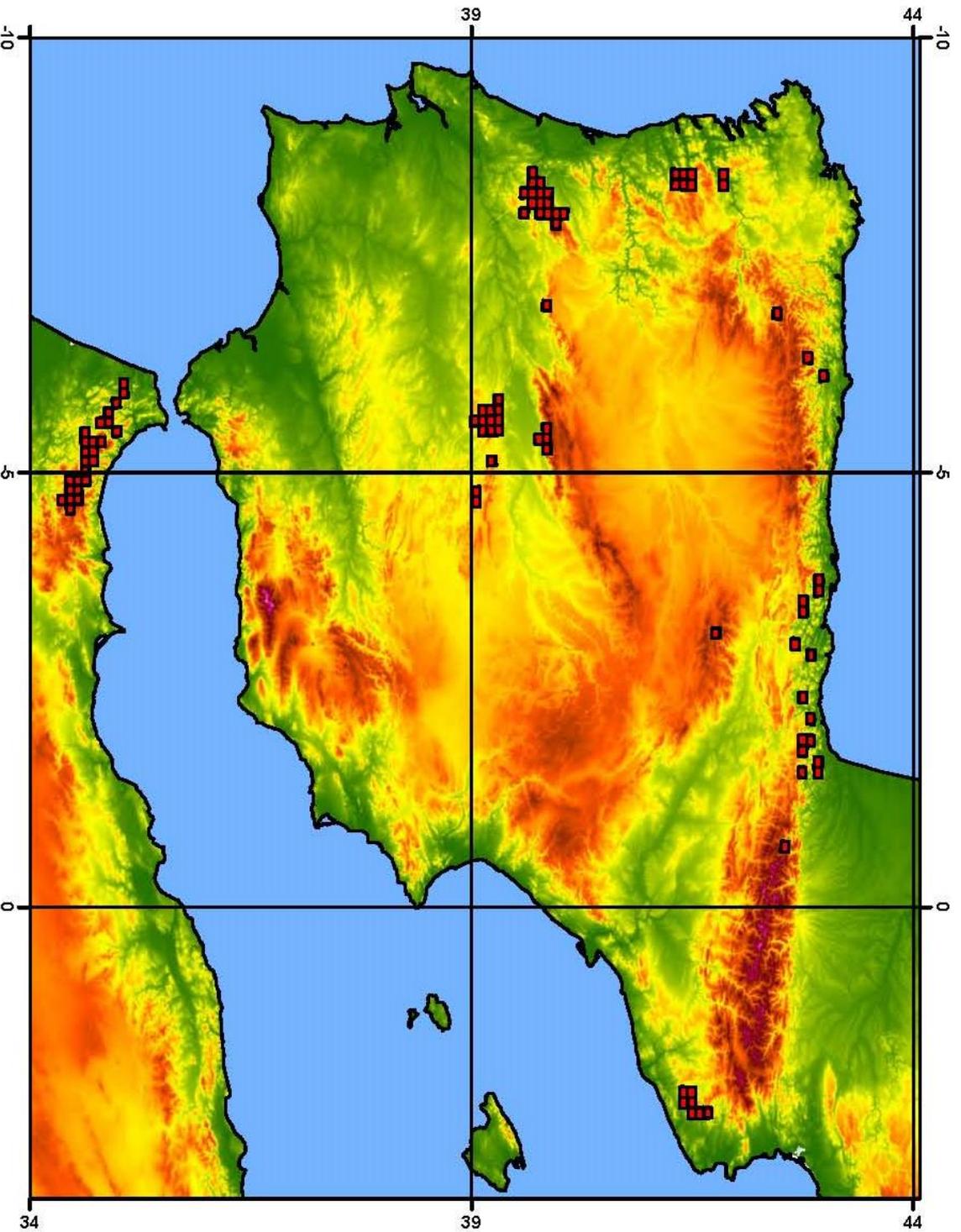
SISTEMA DE COORDENADAS WGS_84



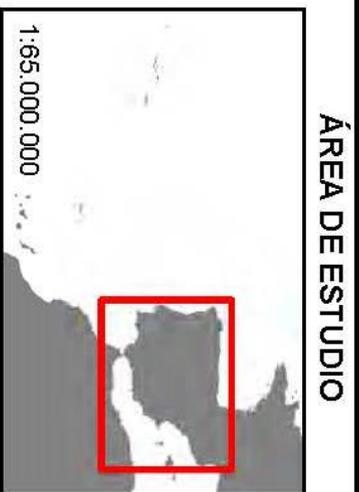
1:4.500.000

Nº PLANO: 2.2
 TÍTULO: Cuadrículas UTM con presencia de *Prunus lusitanica* subsp. *hixa*

MACROECOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN EN *Prunus lusitanica* L.: VARIABILIDAD GEOGRÁFICA Y EFECTOS DE LA MARGINALIDAD EN UN ÁRBOL RELICTO

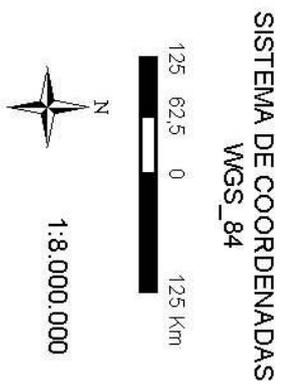
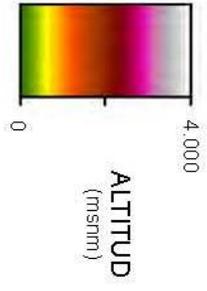


Nº PLANO: 2.3
 TÍTULO: Cuadrículas UTM con presencia de *Prunus lusitanica* subsp. *lusitanica*



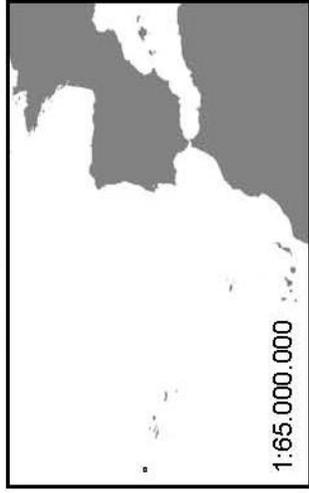
LEYENDA

■ Presencia (UTM 10 X 10) de *Prunus lusitanica* subsp. *lusitanica*



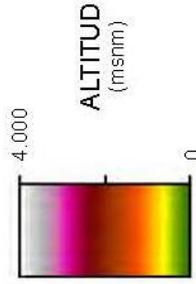
MACROECOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN EN *Prunus lusitanica* L.: VARIABILIDAD GEOGRÁFICA Y EFECTOS DE LA MARGINALIDAD EN UN ÁRBOL RELICTO

ÁREA DE ESTUDIO

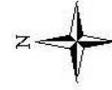
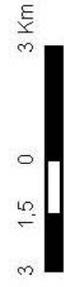


LEYENDA

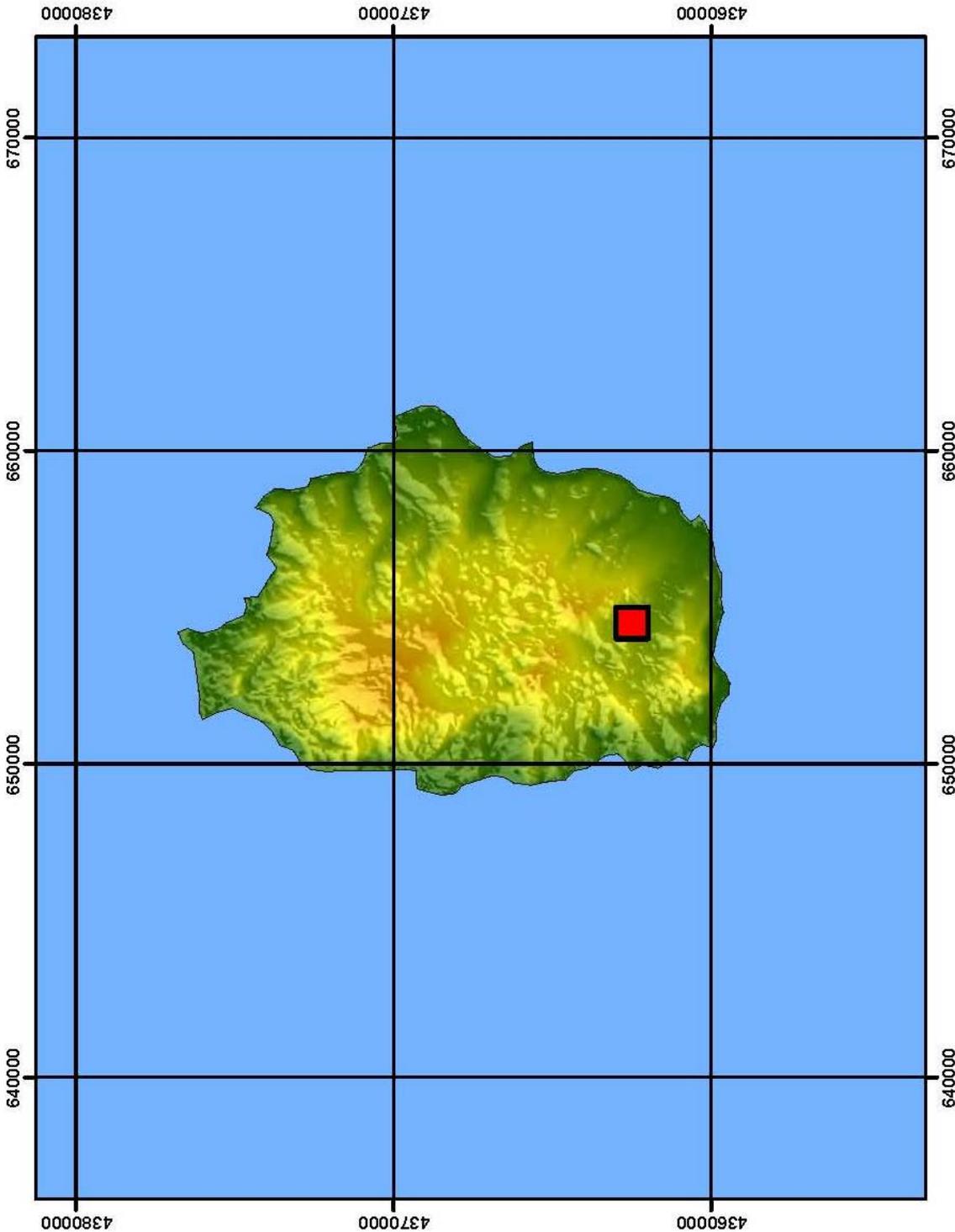
■ Presencia (UTM 1 X 1) de *Prunus lusitanica* subsp. *azorica*



PROYECCIÓN GEOGRÁFICA
UTMHUSO 25



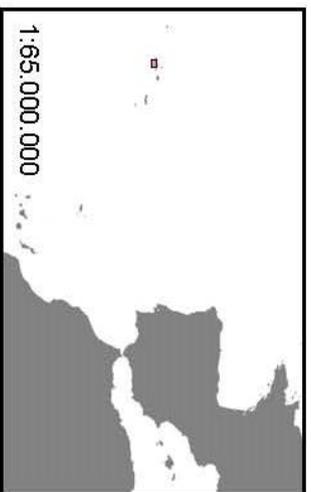
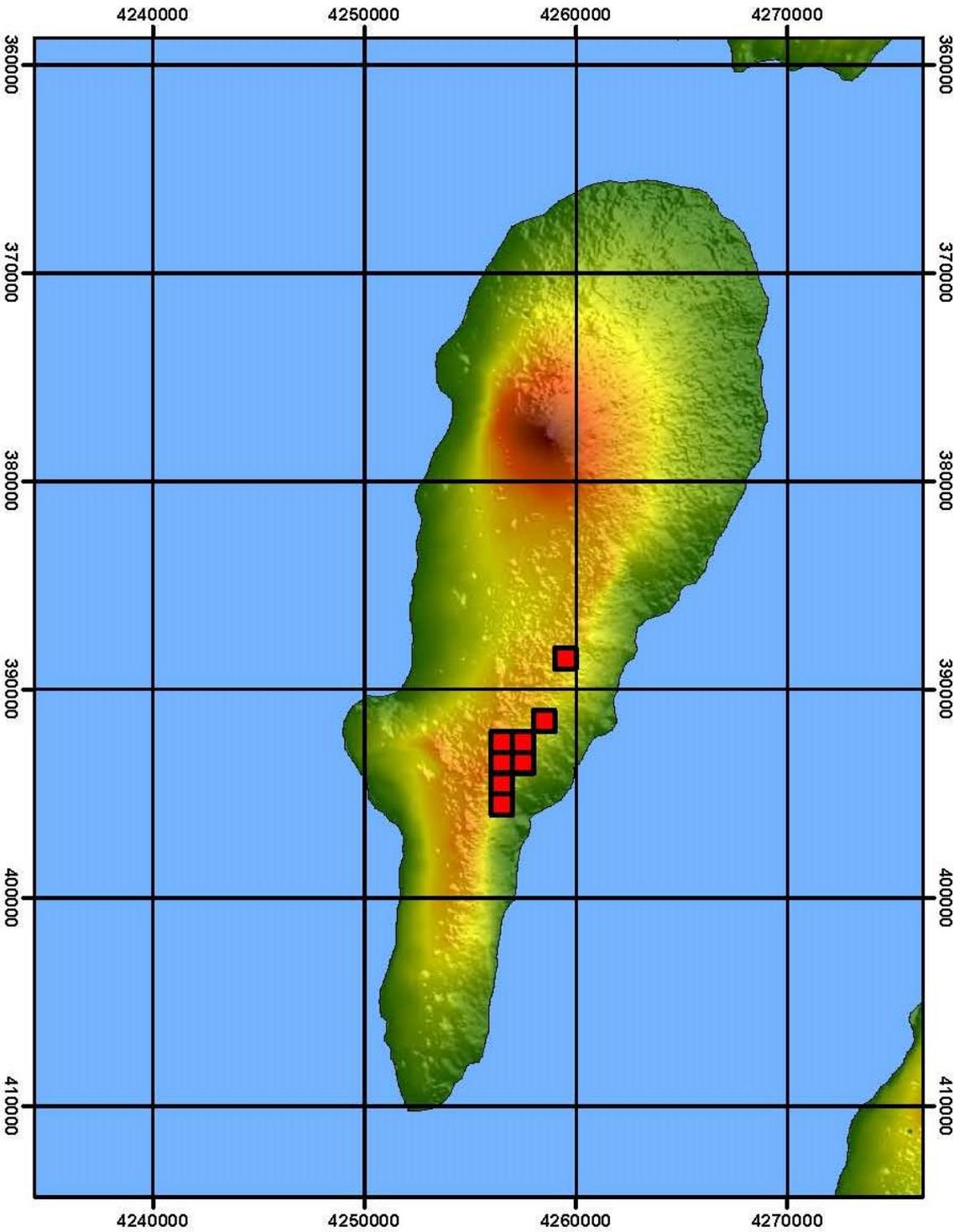
1:200.000



Nº PLANO: 3.1

TÍTULO: Cuadrículas UTM con presencia de *Prunus lusitanica* subsp. *azorica* en Flores (Archipiélago de Azores)

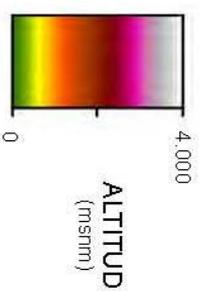
MACROECOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN EN *Prunus lusitanica* L.: VARIABILIDAD GEOGRÁFICA Y EFECTOS DE LA MARGINALIDAD EN UN ÁRBOL RELICTO



ÁREA DE ESTUDIO

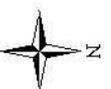
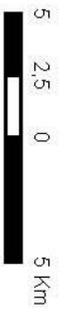
LEYENDA

■ Presencia (UTM 1 X 1) de *Prunus lusitanica* subsp. *azorica*



ALTITUD (msnm)

PROYECCIÓN GEOGRÁFICA
UTM HUSO 26

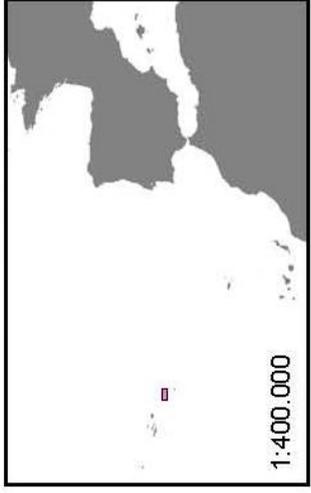


1:300.000

Nº PLANO: 3.2
TÍTULO: Cuadrículas UTM con presencia de *Prunus lusitanica* subsp. *azorica* en Pico (Archipiélago de Azores)

MACROECOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN EN *Prunus lusitanica* L.: VARIABILIDAD GEOGRÁFICA Y EFECTOS DE LA MARGINALIDAD EN UN ÁRBOL RELICTO

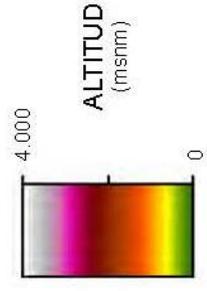
ÁREA DE ESTUDIO



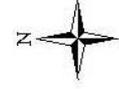
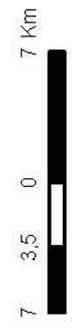
1:400.000

LEYENDA

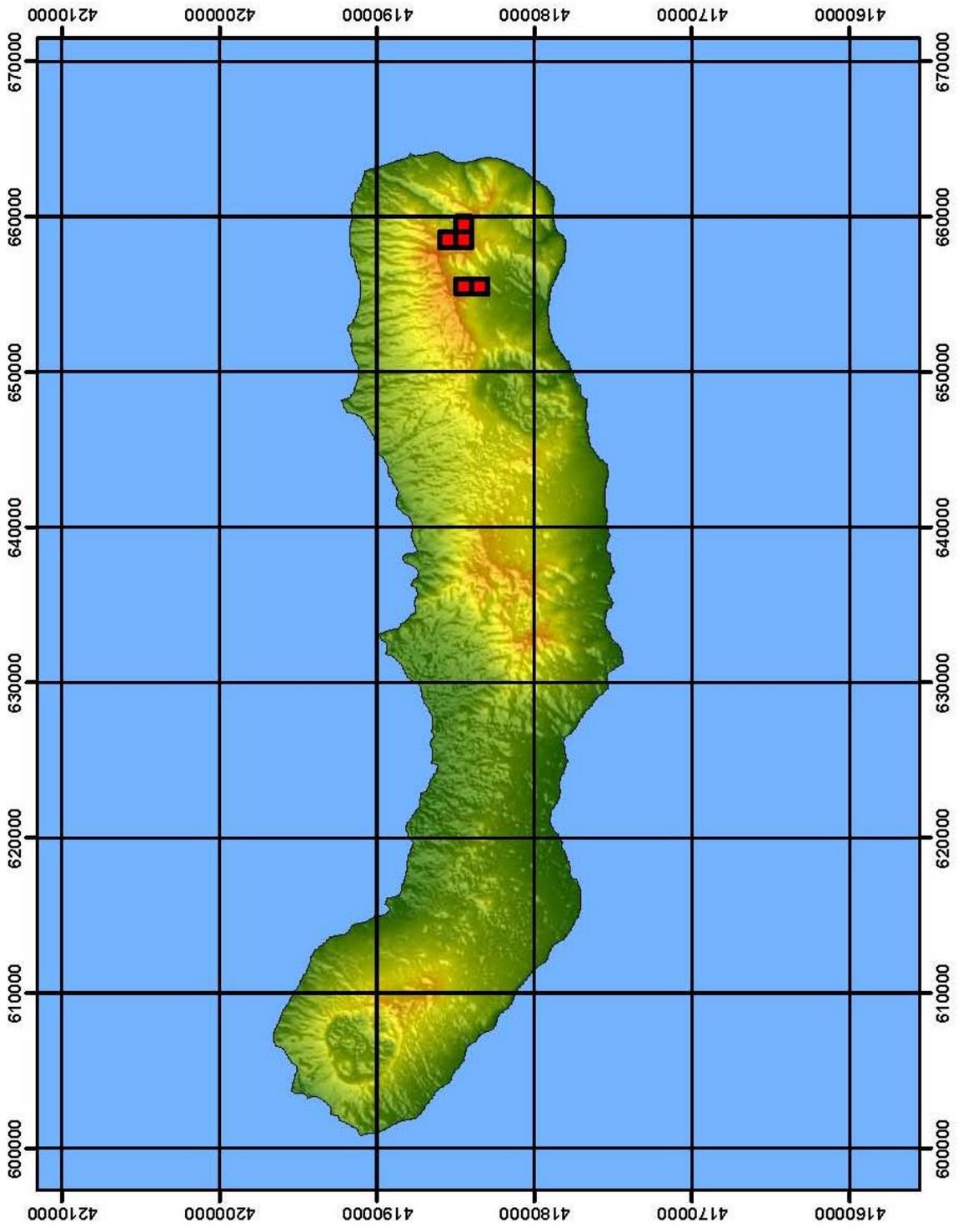
■ Presencia (UTM 1 X 1) de *Prunus lusitanica* subsp. *azorica*



PROYECCIÓN GEOGRÁFICA
UTMHUSO 26



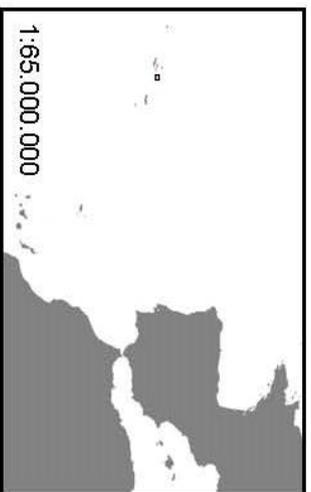
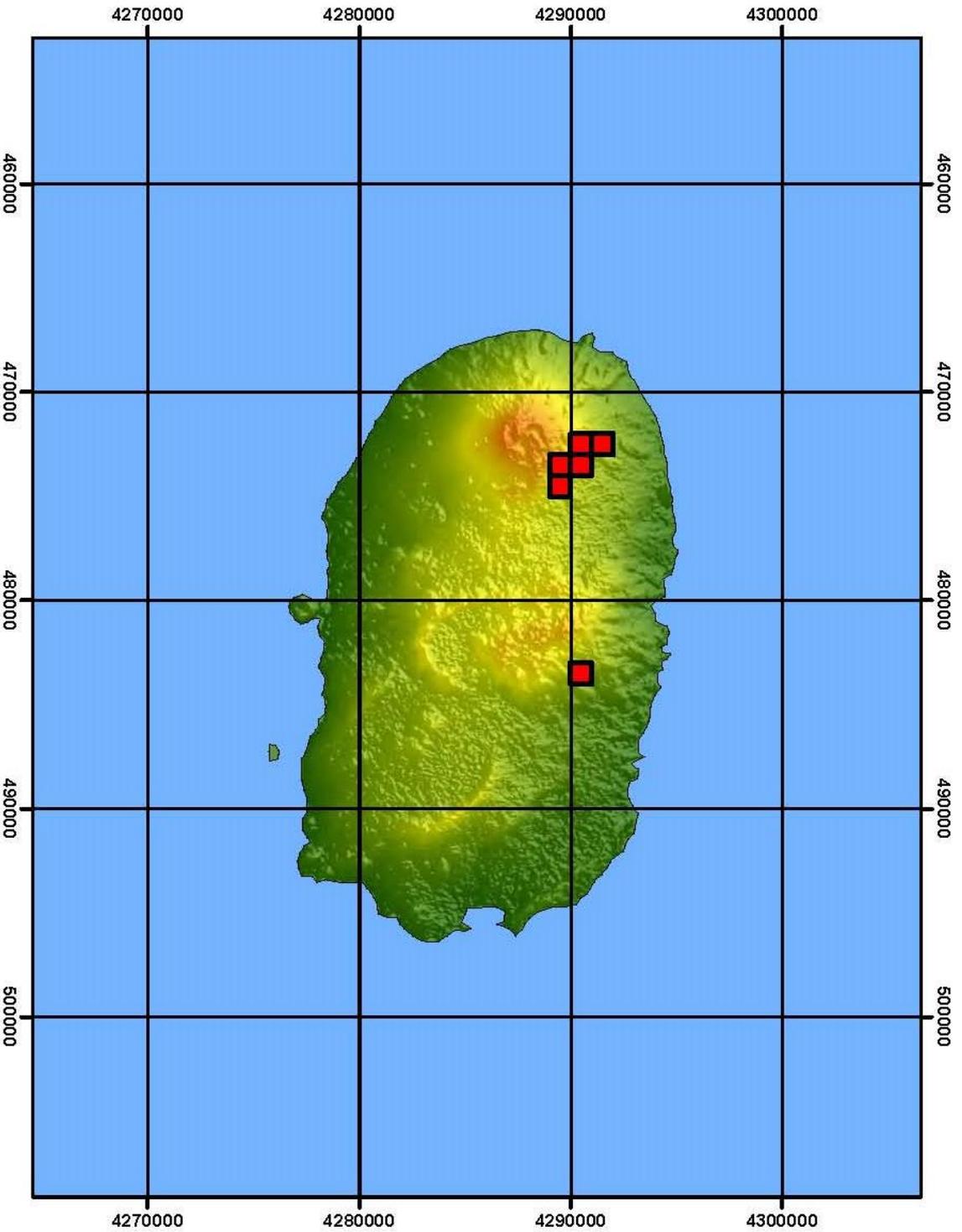
1:400.000



Nº PLANO: 3.3

TÍTULO: Cuadrículas UTM con presencia de *Prunus lusitanica* subsp. *azorica* en São Miguel (Archipiélago de Azores)

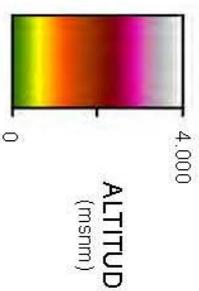
MACROECOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN EN *Prunus lusitanica* L.: VARIABILIDAD GEOGRÁFICA Y EFECTOS DE LA MARGINALIDAD EN UN ÁRBOL RELICTO



ÁREA DE ESTUDIO

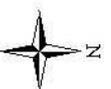
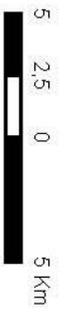
LEYENDA

■ Presencia (UTM 1 X 1) de *Prunus lusitanica* subsp. *azorica*



ALTITUD (msnm)

PROYECCIÓN GEOGRÁFICA
UTM HUSO 26



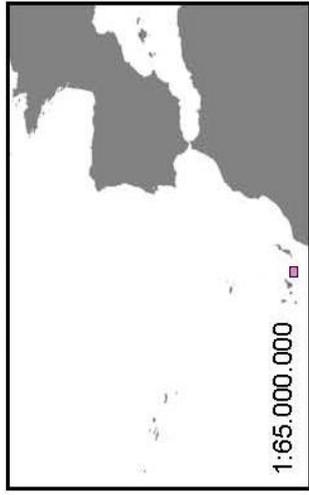
1:300.000

Nº PLANO: 3.4

TÍTULO: Cuadrículas UTM con presencia de *Prunus lusitanica* subsp. *azorica* en Terceira (Archipiélago de Azores)

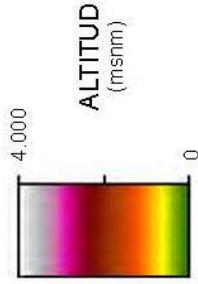
MACROECOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN EN *Prunus lusitanica* L.: VARIABILIDAD GEOGRÁFICA Y EFECTOS DE LA MARGINALIDAD EN UN ÁRBOL RELICTO

ÁREA DE ESTUDIO

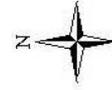


LEYENDA

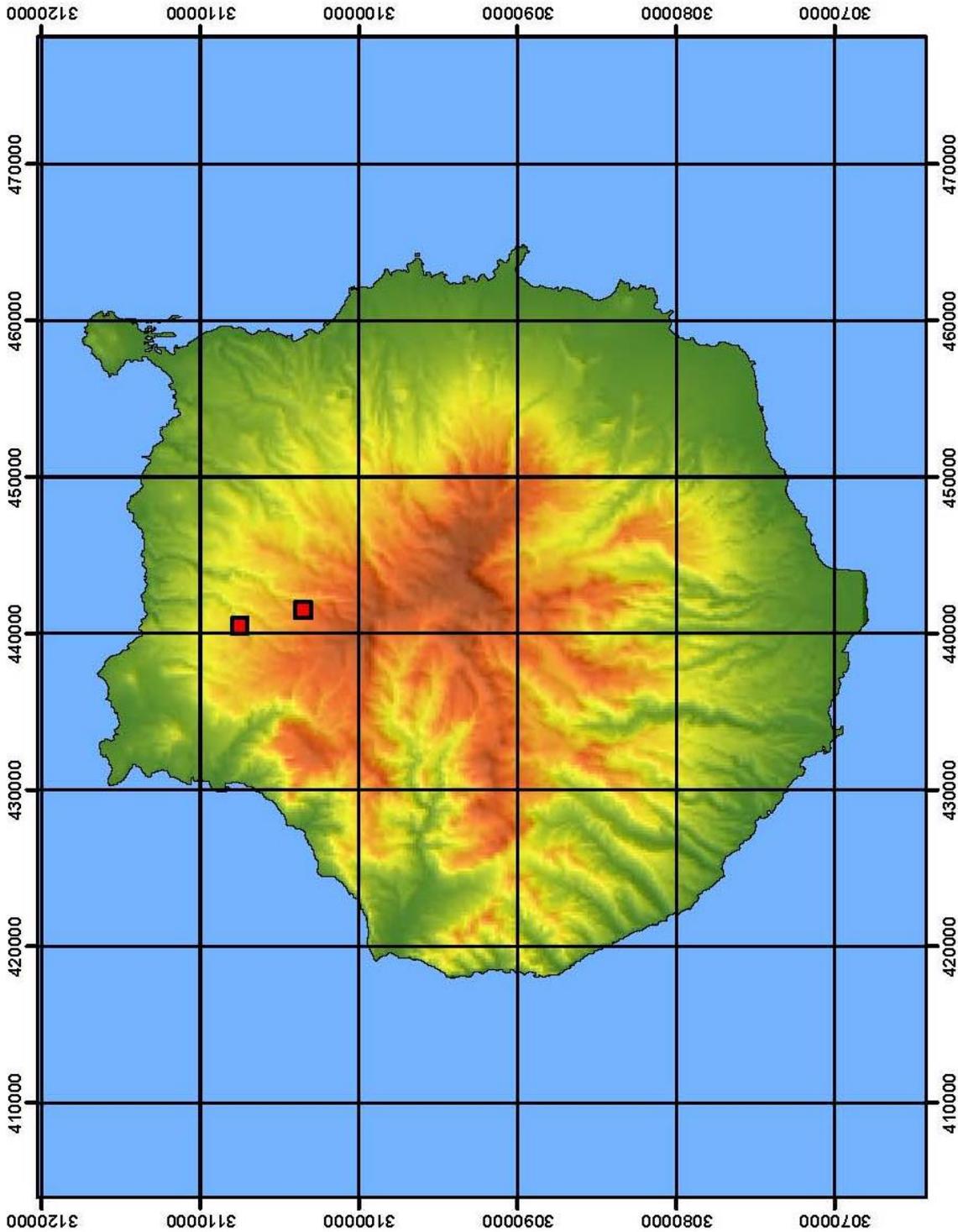
■ Presencia (UTM 1 X 1) de *Prunus lusitanica* subsp. *hixa*



PROYECCIÓN GEOGRÁFICA
UTMHUSO 28



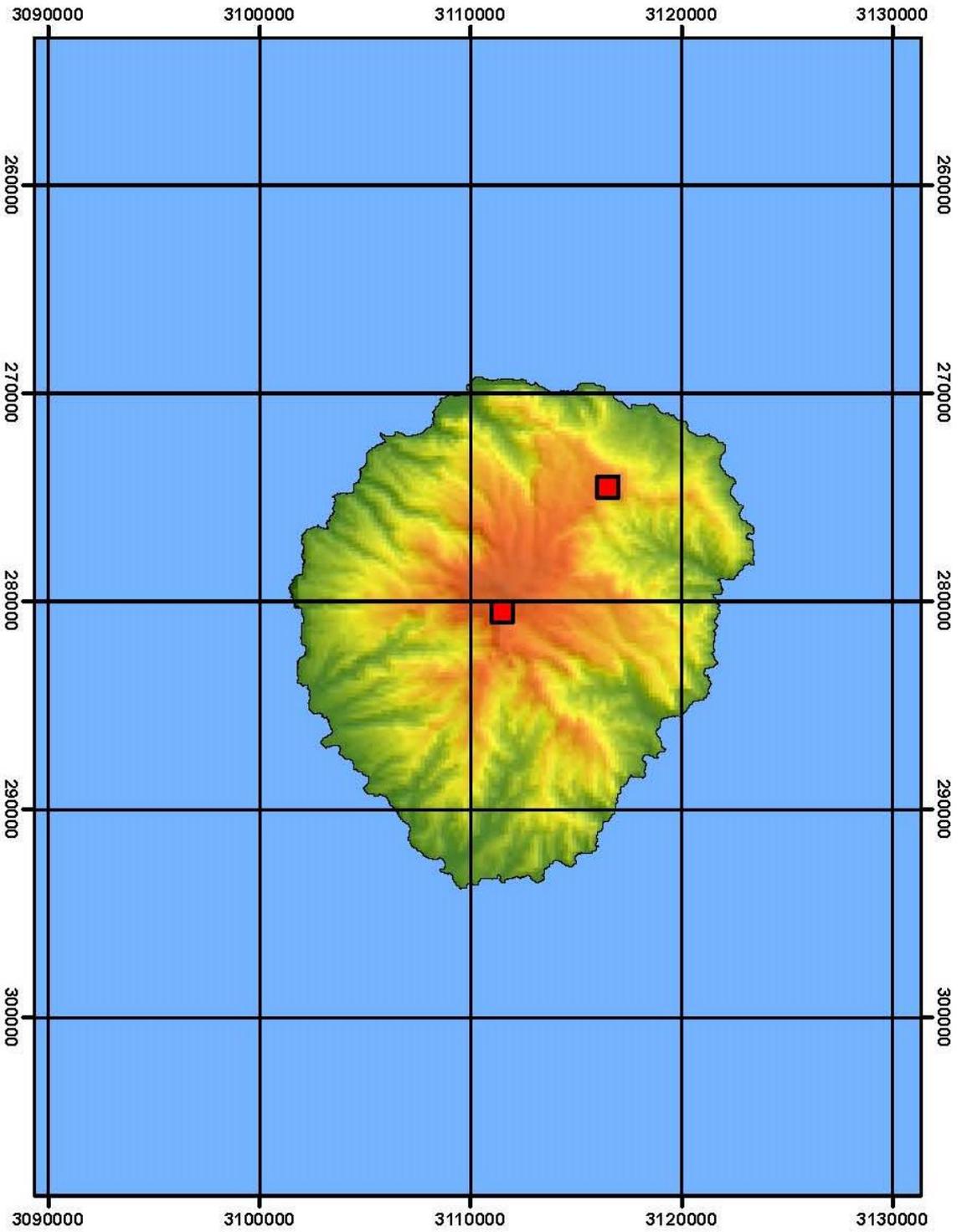
1:400.000



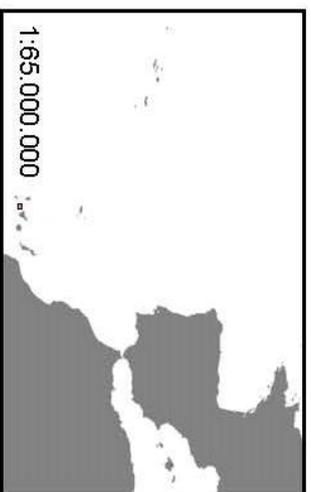
Nº PLANO: 3.5

TÍTULO: Cuadrículas UTM con presencia de *Prunus lusitanica* subsp. *hixa* en Gran Canaria (Islas Canarias)

MACROECOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN EN *Prunus lusitanica* L.: VARIABILIDAD GEOGRÁFICA Y EFECTOS DE LA MARGINALIDAD EN UN ÁRBOL RELICTO

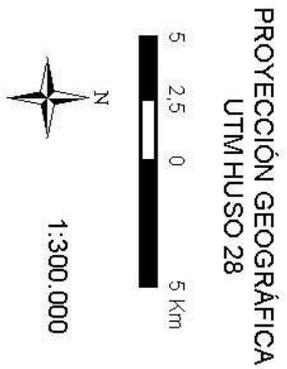
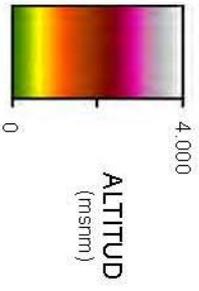


Nº PLANO: 3.6
 TÍTULO: Cuadrículas UTM con presencia de *Prunus lusitanica* subsp. *hixa* en La Gomera (Islas Canarias)



LEYENDA

■ Presencia (UTM 1 X 1) de *Prunus lusitanica* subsp. *hixa*



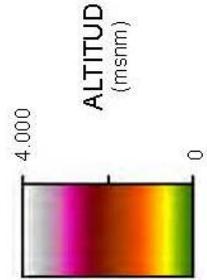
MACROECOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN EN *Prunus lusitanica* L.: VARIABILIDAD GEOGRÁFICA Y EFECTOS DE LA MARGINALIDAD EN UN ÁRBOL RELICTO

ÁREA DE ESTUDIO

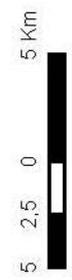


LEYENDA

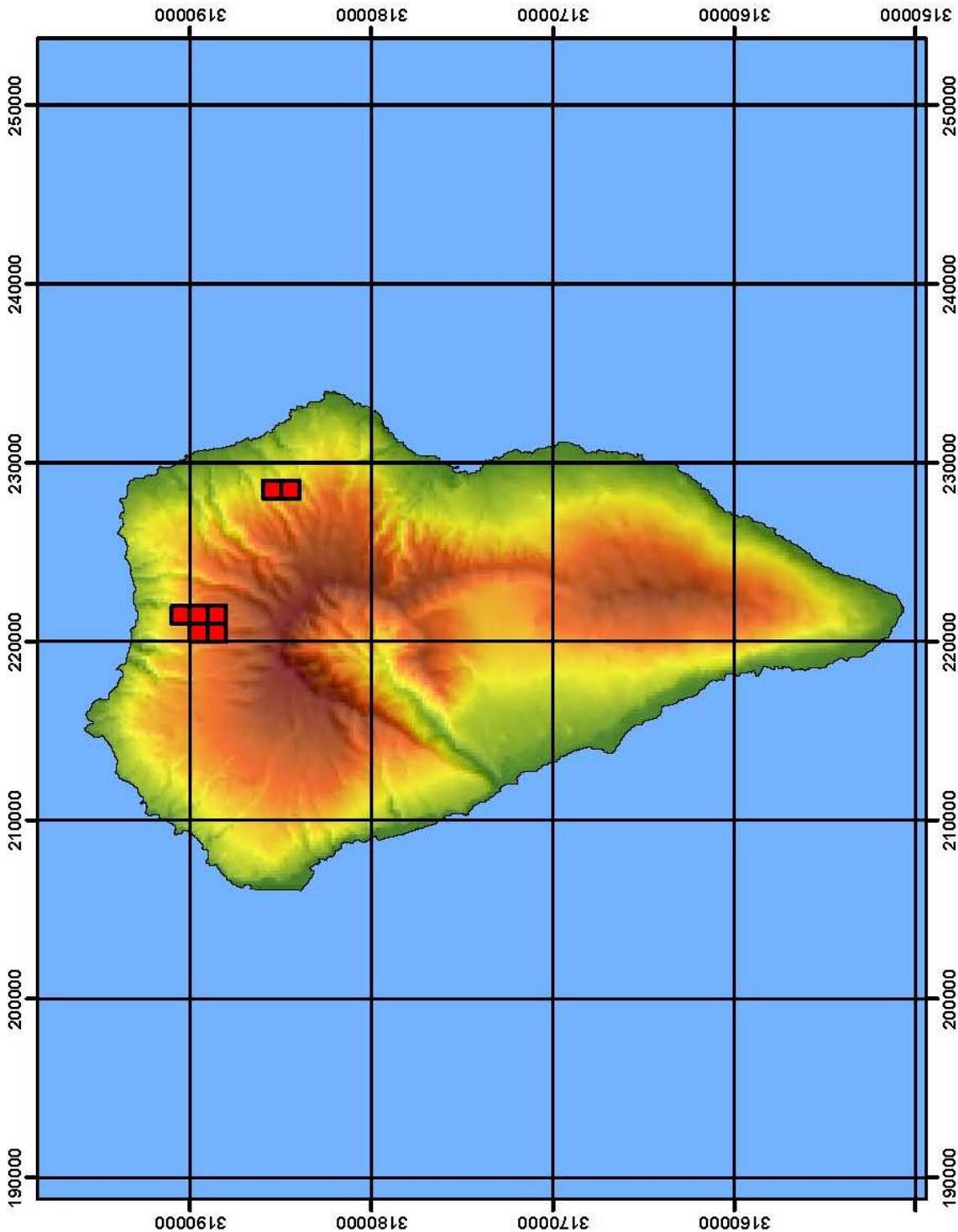
■ Presencia (UTM 1 X 1) de *Prunus lusitanica* subsp. *hixa*



PROYECCIÓN GEOGRÁFICA
UTMHUSO 28



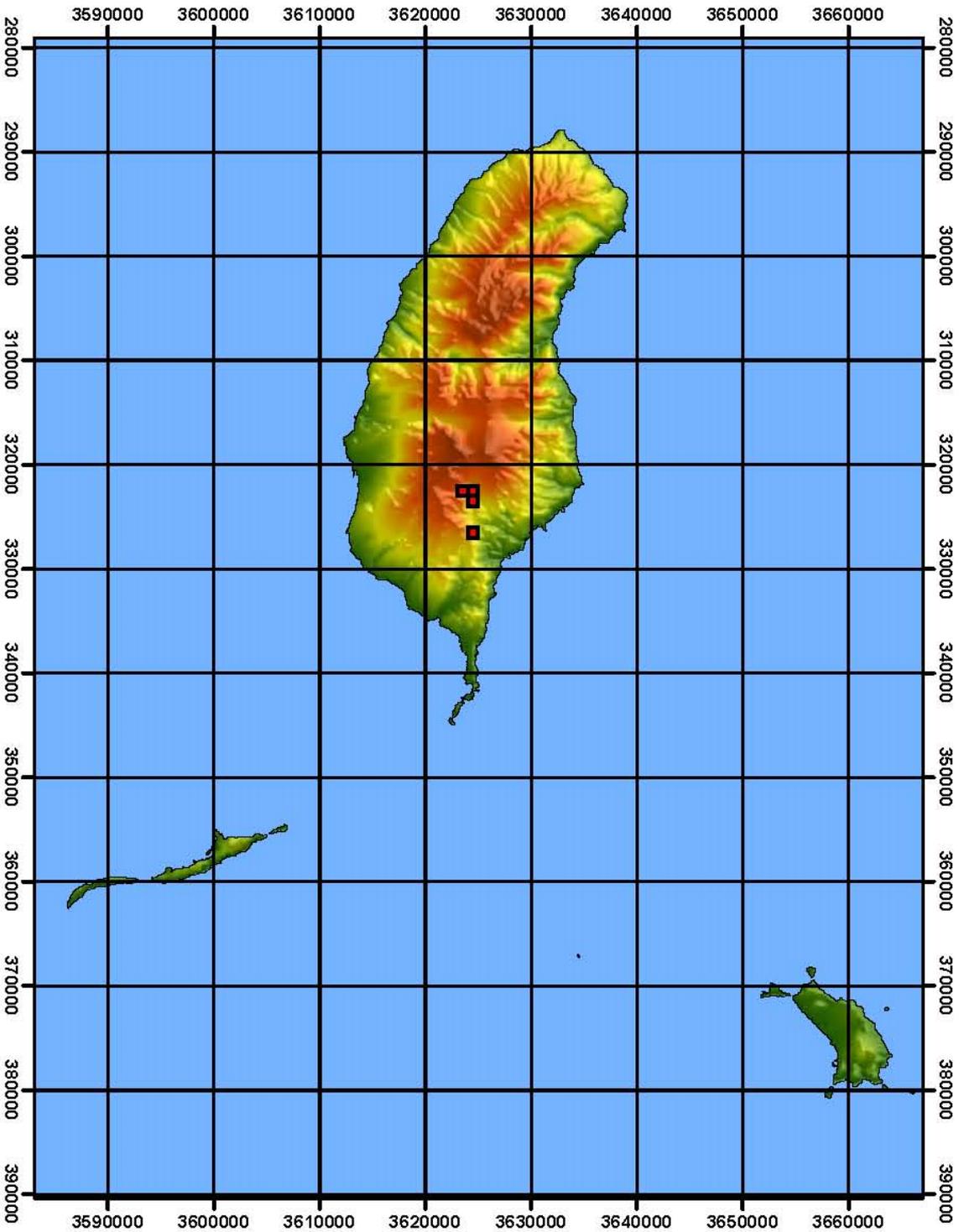
1:350,000



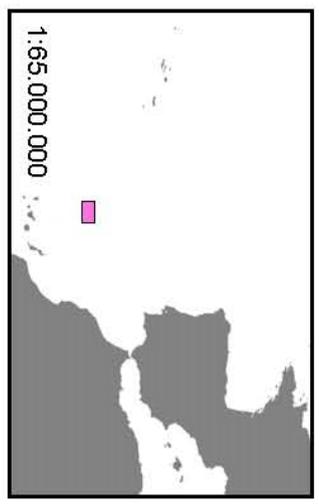
Nº PLANO: 3.7

TÍTULO: Cuadrículas UTM con presencia de *Prunus lusitanica* subsp. *hixa* en La Palma (Islas Canarias)

MACROECOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN EN *Prunus lusitanica* L.: VARIABILIDAD GEOGRÁFICA Y EFECTOS DE LA MARGINALIDAD EN UN ÁRBOL RELICTO

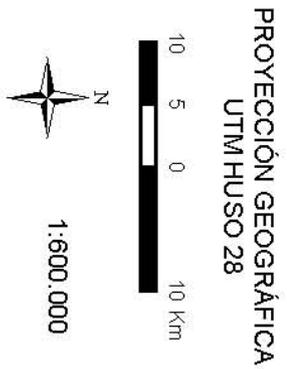
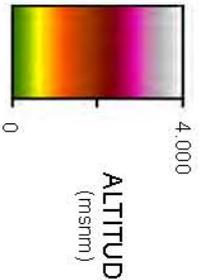


Nº PLANO: 3.8
 TÍTULO: Cuadrículas UTM con presencia de *Prunus lusitanica* subsp. *hixa* en Madeira (Archipiélago de Madeira)



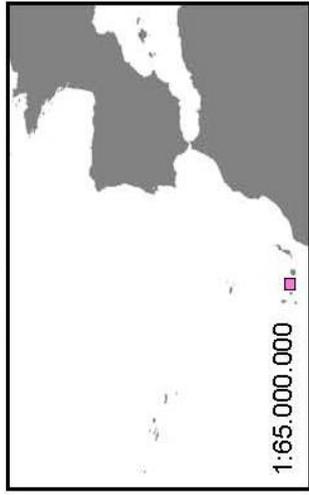
LEYENDA

■ Presencia (UTM 1 X 1) de *Prunus lusitanica* subsp. *hixa*



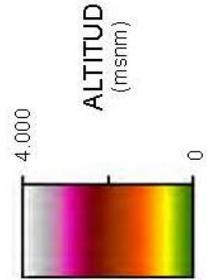
MACROECOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN EN *Prunus lusitanica* L.: VARIABILIDAD GEOGRÁFICA Y EFECTOS DE LA MARGINALIDAD EN UN ÁRBOL RELICTO

ÁREA DE ESTUDIO



LEYENDA

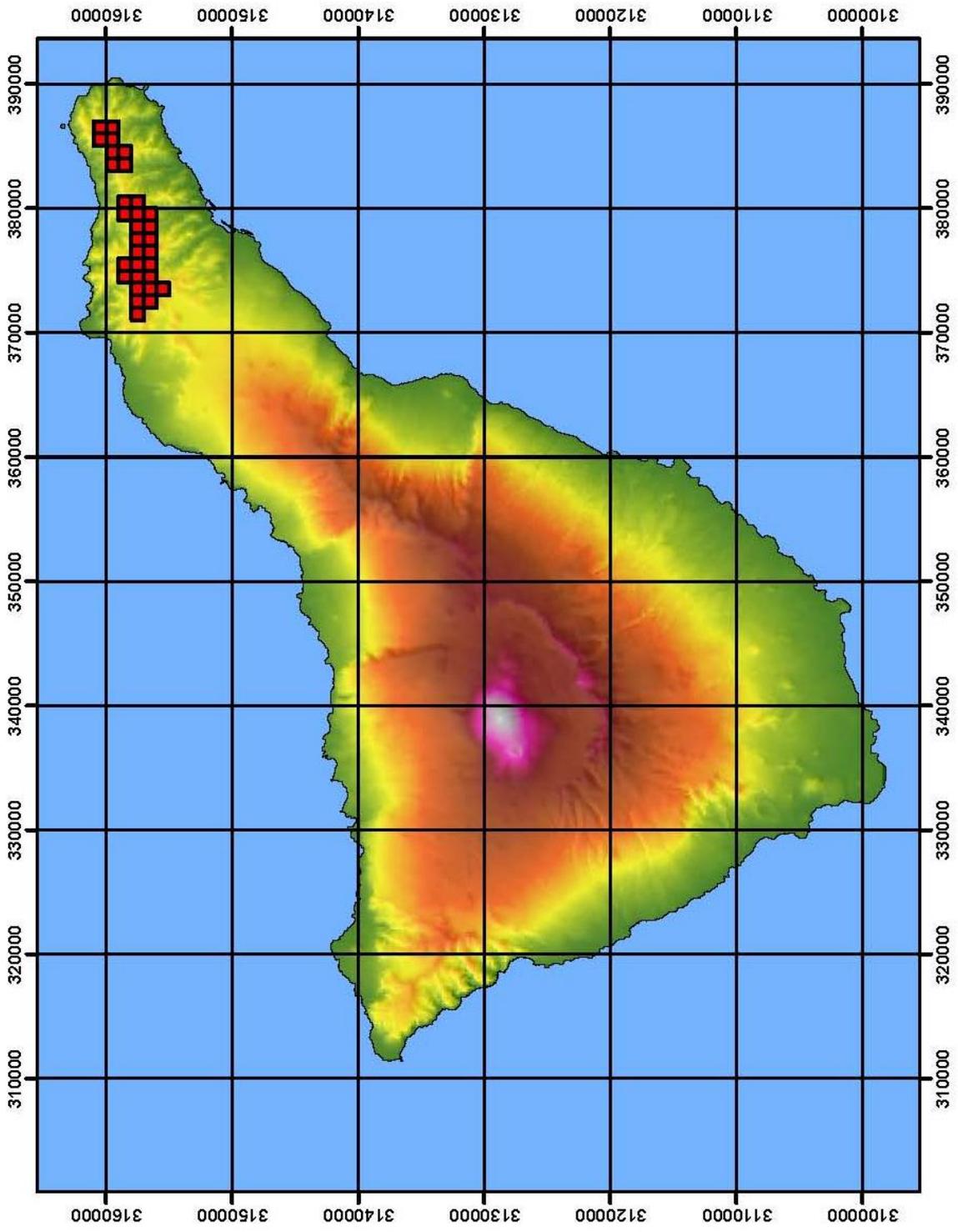
■ Presencia (UTM 1 X 1) de *Prunus lusitanica* subsp. *hixa*



PROYECCIÓN GEOGRÁFICA
UTMHUSO 28



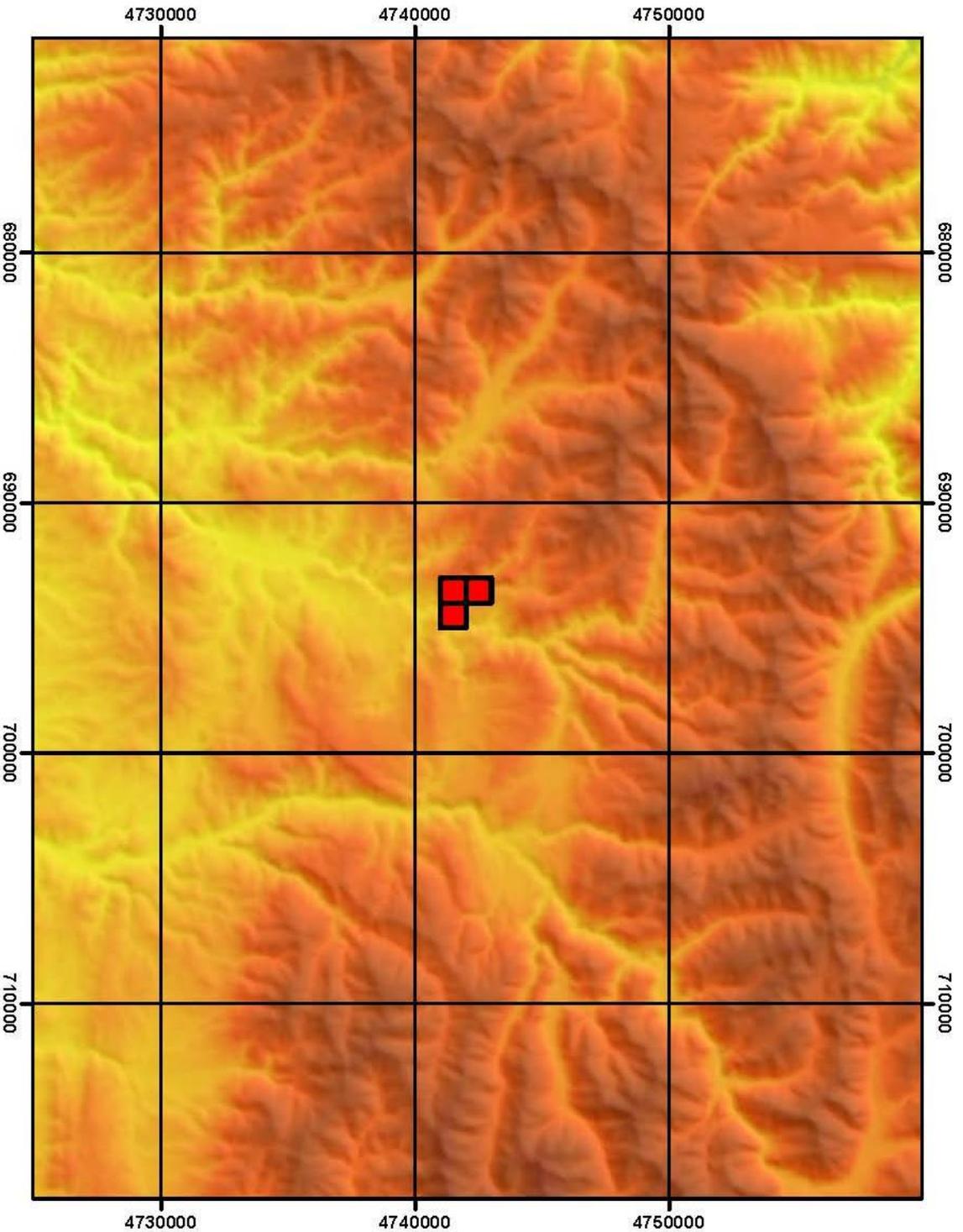
1:500.000



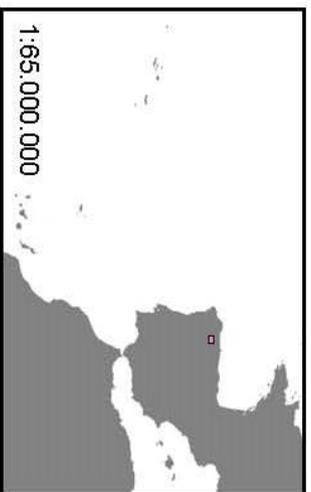
Nº PLANO: 3.9

TÍTULO: Cuadrículas UTM con presencia de *Prunus lusitanica* subsp. *hixa* en Tenerife (Islas Canarias)

MACROECOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN EN *Prunus lusitanica* L.: VARIABILIDAD GEOGRÁFICA Y EFECTOS DE LA MARGINALIDAD EN UN ÁRBOL RELICTO



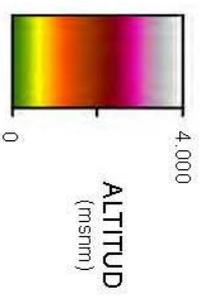
Nº PLANO: 3.10
 TÍTULO: Cuadrículas UTM con presencia de *Prunus lusitanica* subsp. *lusitanica* en Ancares (Península Ibérica)



ÁREA DE ESTUDIO

LEYENDA

■ Presencia (UTM 1 X 1) de *Prunus lusitanica* subsp. *lusitanica*



ALTITUD (msnm)

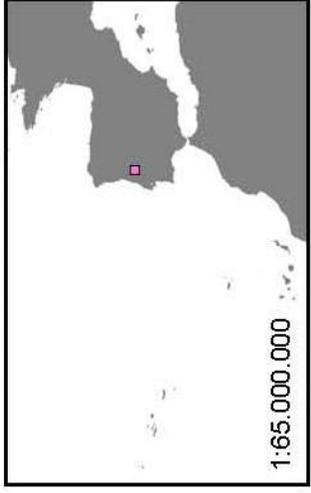
PROYECCIÓN GEOGRÁFICA
 UTM HUSO 29



1:250.000

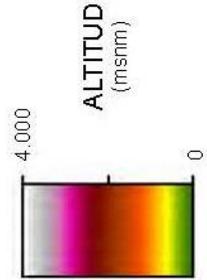
MACROECOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN EN *Prunus lusitanica* L.: VARIABILIDAD GEOGRÁFICA Y EFECTOS DE LA MARGINALIDAD EN UN ÁRBOL RELICTO

ÁREA DE ESTUDIO

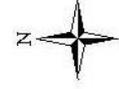
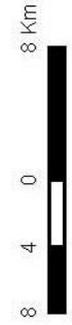


LEYENDA

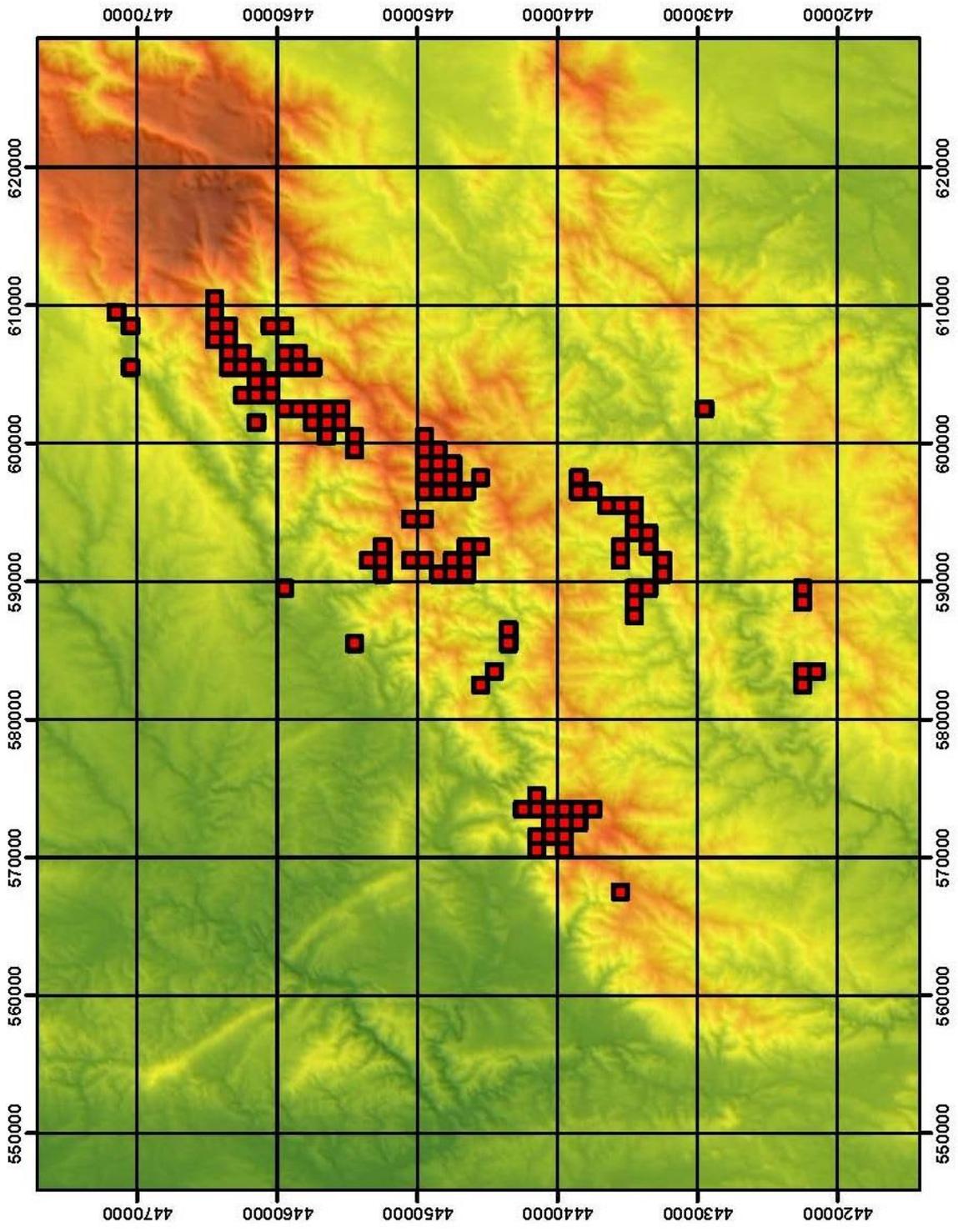
■ Presencia (UTM 1 X 1) de *Prunus lusitanica* subsp. *lusitanica*



PROYECCIÓN GEOGRÁFICA
UTMHUSO 29



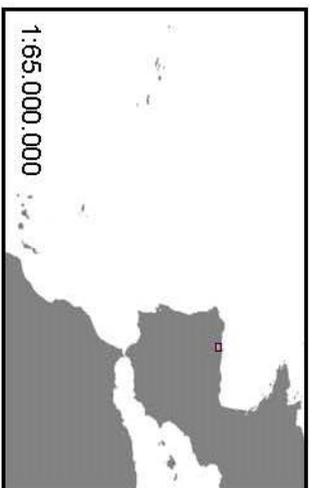
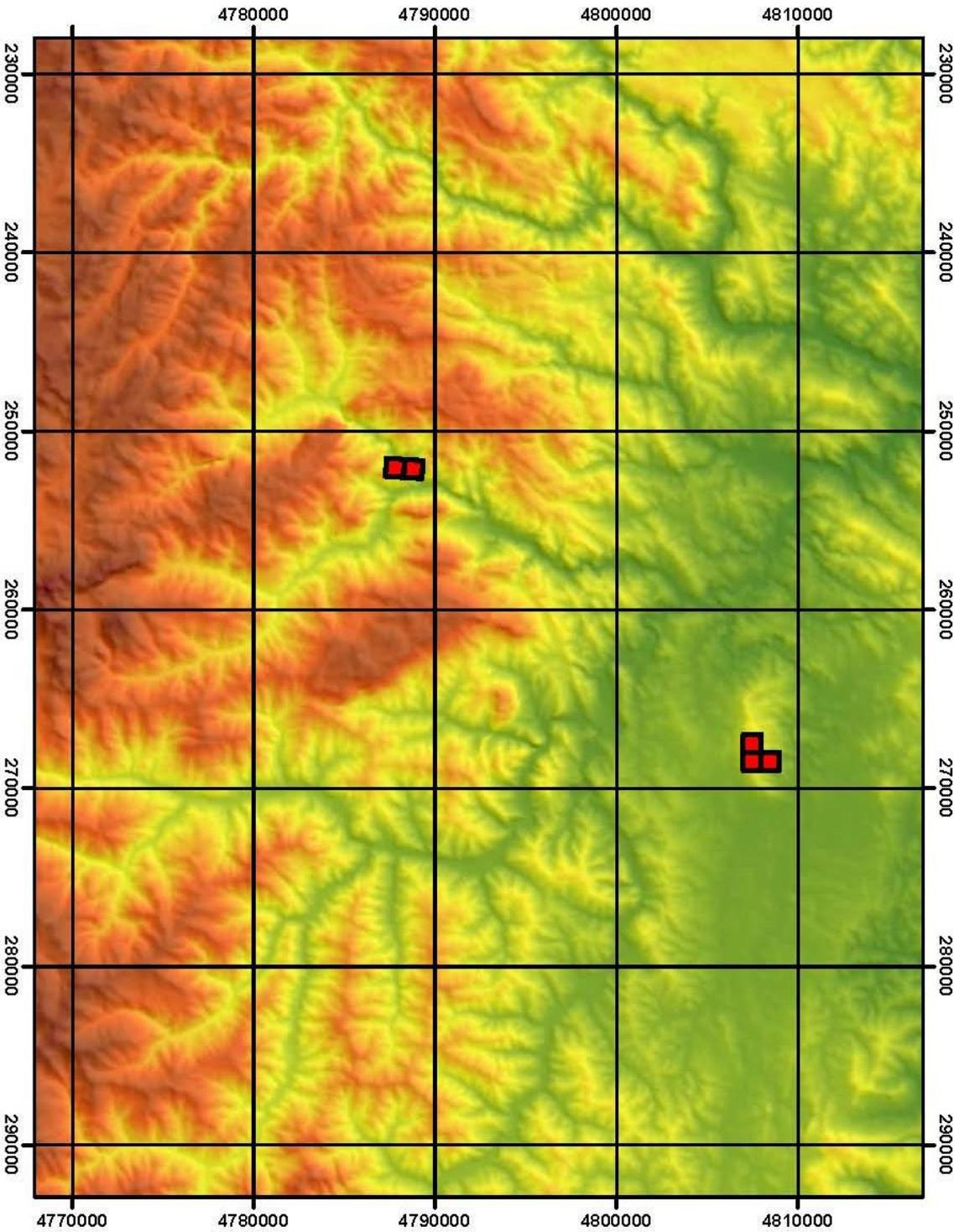
1:450.000



Nº PLANO: 3.11

TÍTULO: Cuadrículas UTM con presencia de *Prunus lusitanica* subsp. *lusitanica* en Centro Portugal (Península Ibérica)

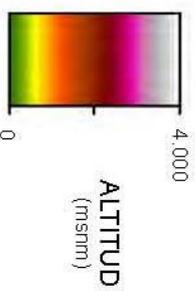
MACROECOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN EN *Prunus lusitanica* L.: VARIABILIDAD GEOGRÁFICA Y EFECTOS DE LA MARGINALIDAD EN UN ÁRBOL RELICTO



ÁREA DE ESTUDIO

LEYENDA

■ Presencia (UTM 1 X 1) de *Prunus Iustanica* subsp. *Iustanica*



ALTITUD (msnm)

PROYECCIÓN GEOGRÁFICA
UTM HUSO 30

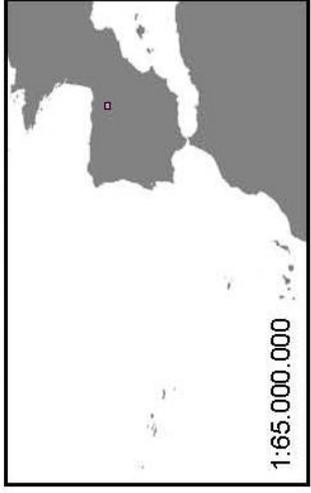


1:350.000

Nº PLANO: 3.12
 TÍTULO: Cuadrículas UTM con presencia de *Prunus Iustanica* subsp. *Iustanica* Occidental en la Cordillera Cantábrica (Península Ibérica)

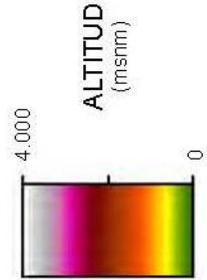
MACROECOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN EN *Prunus Iustanica* L.: VARIABILIDAD GEOGRÁFICA Y EFECTOS DE LA MARGINALIDAD EN UN ÁRBOL RELICTO

ÁREA DE ESTUDIO

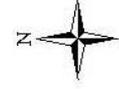
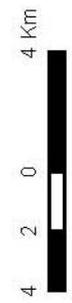


LEYENDA

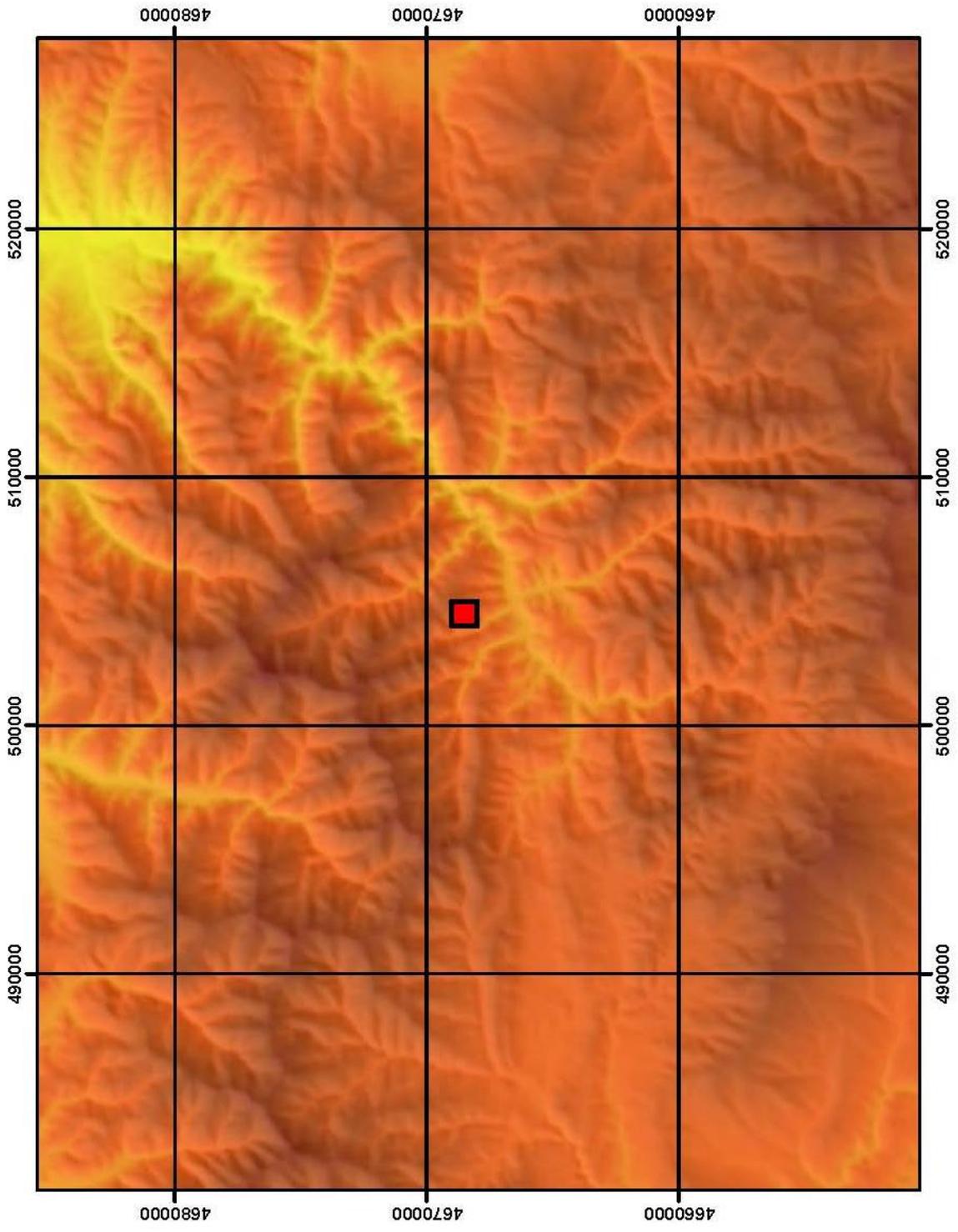
■ Presencia (UTM 1 X 1) de *Prunus lusitanica* subsp. *lusitanica*



PROYECCIÓN GEOGRÁFICA
UTMHUSO 30



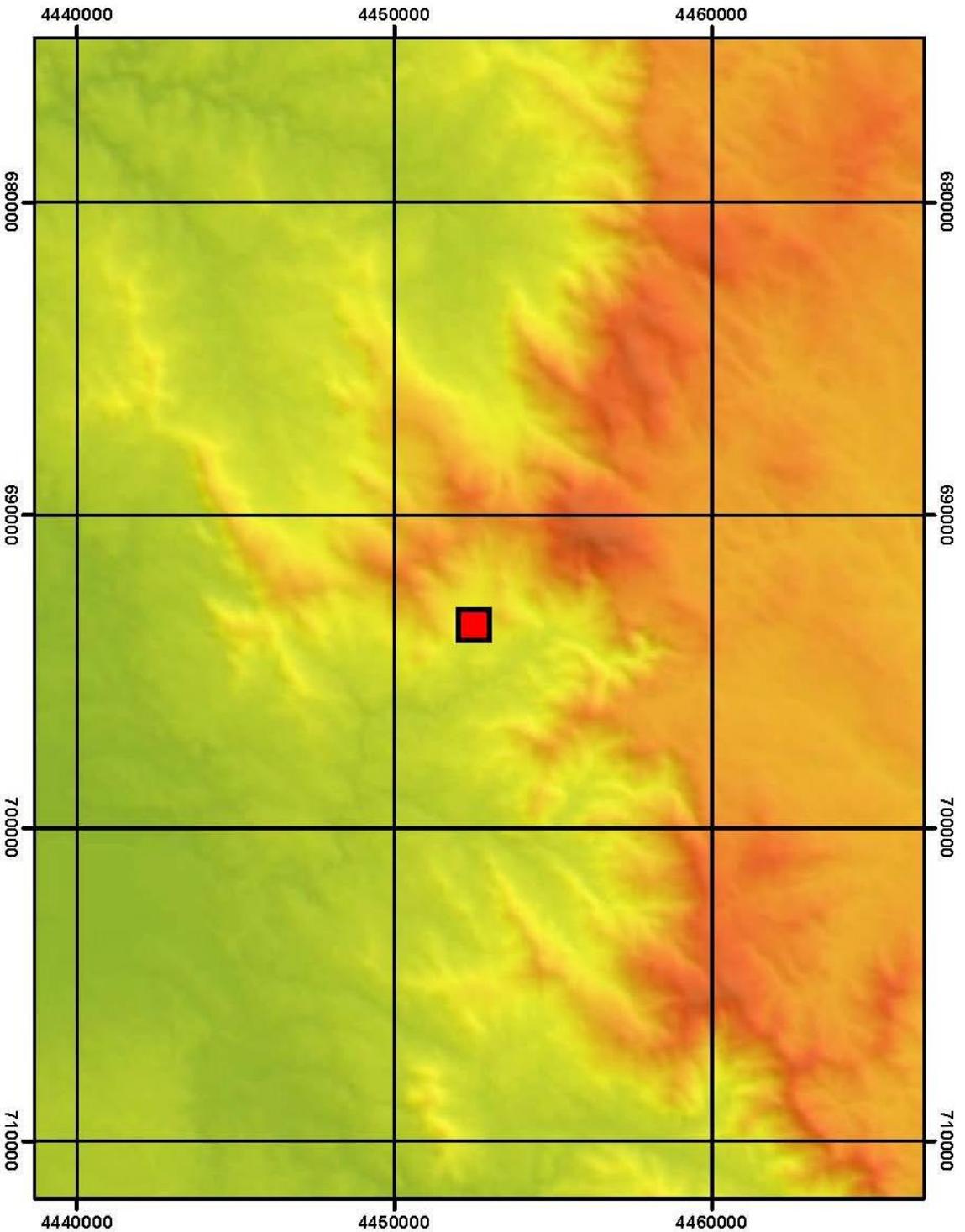
1:250.000



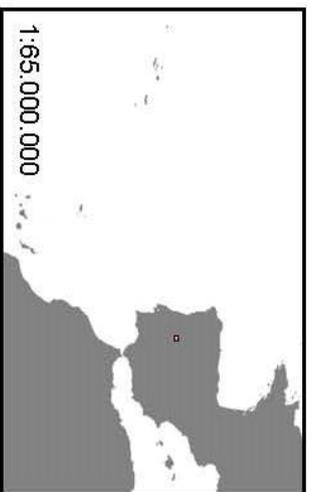
Nº PLANO: 3.13

Cuadrículas UTM con presencia de *Prunus lusitanica* subsp. *lusitanica* en Demanda (Península Ibérica)

MACROECOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN EN *Prunus lusitanica* L.: VARIABILIDAD GEOGRÁFICA Y EFECTOS DE LA MARGINALIDAD EN UN ÁRBOL RELICTO



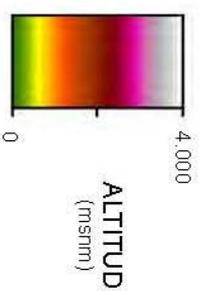
Nº PLANO: 3.14
 TÍTULO: Cuadrículas UTM con presencia de *Prunus lusitanica* subsp. *lusitanica* en Gata (Península Ibérica)



ÁREA DE ESTUDIO

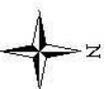
LEYENDA

■ Presencia (UTM 1 X 1) de *Prunus lusitanica* subsp. *lusitanica*



ALTITUD (msnm)

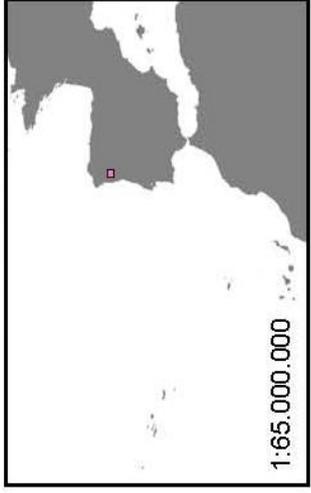
PROYECCIÓN GEOGRÁFICA
 UTM HUSO 29



1:200.000

MACROECOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN EN *Prunus lusitanica* L.: VARIABILIDAD GEOGRÁFICA Y EFECTOS DE LA MARGINALIDAD EN UN ÁRBOL RELICTO

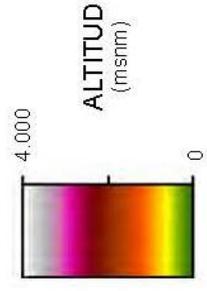
ÁREA DE ESTUDIO



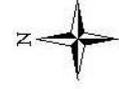
1:65.000.000

LEYENDA

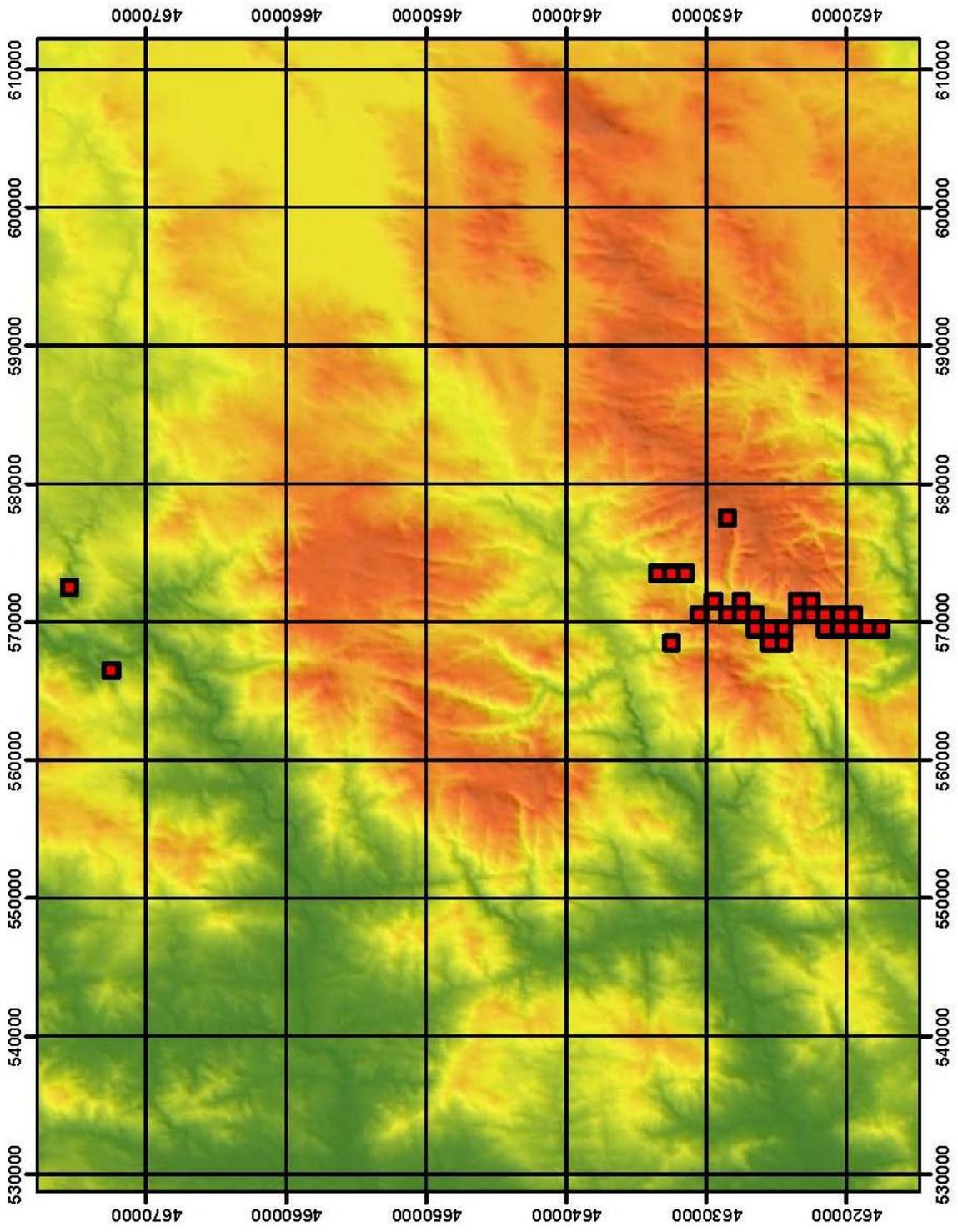
■ Presencia (UTM 1 X 1) de *Prunus lusitanica* subsp. *lusitanica*



PROYECCIÓN GEOGRÁFICA
UTMHUSO 29



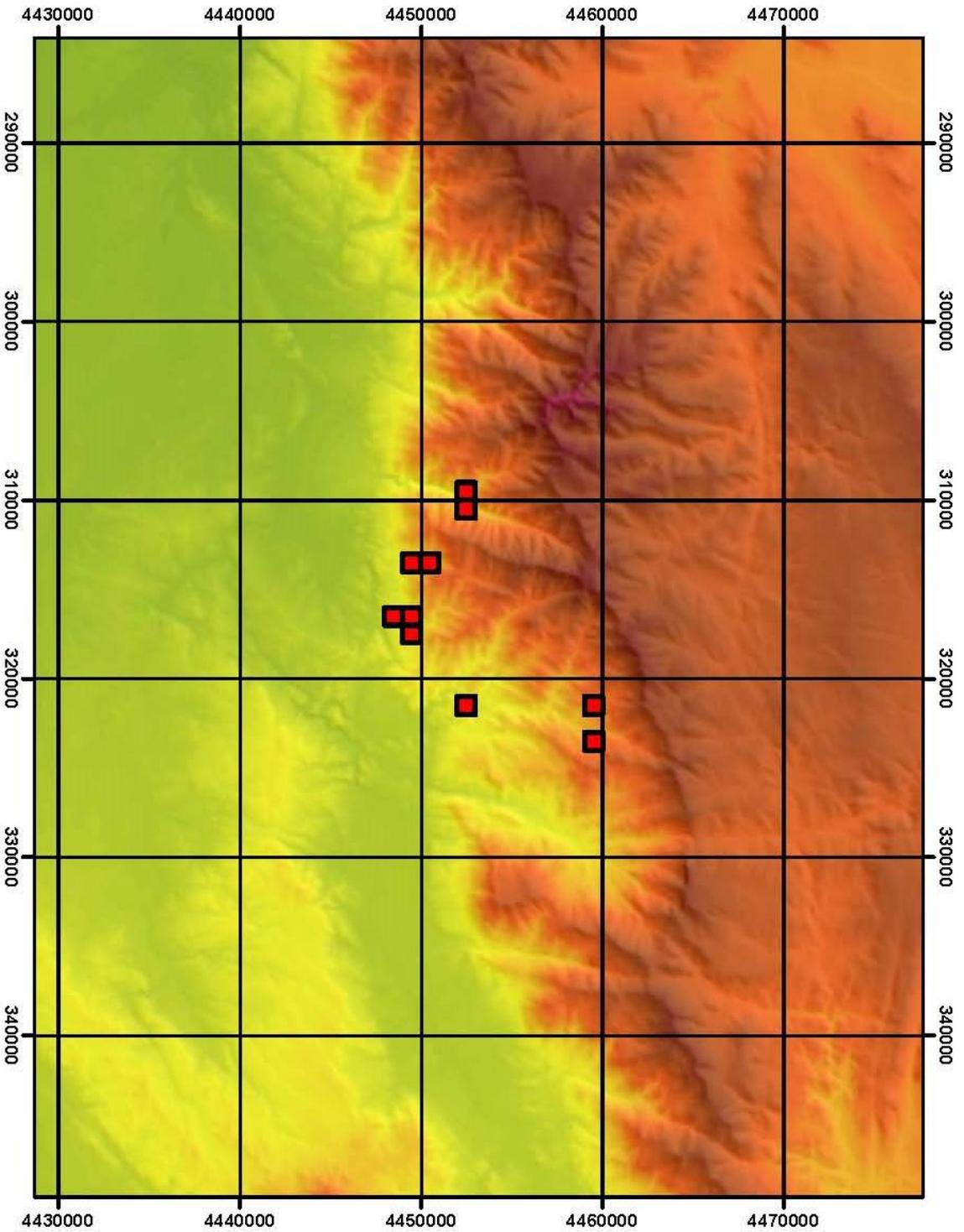
1:450.000



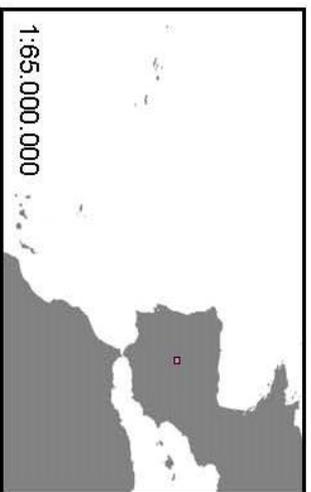
Nº PLANO: 3.15

TÍTULO: Cuadrículas UTM con presencia de *Prunus lusitanica* subsp. *lusitanica* en Gerés-Xurés-Miño (Península Ibérica)

MACROECOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN EN *Prunus lusitanica* L.: VARIABILIDAD GEOGRÁFICA Y EFECTOS DE LA MARGINALIDAD EN UN ÁRBOL RELICTO



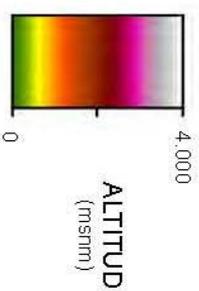
Nº PLANO: 3.16
 TÍTULO: Cuadrículas UTM con presencia de *Prunus lusitanica* subsp. *lusitanica* en Gredos (Península Ibérica)



ÁREA DE ESTUDIO

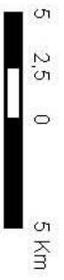
LEYENDA

■ Presencia (UTM 1 X 1) de *Prunus lusitanica* subsp. *lusitanica*



ALTITUD (msnm)

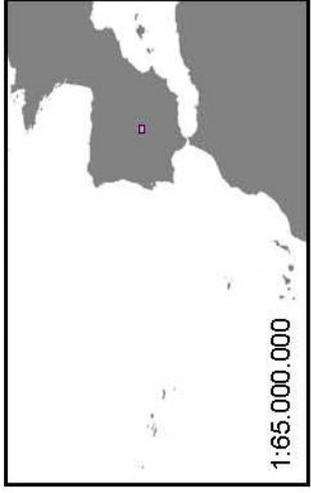
PROYECCIÓN GEOGRÁFICA
 UTM HUSO 30



1:350.000

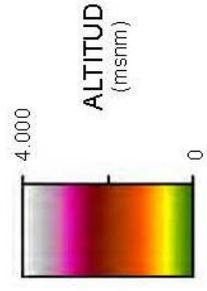
MACROECOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN EN *Prunus lusitanica* L.: VARIABILIDAD GEOGRÁFICA Y EFECTOS DE LA MARGINALIDAD EN UN ÁRBOL RELICTO

ÁREA DE ESTUDIO

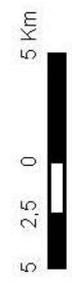


LEYENDA

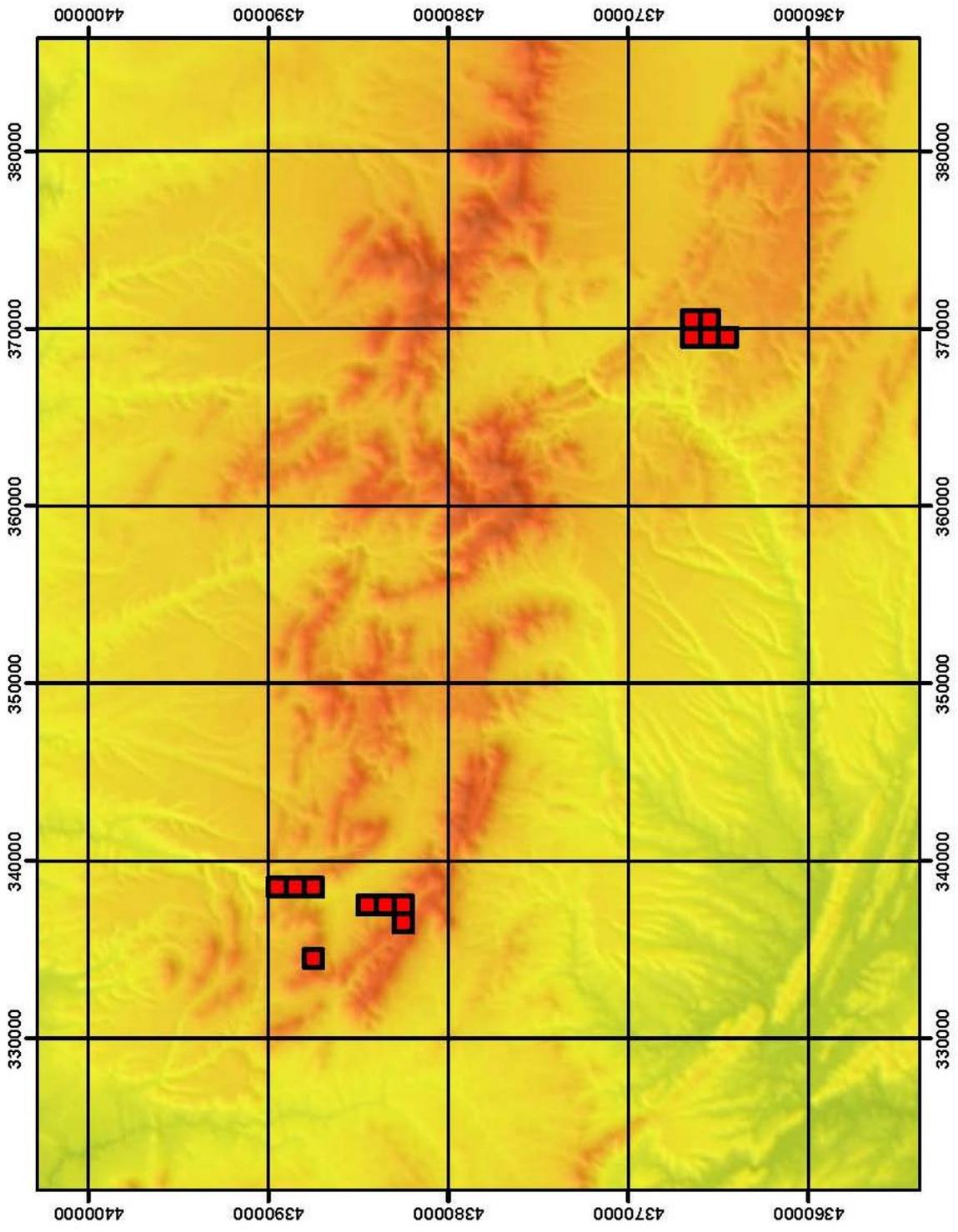
■ Presencia (UTM 1 X 1) de *Prunus lusitanica* subsp. *lusitanica*



PROYECCIÓN GEOGRÁFICA
UTMHUSO 30



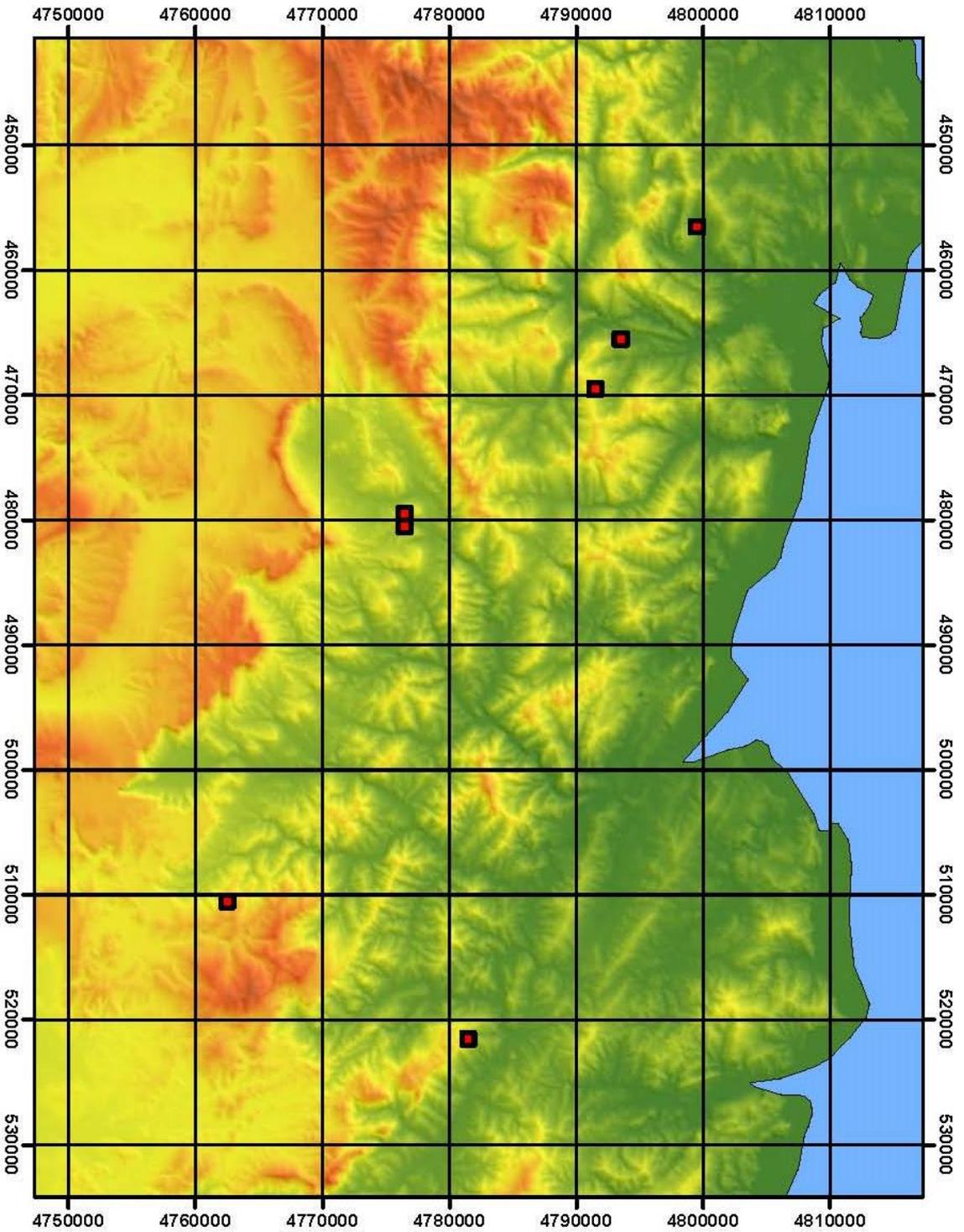
1:350.000



Nº PLANO: 3.17

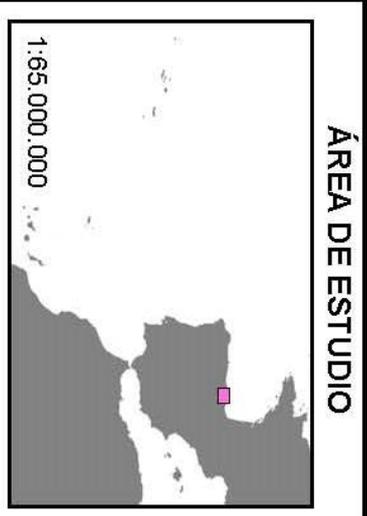
TÍTULO: Cuadrículas UTM con presencia de *Prunus lusitanica* subsp. *lusitanica* en Montes de Toledo (Península Ibérica)

MACROECOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN EN *Prunus lusitanica* L.: VARIABILIDAD GEOGRÁFICA Y EFECTOS DE LA MARGINALIDAD EN UN ÁRBOL RELICTO



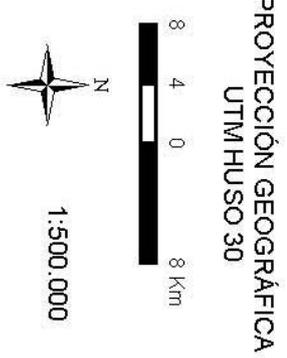
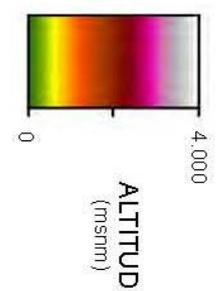
Nº PLANO: 3.18
 TÍTULO: Cuadrículas UTM con presencia de *Prunus lusitanica* subsp. *lusitanica* en los Montes Vascos Occidentales (Península Ibérica)

MACROECOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN EN *Prunus lusitanica* L.: VARIABILIDAD GEGRÁFICA Y EFECTOS DE LA MARGINALIDAD EN UN ÁRBOL RELICTO

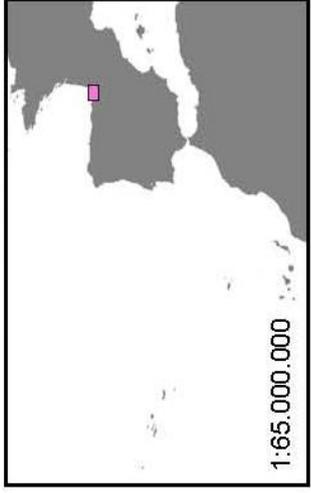


LEYENDA

■ Presencia (UTM 1 X 1) de *Prunus lusitanica* subsp. *lusitanica*

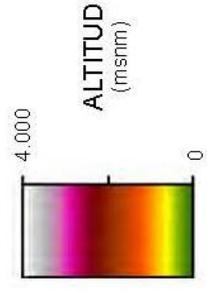


ÁREA DE ESTUDIO

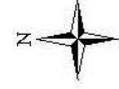
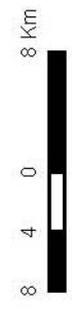


LEYENDA

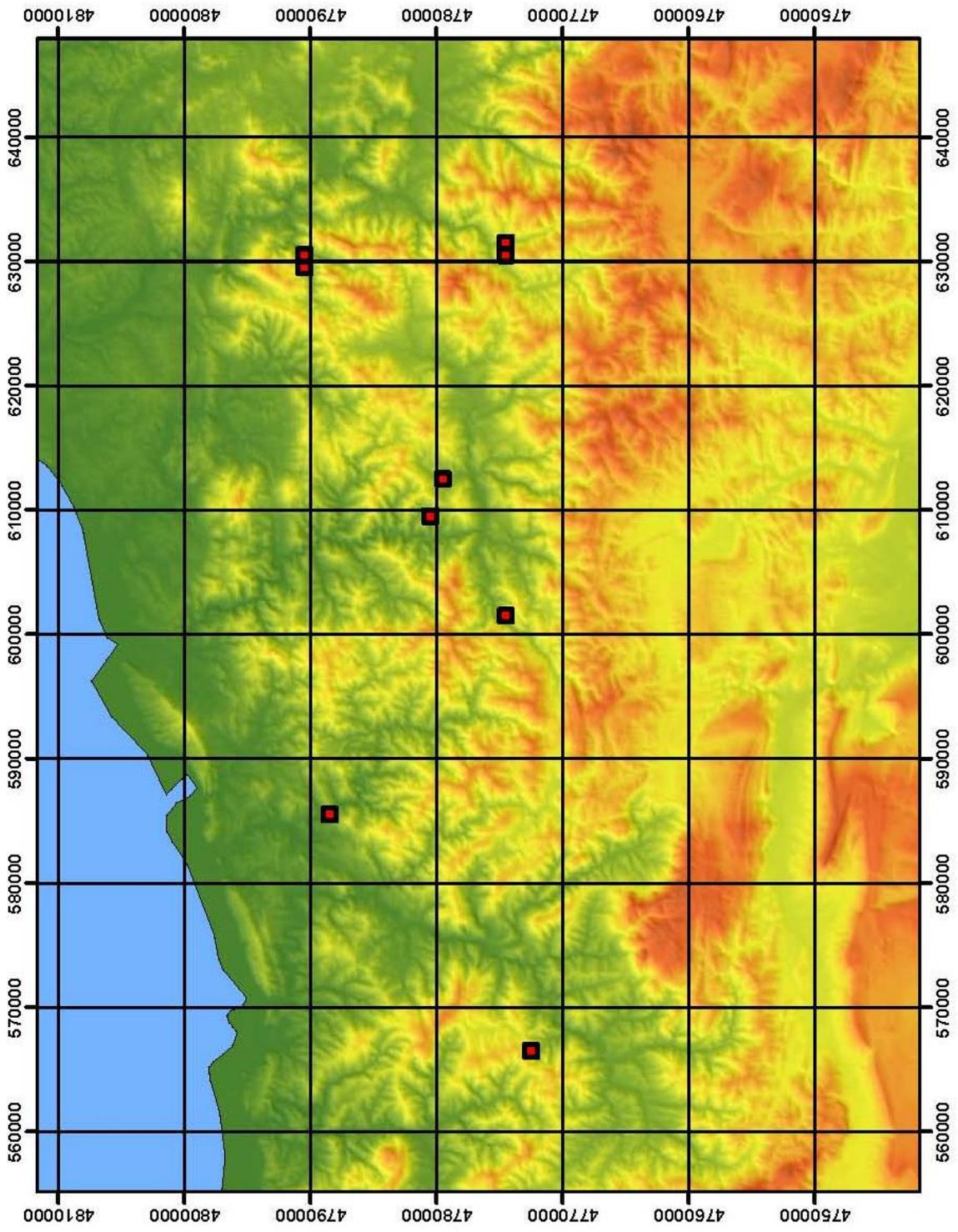
■ Presencia (UTM 1 X 1) de *Prunus lusitanica* subsp. *lusitanica*



PROYECCIÓN GEOGRÁFICA
UTMHUSO 30



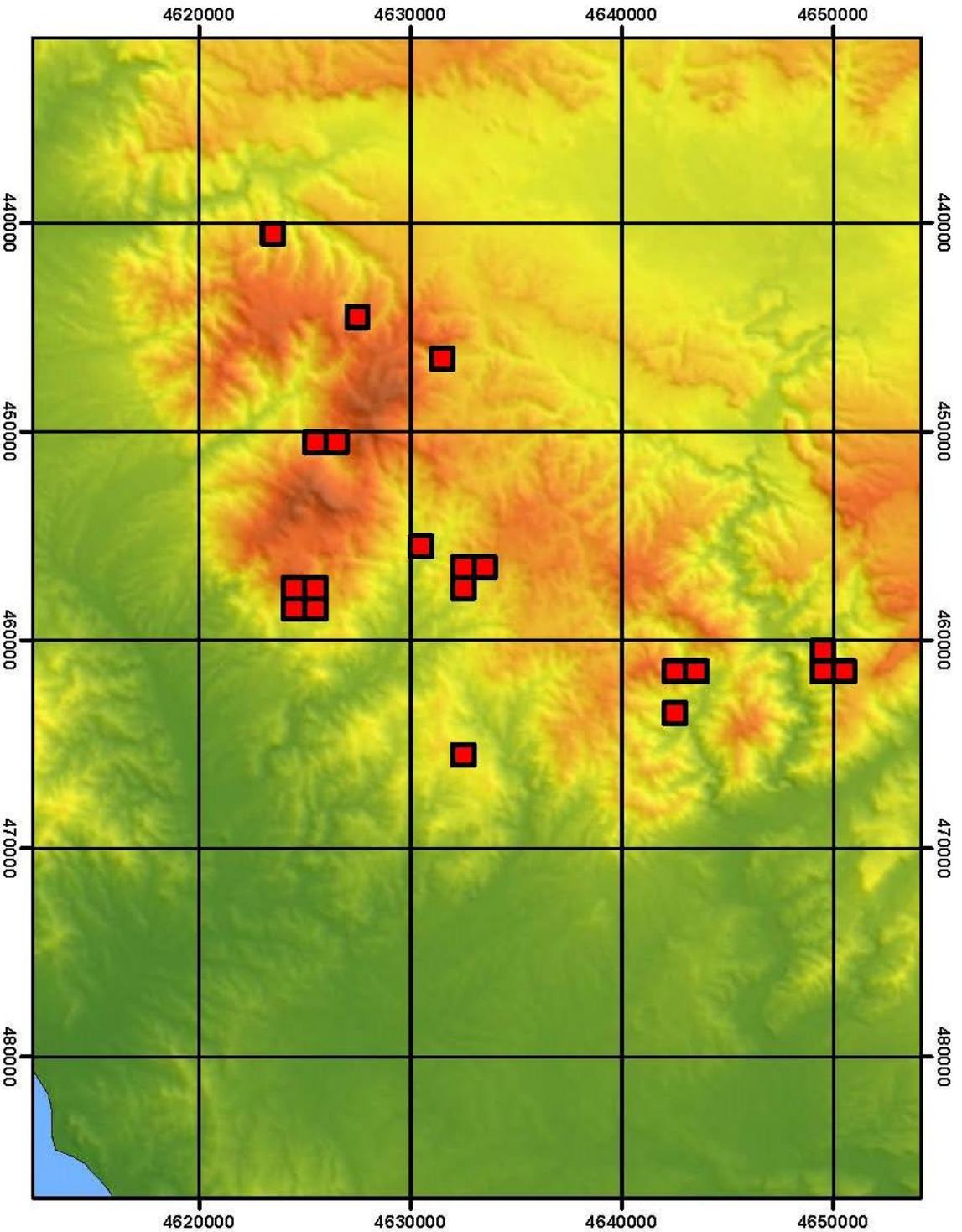
1:500.000



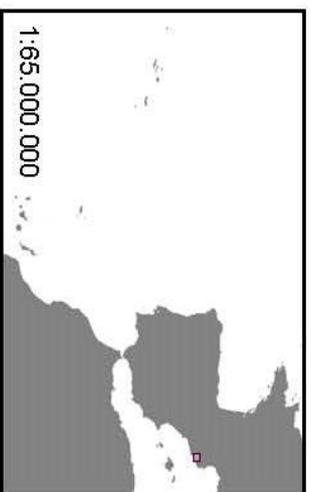
Nº PLANO: 3.19

Cuadrículas UTM con presencia de *Prunus lusitanica* subsp. *lusitanica* en los Montes Vascos Orientales (Península Ibérica)

MACROECOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN EN *Prunus lusitanica* L.: VARIABILIDAD GEOGRÁFICA Y EFECTOS DE LA MARGINALIDAD EN UN ÁRBOL RELICTO

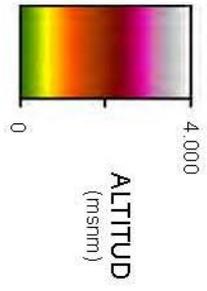


Nº PLANO: 3.20
 TÍTULO: Cuadrículas UTM con presencia de *Prunus lusitanica* subsp. *lusitanica* en Montseny-Guillerías (Península Ibérica)



LEYENDA

■ Presencia (UTM 1 X 1) de *Prunus lusitanica* subsp. *lusitanica*



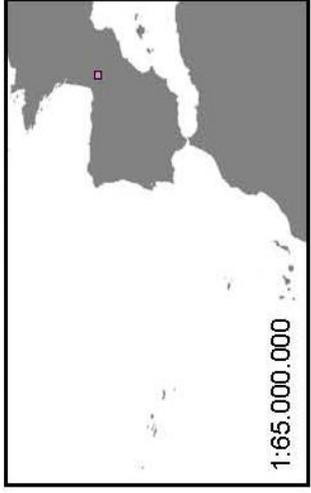
PROYECCIÓN GEOGRÁFICA
 UTM HUSO 31

5 2,5 0 5 Km

1:300.000

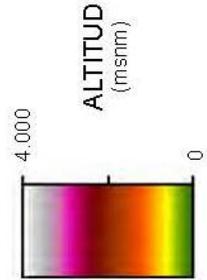
MACROECOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN EN *Prunus lusitanica* L.: VARIABILIDAD GEOGRÁFICA Y EFECTOS DE LA MARGINALIDAD EN UN ÁRBOL RELICTO

ÁREA DE ESTUDIO

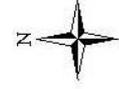
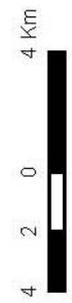


LEYENDA

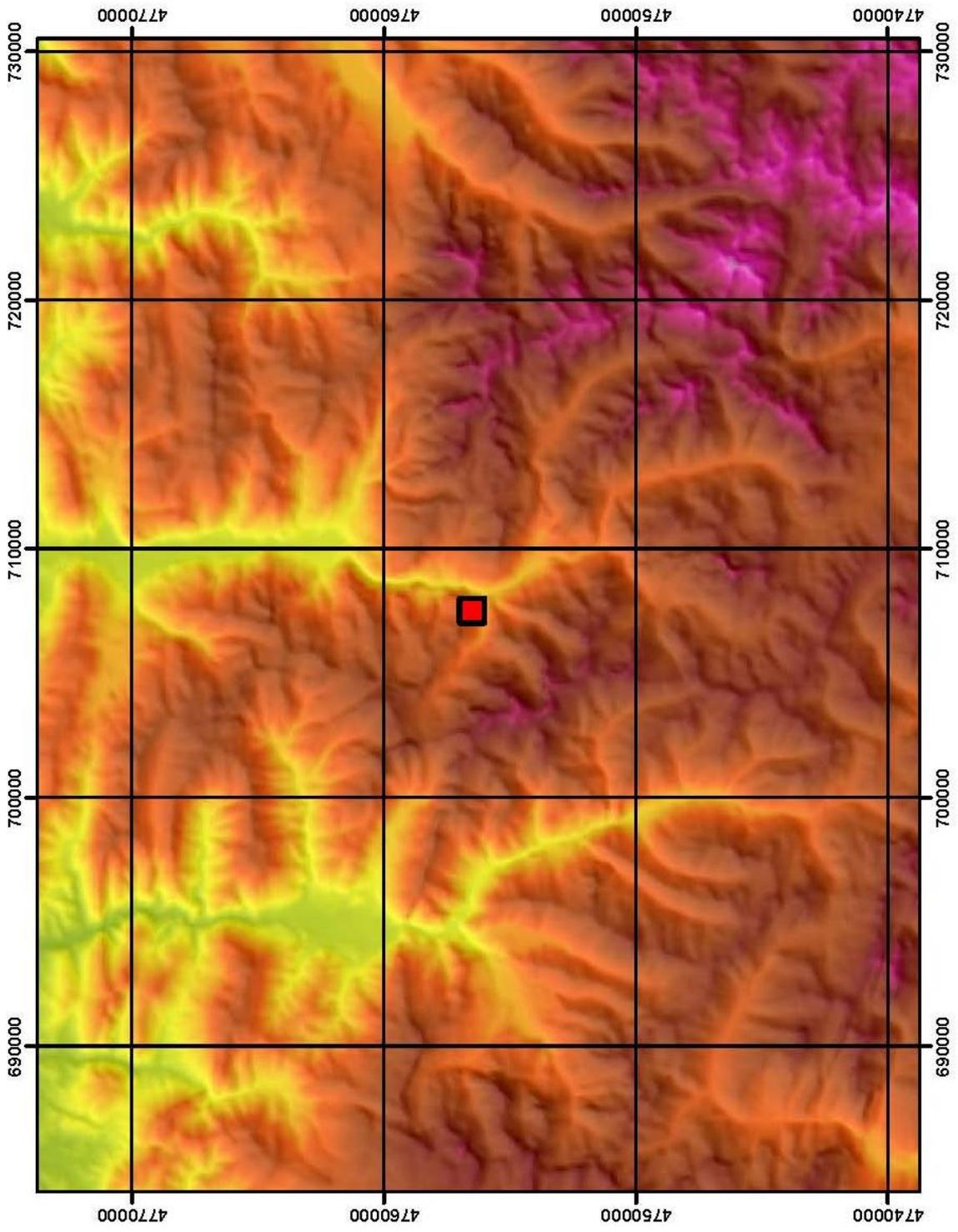
■ Presencia (UTM 1 X 1) de *Prunus lusitanica* subsp. *lusitanica*



PROYECCIÓN GEOGRÁFICA
UTM HUSO 30



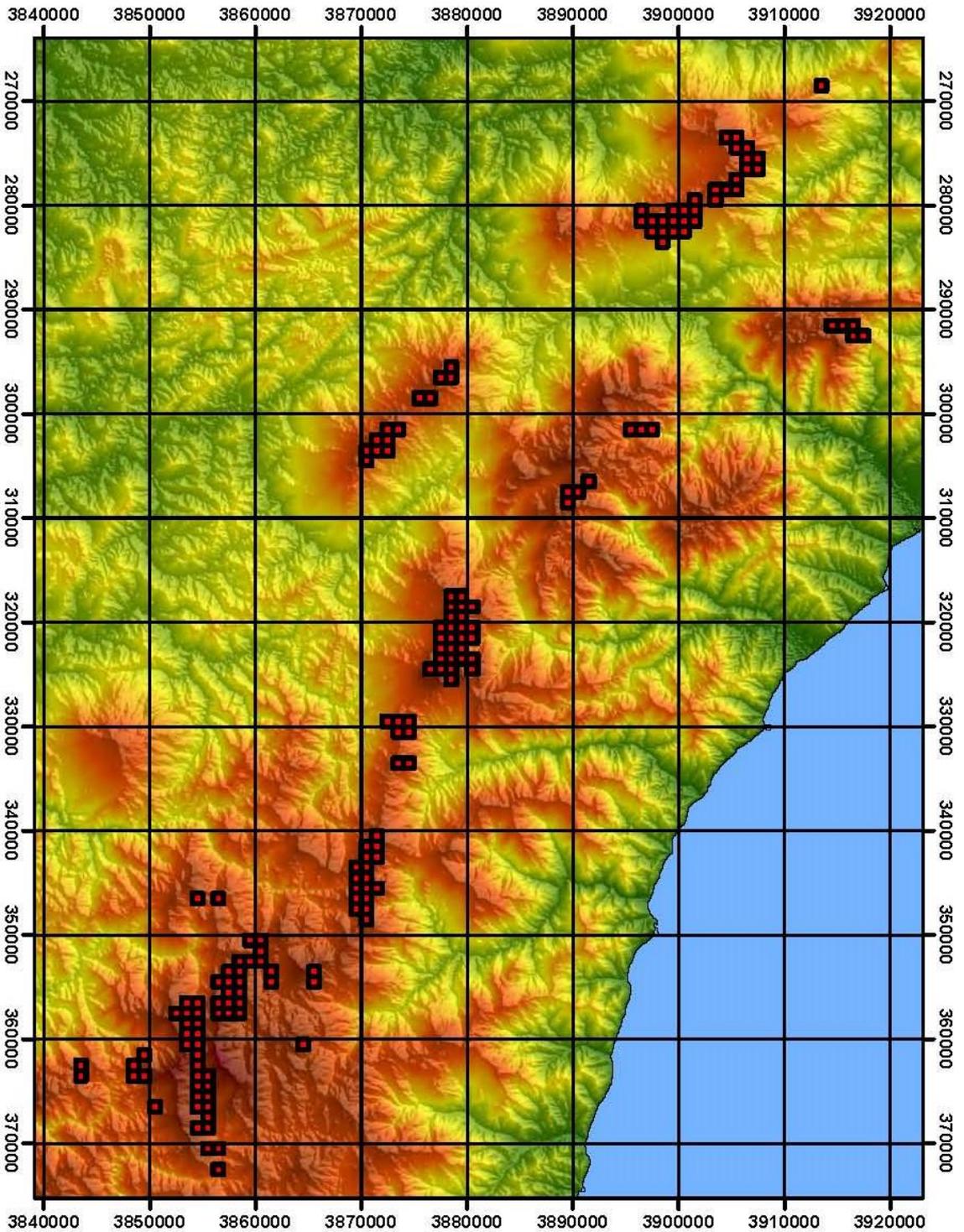
1:250.000



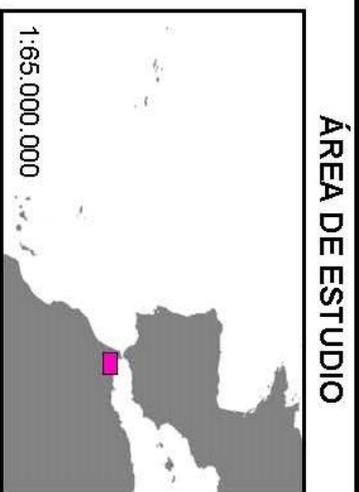
Nº PLANO: 3.21

TÍTULO: Cuadrículas UTM con presencia de *Prunus lusitanica* subsp. *lusitanica* en Pirineo Central (Península Ibérica)

MACROECOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN EN *Prunus lusitanica* L.: VARIABILIDAD GEOGRÁFICA Y EFECTOS DE LA MARGINALIDAD EN UN ÁRBOL RELICTO

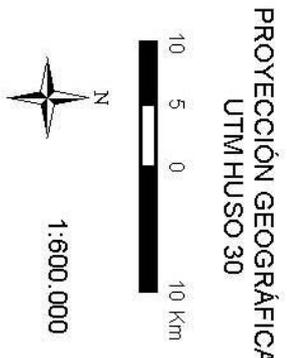
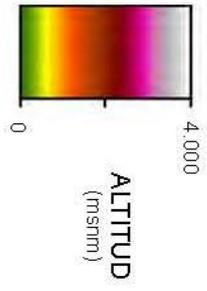


Nº PLANO: 3.22
 TÍTULO: Cuadrículas UTM con presencia de *Prunus lusitanica* subsp. *lusitanica* en el Rif (Marruecos)



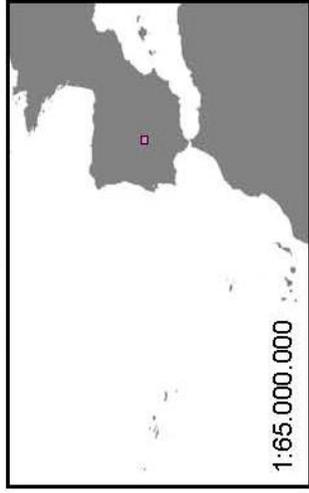
LEYENDA

■ Presencia (UTM 1 X 1) de *Prunus lusitanica* subsp. *lusitanica*



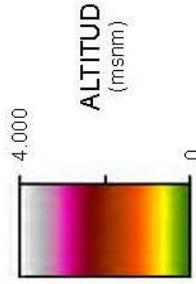
MACROECOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN EN *Prunus lusitanica* L.: VARIABILIDAD GEOGRÁFICA Y EFECTOS DE LA MARGINALIDAD EN UN ÁRBOL RELICTO

ÁREA DE ESTUDIO

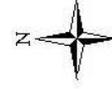


LEYENDA

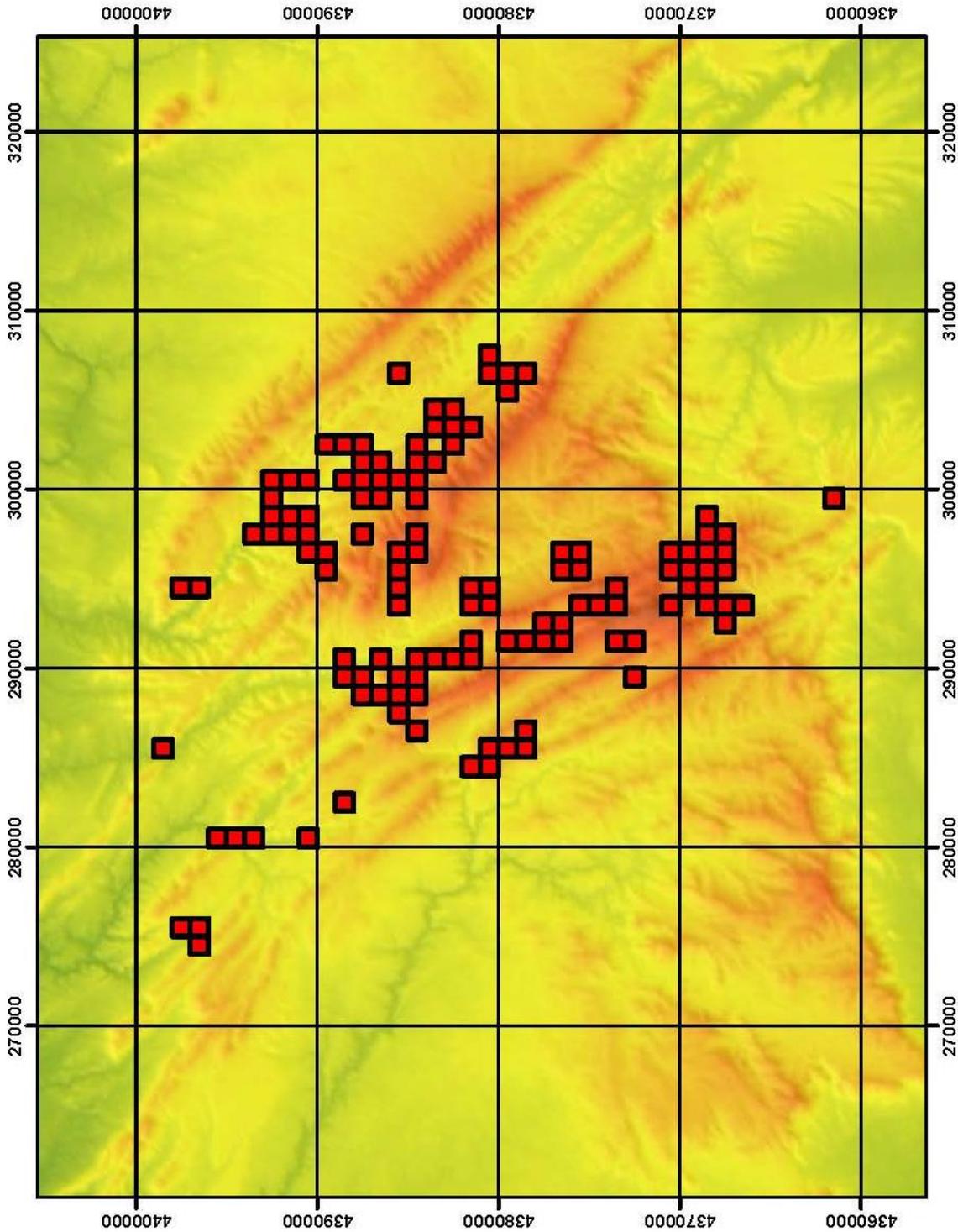
■ Presencia (UTM 1 X 1) de *Prunus lusitanica* subsp. *lusitanica*



PROYECCIÓN GEOGRÁFICA
UTMHUSO 30



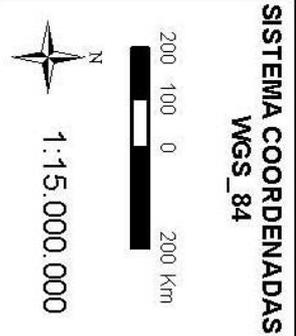
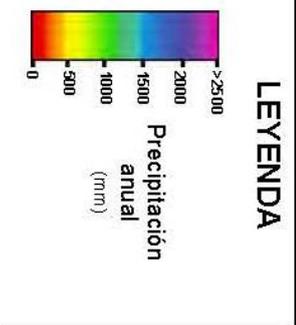
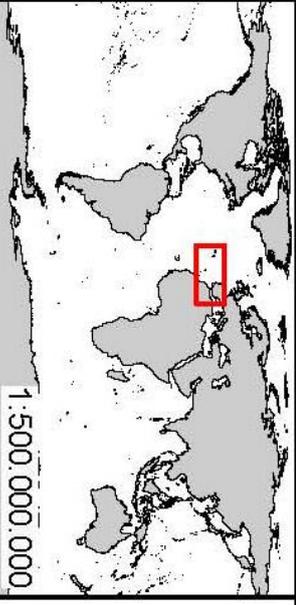
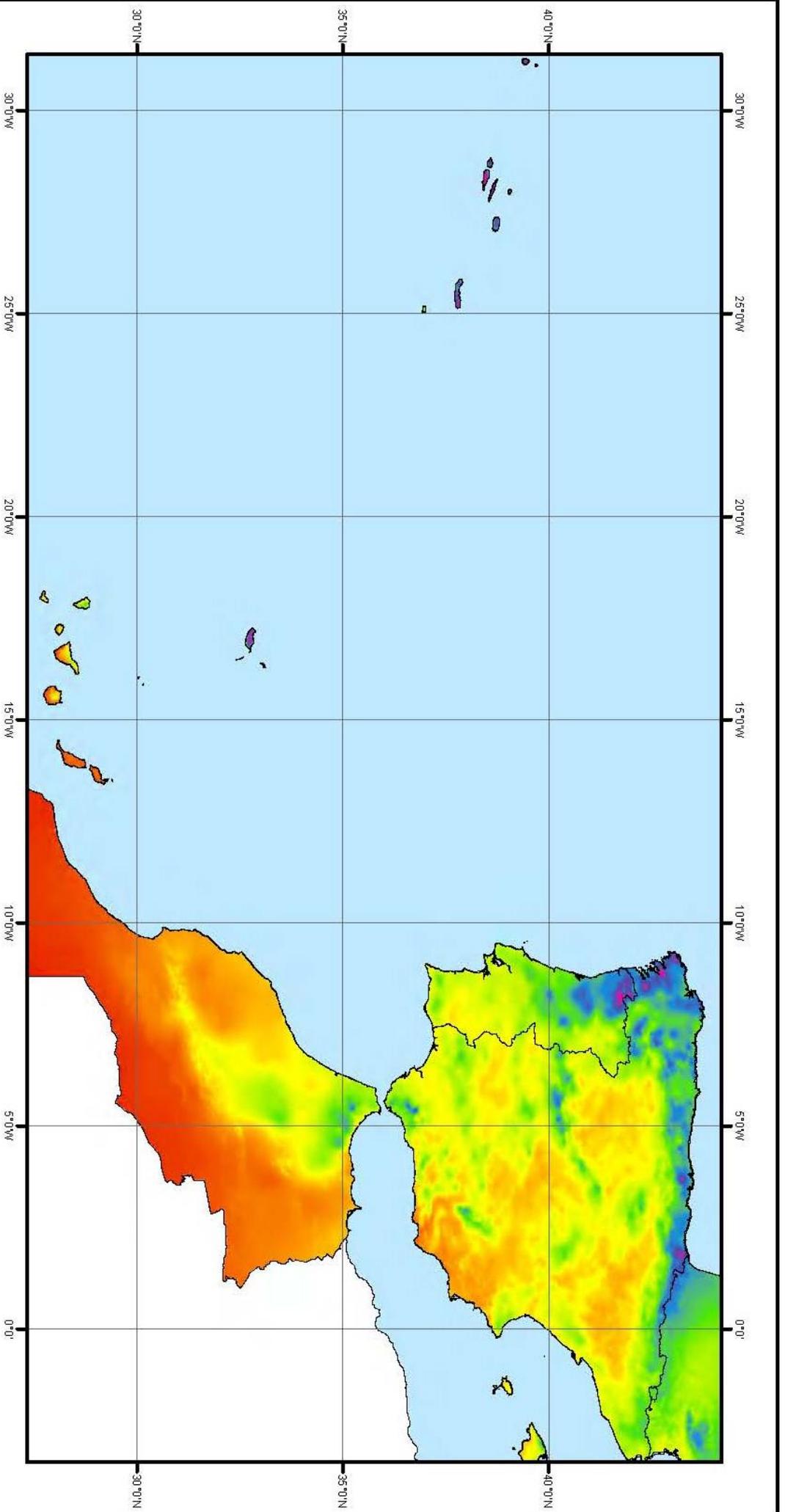
1:350.000



Nº PLANO: 3.23

TÍTULO: Cuadrículas UTM con presencia de *Prunus lusitanica* subsp. *lusitanica* en Villuercas (Península Ibérica)

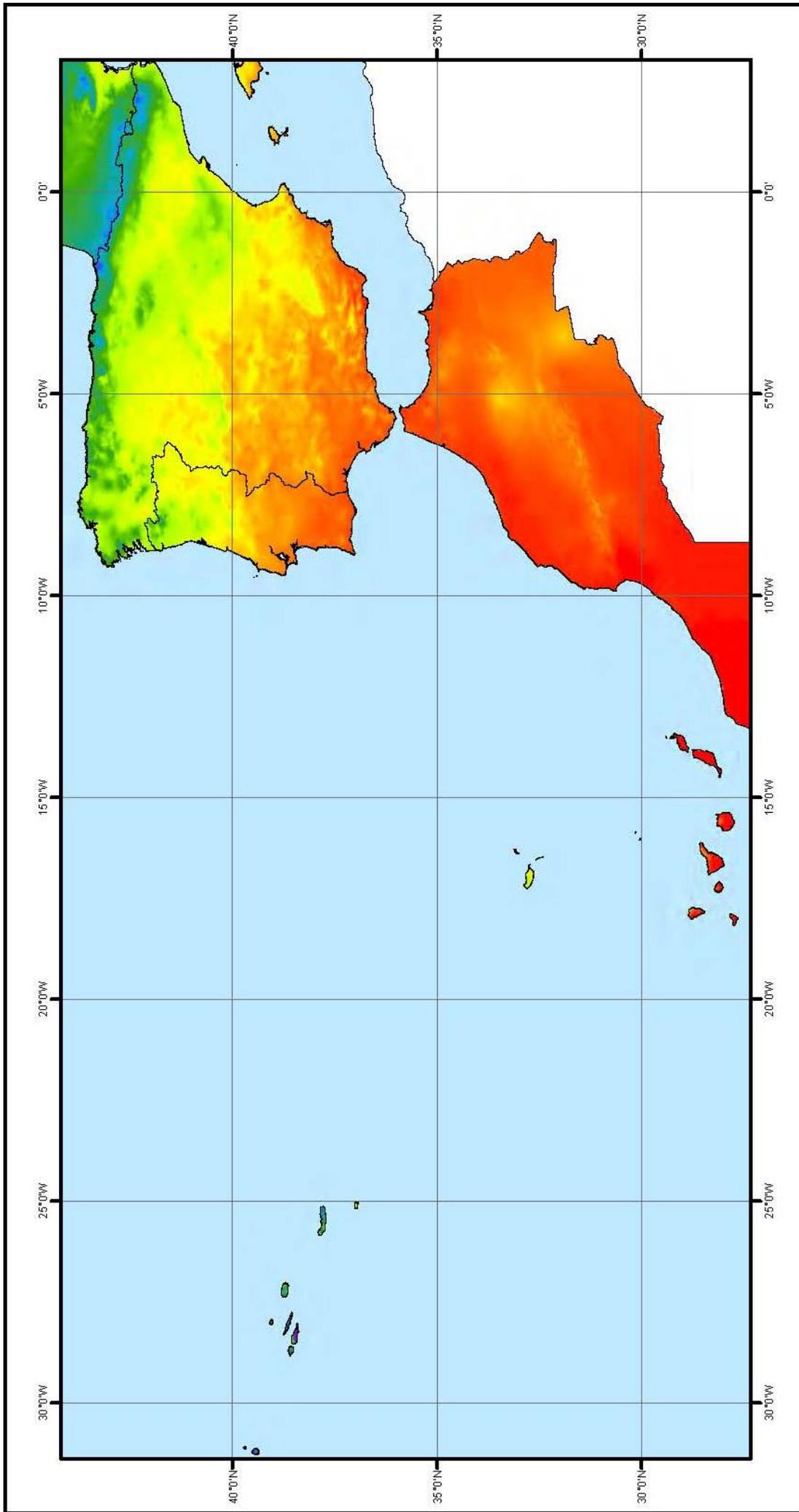
MACROECOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN EN *Prunus lusitanica* L.: VARIABILIDAD GEOGRÁFICA Y EFECTOS DE LA MARGINALIDAD EN UN ÁRBOL RELICTO



MACROECOLOGIA DE LA REPRODUCCION EN *Prunus Iustanica* L.: VARIABILIDAD GEOGRÁFICA Y EFECTOS DE LA MARGINALIDAD EN UN ÁRBOL RELICTO

Nº PLANO: 4.1

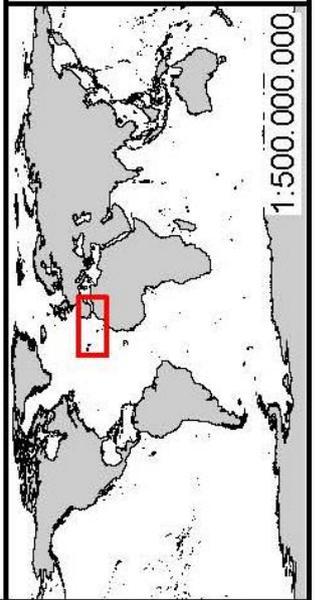
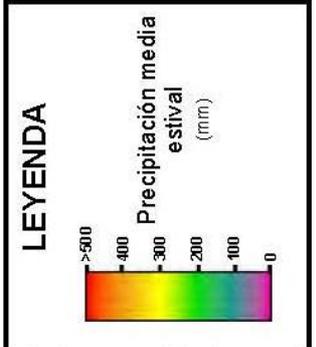
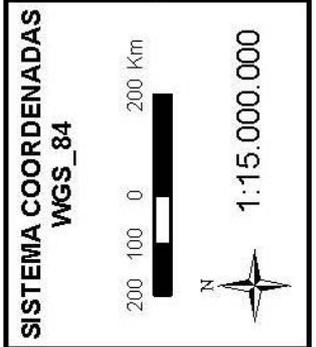
TÍTULO: Precipitación anual media de las regiones con presencia de *Prunus Iustanica*

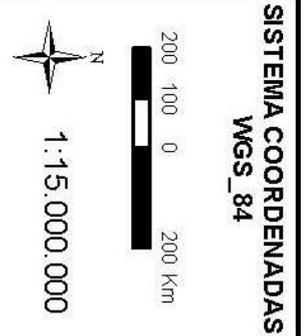
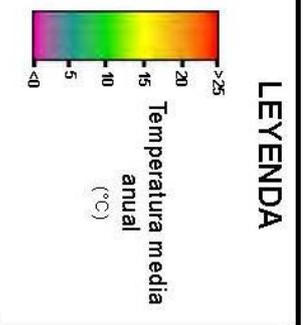
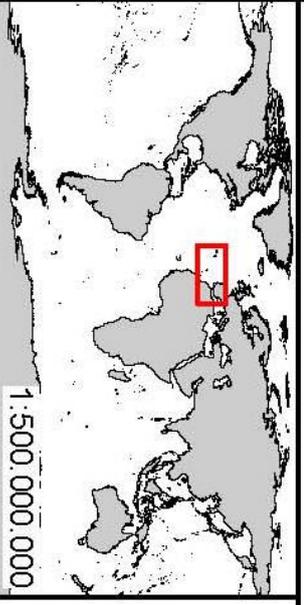
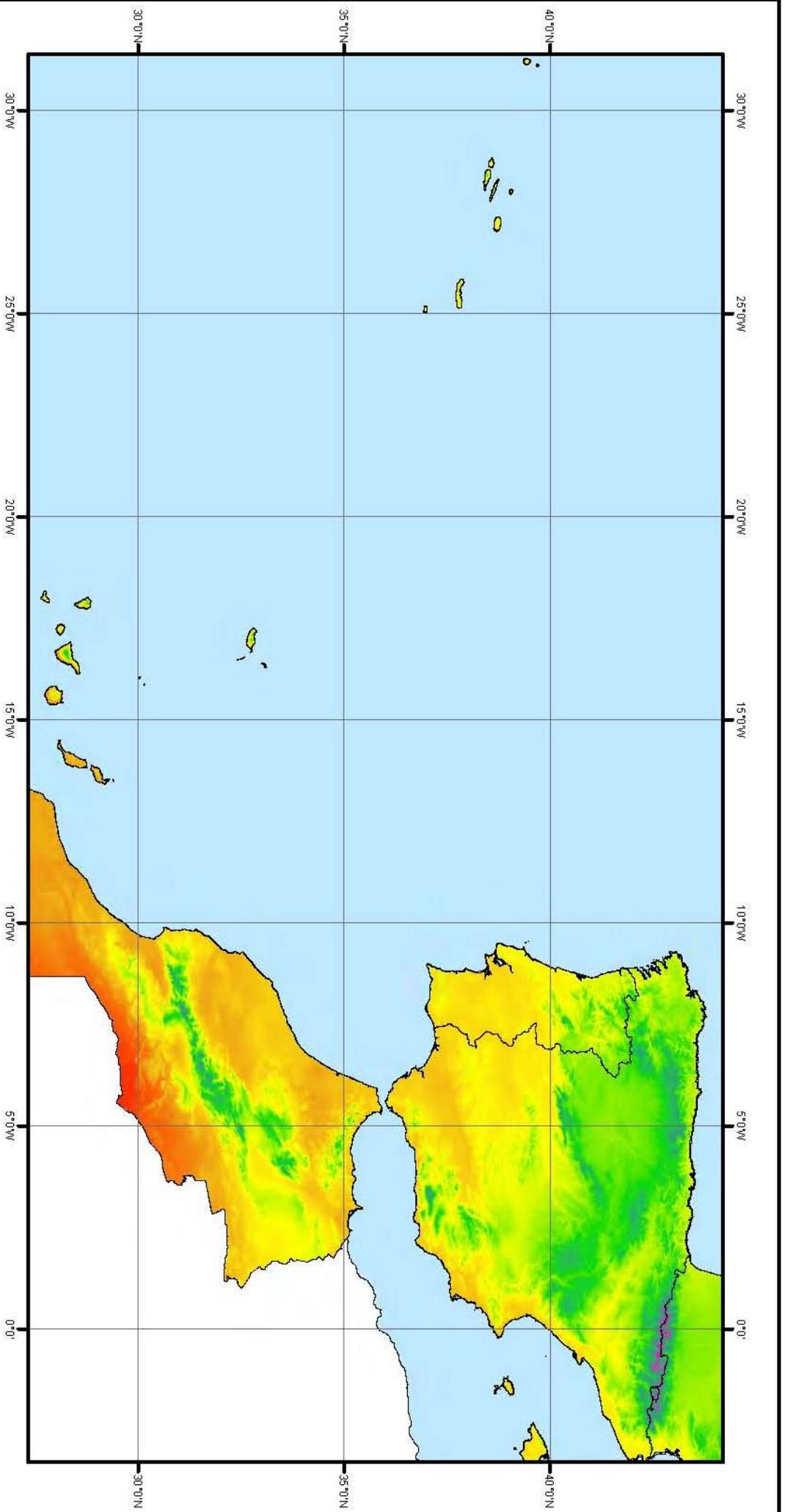


MACROECOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN EN *Prunus lusitanica* L.: VARIABILIDAD GEOGRÁFICA Y EFECTOS DE LA MARGINALIDAD EN UN ÁRBOL RELICTO

Nº PLANO: 4.2

TÍTULO: Precipitación media estival de las regiones con presencia de *Prunus lusitanica*

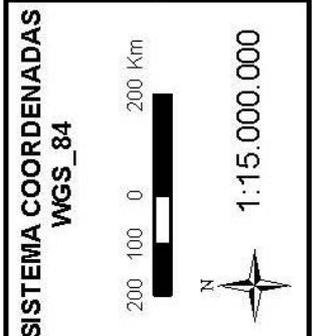
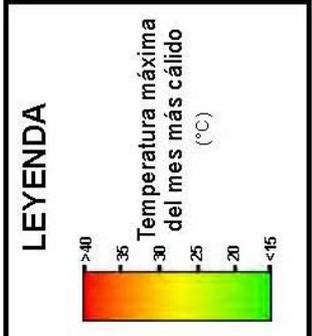
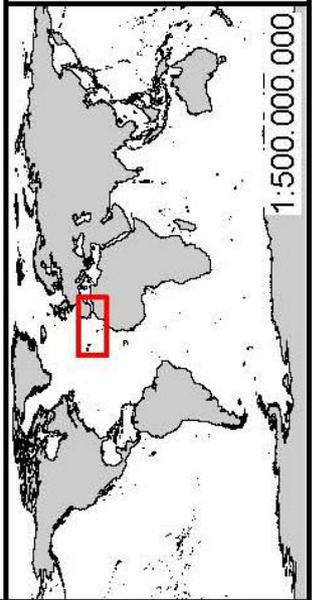
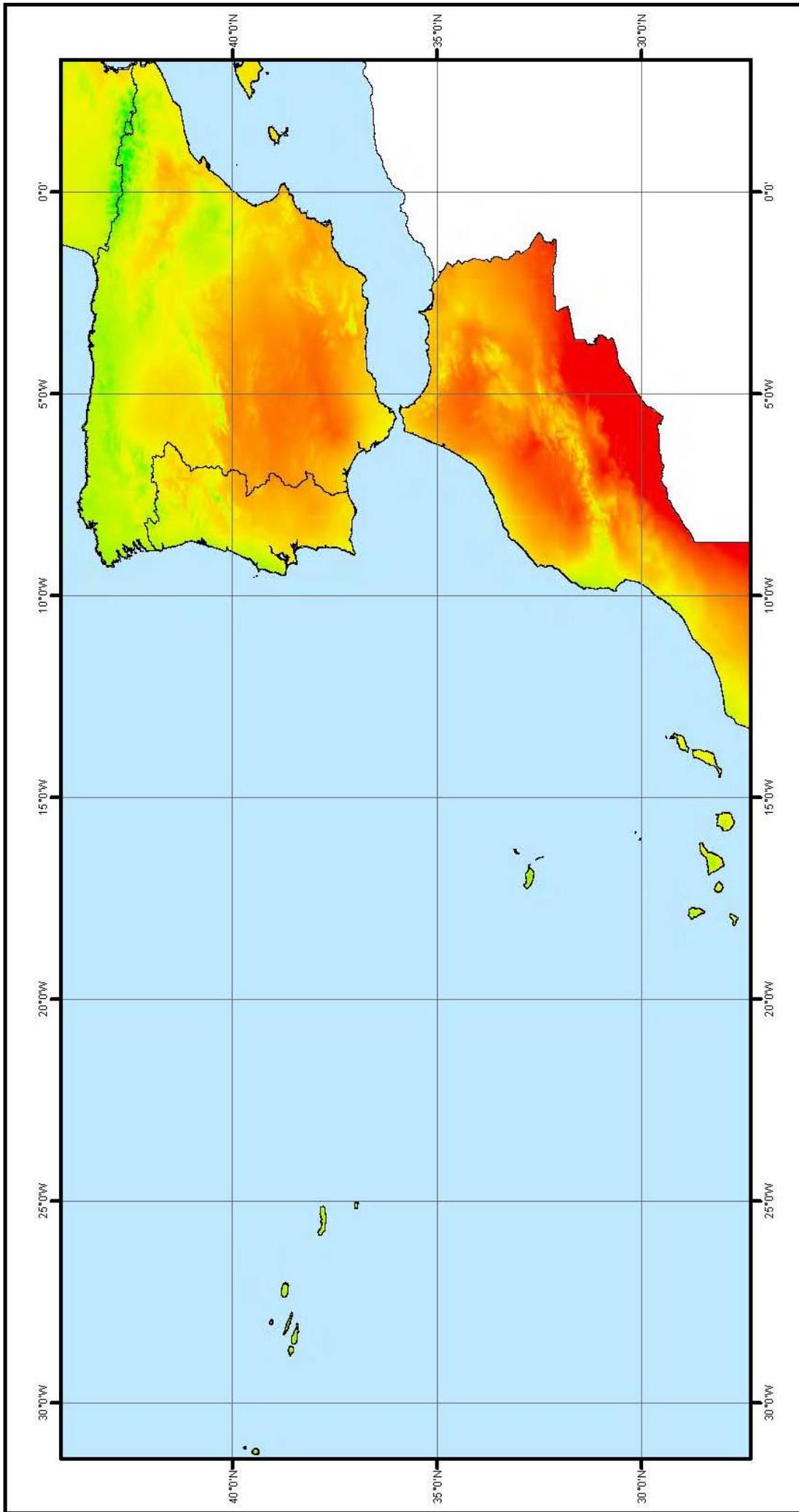




MACROECOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN EN *Prunus lusitanica* L.: VARIABILIDAD GEOGRÁFICA Y EFECTOS DE LA MARGINALIDAD EN UN ARBOL RELICTO

Nº PLANO: 4.3

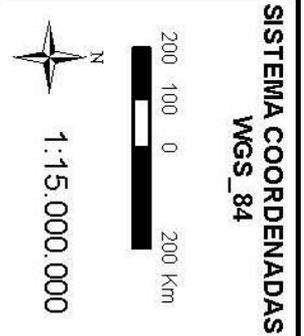
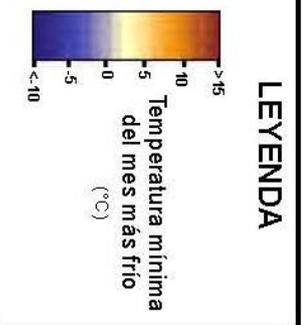
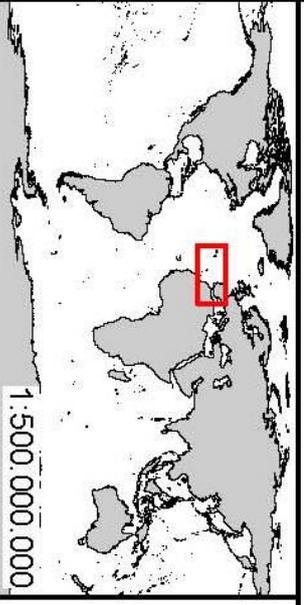
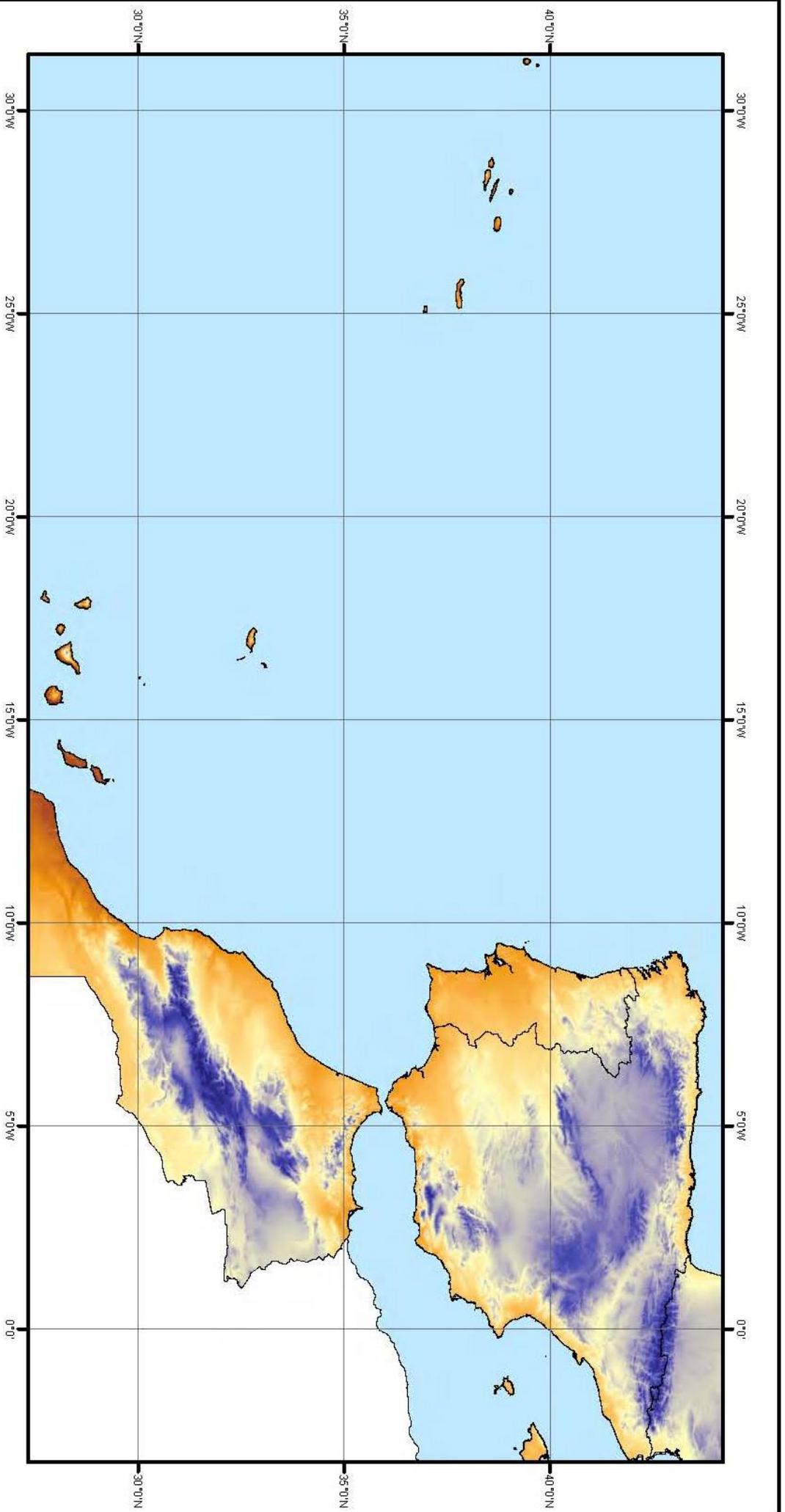
TÍTULO: Temperatura media anual de las regiones con presencia de *Prunus lusitanica*



MACROECOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN EN *Prunus lusitanica* L.: VARIABILIDAD GEOGRÁFICA Y EFECTOS DE LA MARGINALIDAD EN UN ÁRBOL RELICTO

Nº PLANO: 4.4

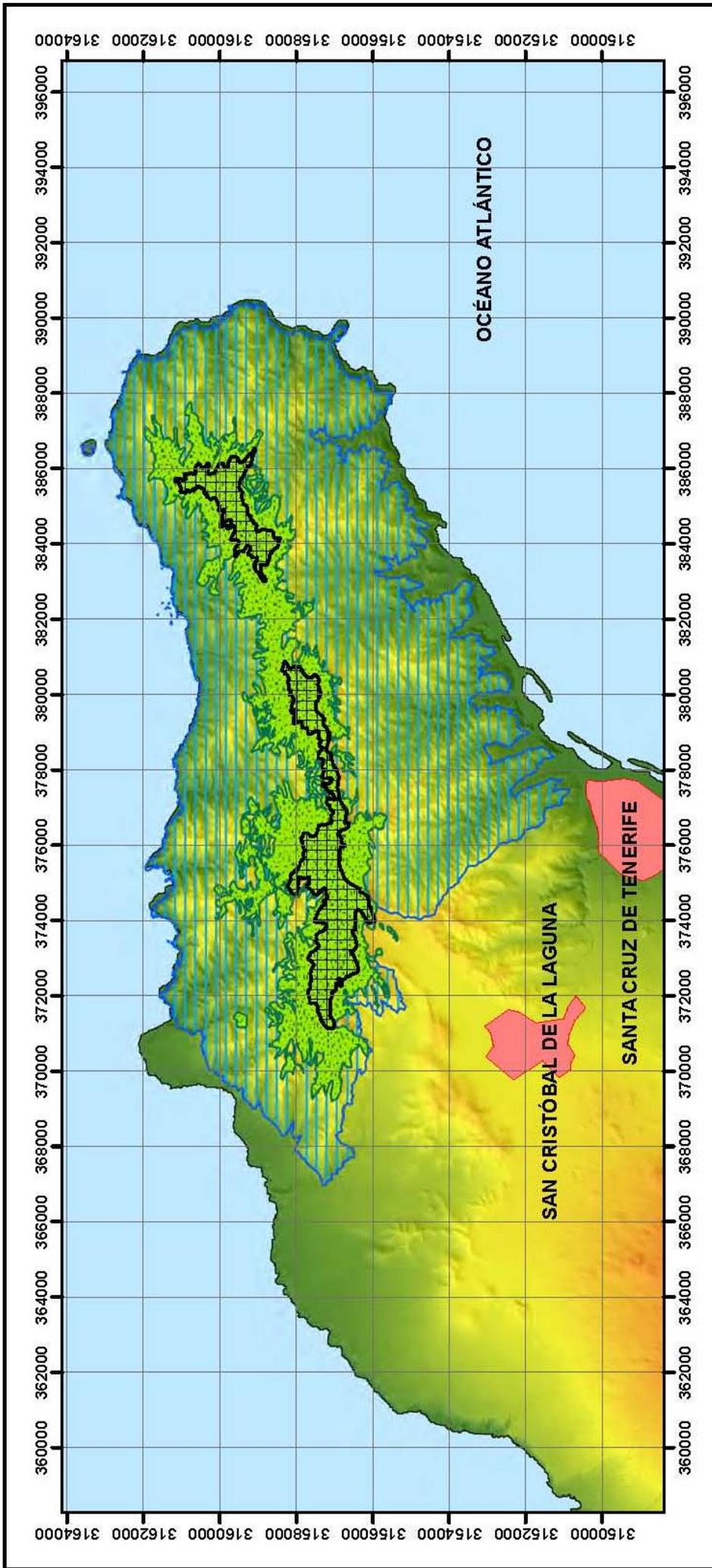
TÍTULO: Temperatura media de las máximas del mes más cálido de las regiones con presencia de *Prunus lusitanica*



MACROECOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN EN *Prunus lusitanica* L.: VARIABILIDAD GEOGRÁFICA Y EFECTOS DE LA MARGINALIDAD EN UN ÁRBOL RELICTO

Nº PLANO: 4.5

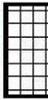
TÍTULO: Temperatura media de las mínimas del mes más frío de las regiones con presencia de *Prunus lusitanica*

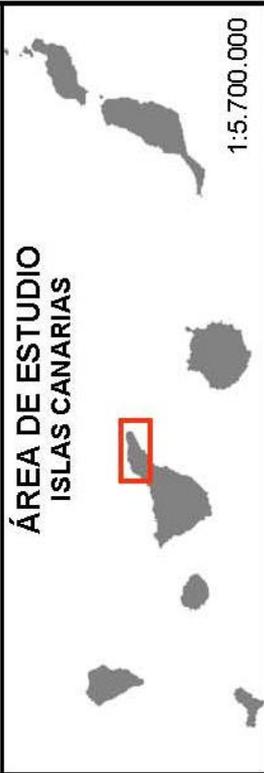
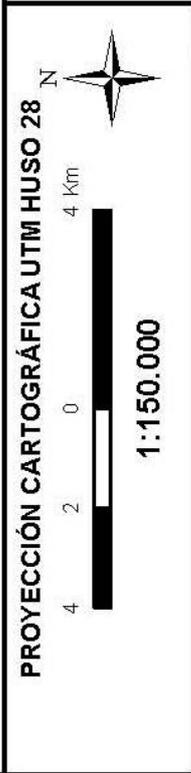


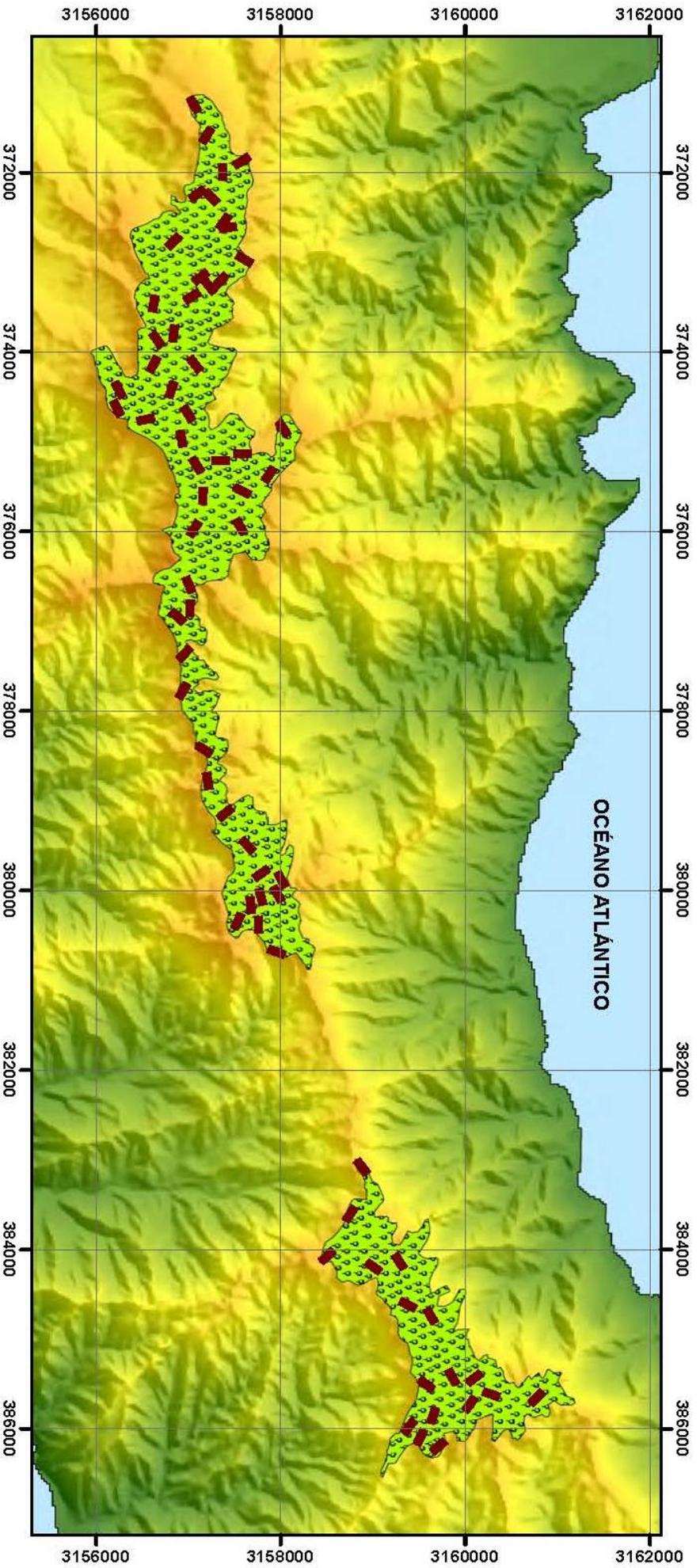
MACROECOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN EN *Prunus lusitanica* L.: VARIABILIDAD GEOGRÁFICA Y EFECTOS DE LA MARGINALIDAD EN UN ÁRBOL RELICTO

Nº PLANO: 5.1
TÍTULO: Localización de *Prunus lusitanica* dentro del Parque Rural de Anaga (Tenerife)

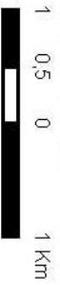
LEYENDA

-  Parque Rural de Anaga
-  Área ocupada por la laurisilva
-  Área con *Prunus lusitanica*
-  Aglomeraciones urbanas





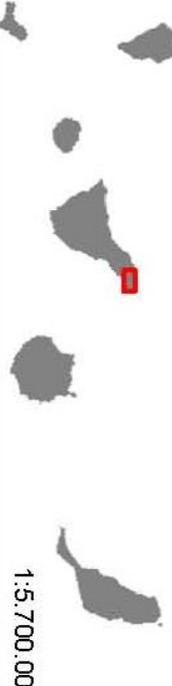
PROYECCIÓN CARTOGRÁFICA UTM HUSO 28 N



1:65.000



ÁREA DE ESTUDIO
ISLAS CANARIAS



1:5.700.000

LEYENDA



Área con presencia de *Prunus lusitanica* subsp. *fixa*



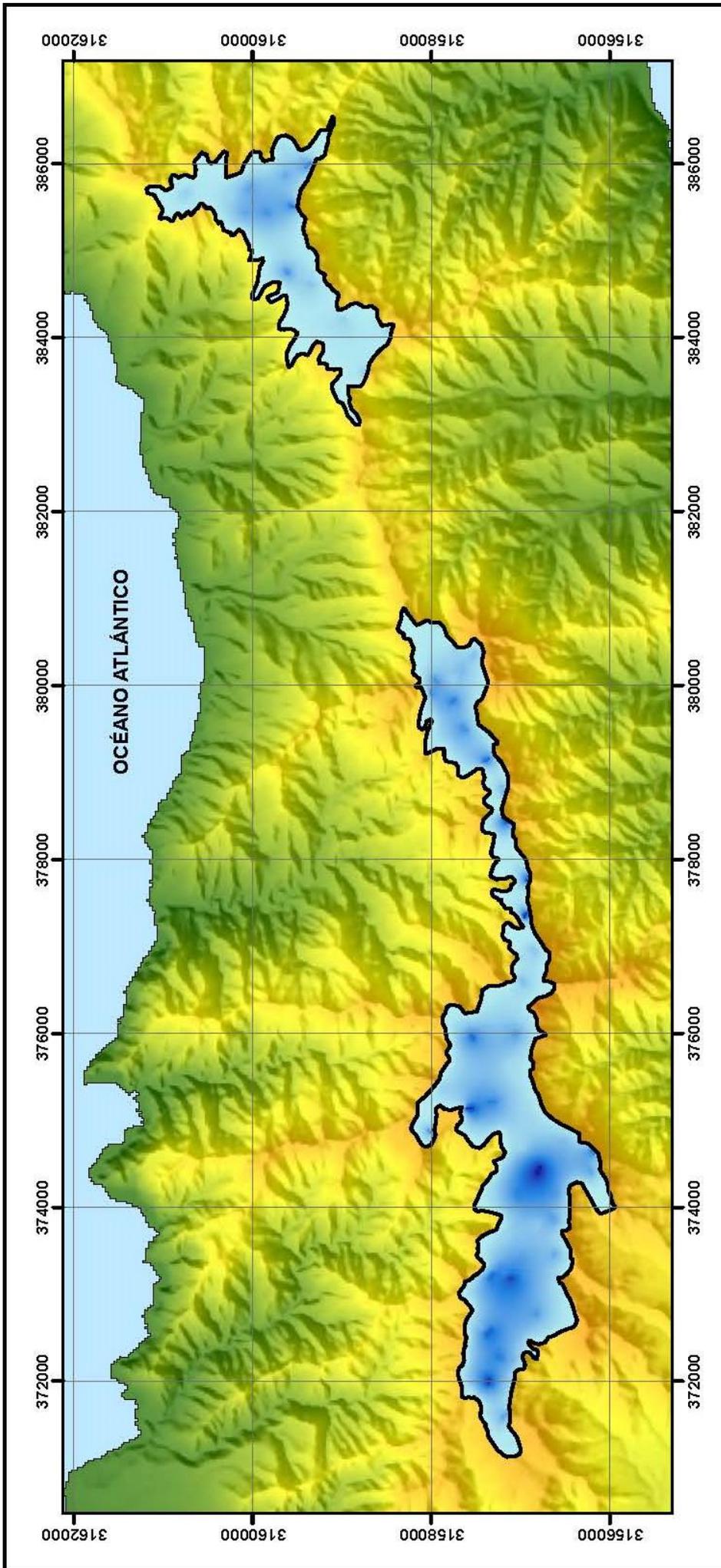
Transectos (100 x 20 m)

MACROECOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN EN *Prunus lusitanica* L.: VARIABILIDAD GEOGRÁFICA Y EFECTOS DE LA MARGINALIDAD EN UN ÁRBOL RELICTO

Nº PLANO: 5.2

TÍTULO:

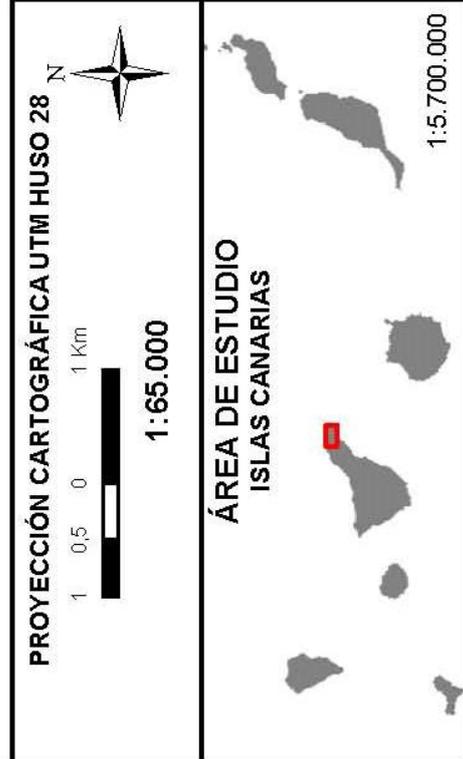
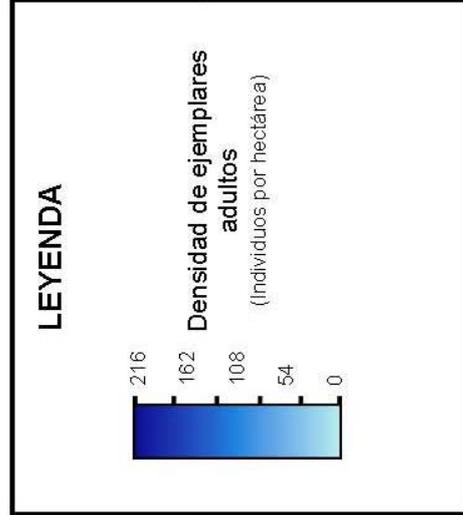
Localización de los transectos en el Parque Rural de Anaga (Tenerife)

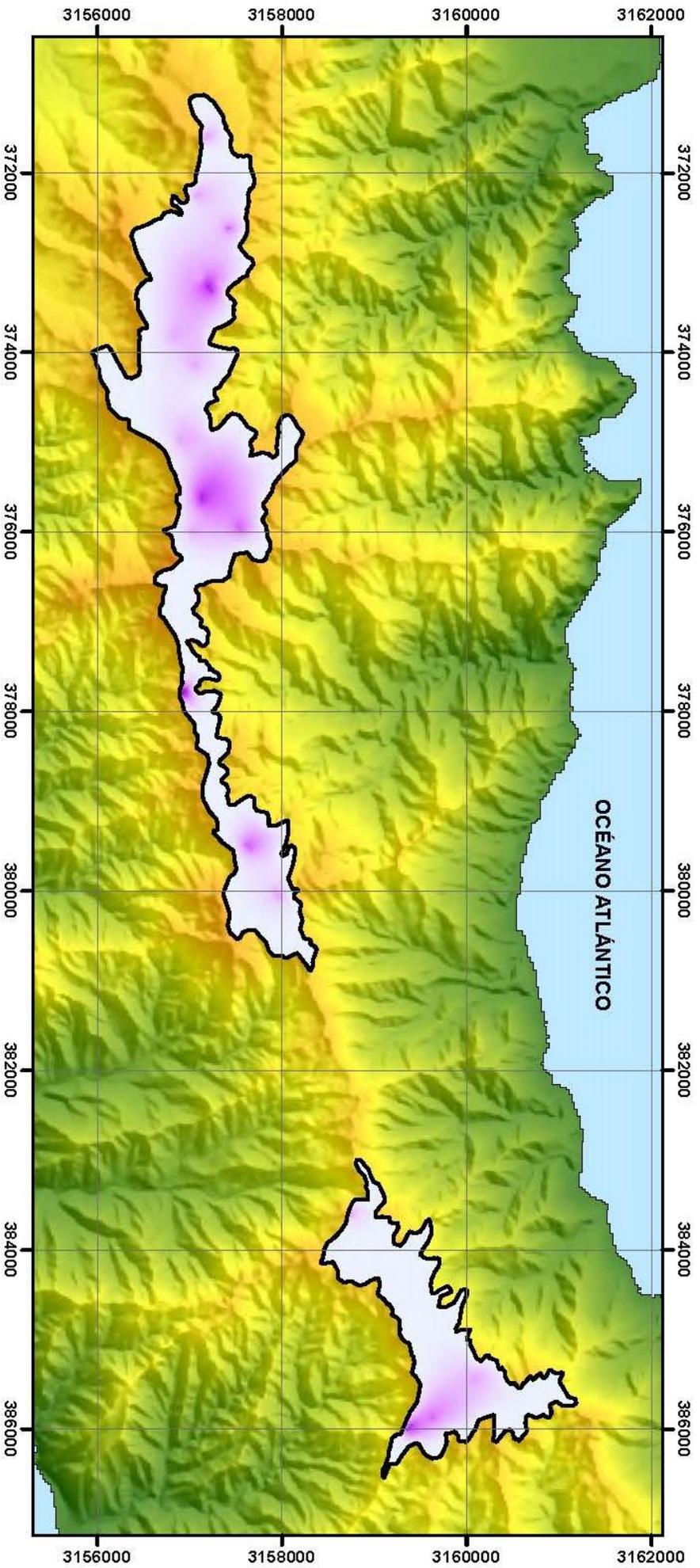


MACROECOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN EN *Prunus lusitanica* L.: VARIABILIDAD GEOGRÁFICA Y EFECTOS DE LA MARGINALIDAD EN UN ÁRBOL RELICTO

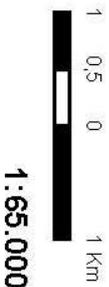
Nº PLANO: 5.3

TÍTULO: Densidad de ejemplares adultos de *Prunus lusitanica* subsp. *fixa* en el Parque Rural de Anaga (Tenerife)





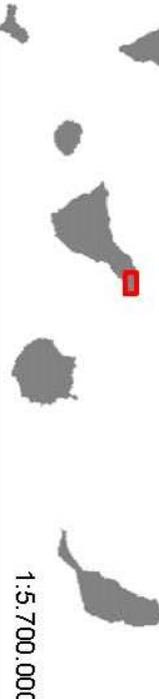
PROYECCIÓN CARTOGRÁFICA UTM HUSO 28 N



1:65.000

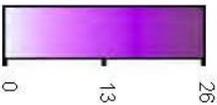


ÁREA DE ESTUDIO
ISLAS CANARIAS



LEYENDA

Densidad de ejemplares juveniles
(Individuos por hectárea)

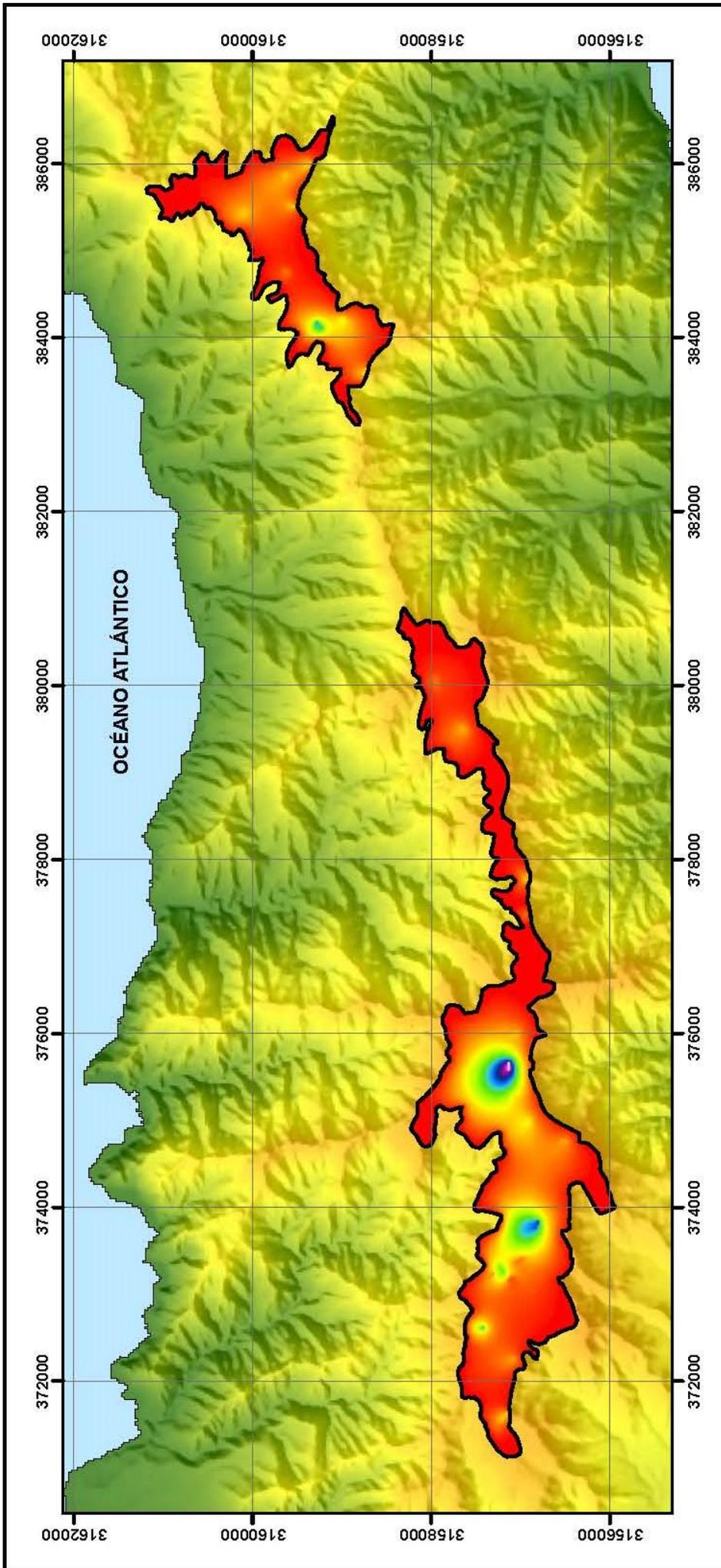


MACROECOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN EN
Prunus lusitanica L.: VARIABILIDAD GEOGRÁFICA Y
EFECTOS DE LA MARGINALIDAD EN UN ÁRBOL RELICTO

Nº PLANO: 5,4

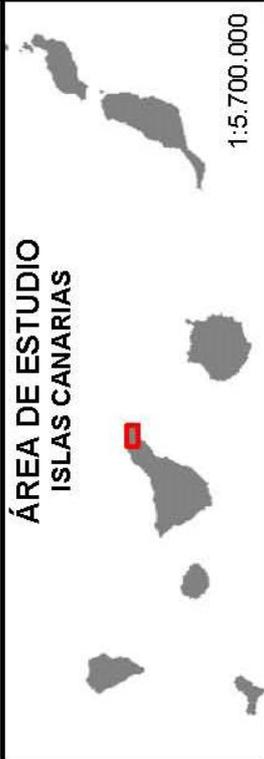
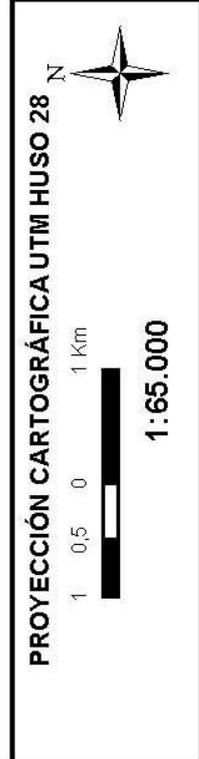
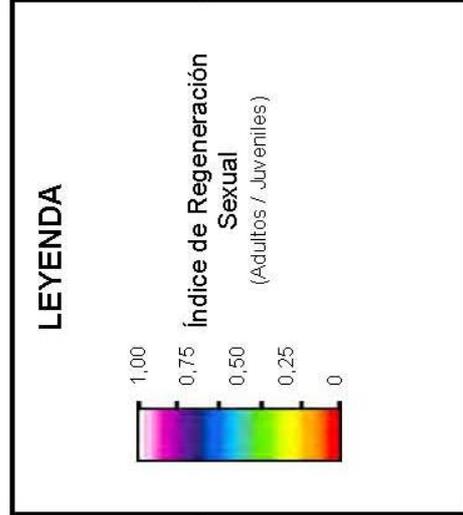
TÍTULO:

Densidad de ejemplares juveniles de
Prunus lusitanica subsp. *hixa* en el
Parque Rural de Anaga (Tenerife)



MACROECOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN EN *Prunus lusitanica* L.: VARIABILIDAD GEOGRÁFICA Y EFECTOS DE LA MARGINALIDAD EN UN ÁRBOL RELICTO

Nº PLANO: 5.5
TÍTULO: Índice de Regeneración Sexual de *Prunus lusitanica* subsp. *fixa* en el Parque Rural de Anaga (Tenerife)



ANEXO

3



Tablas y figuras

ÍNDICE

ANEXO 3.1: Demarcación geográfica de las poblaciones de <i>Prunus lusitanica</i>	225
ANEXO 3.2: Demarcación administrativa y coordenadas (WGS84) de las poblaciones de <i>Prunus lusitanica</i>	231
ANEXO 3.3: Características físicas y demográficas de las poblaciones de <i>Prunus lusitanica</i>	237
ANEXO 3.4: Cuadrículas UTM 10x10 y 1x1 con presencia de <i>Prunus lusitanica</i>	242
ANEXO 3.5: Índices de reproducción de las poblaciones de <i>Prunus lusitanica</i>	247
ANEXO 3.6: Mapas de asociación local entre variables (SADIE)	248

ANEXO 3.1: Demarcación geográfica de las localidades conocidas de *Prunus lusitánica*.

POBLACIÓN	CÓDIGO POBLACIÓN	SUBESPECIE	ÁMBITO GEOGRÁFICO	ÁREA GEOGRÁFICA	REGIÓN BIOGEOGRÁFICA
Arroyo 1 Uád Tycgda	RIF_1	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Arroyo 2 Uád Tycgda	RIF_2	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Bab Iharchámen	RIF_3	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Bab Tascát	RIF_4	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Bad Báglá	RIF_5	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Cabecera Jándak Amsís	RIF_6	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Cabecera Jándak Iebula	RIF_7	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Cabecera Uád Tamurút	RIF_8	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Cabecera Uád Tycgda	RIF_9	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Carretera Suk Teláta de Quetáma	RIF_10	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Casa Guarda	RIF_11	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Cúdia Amnádin	RIF_12	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Cúdia Béni Haddu 1	RIF_13	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Cúdia Béni Haddu 2	RIF_14	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Cúdia Brochón 1	RIF_15	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Cúdia Brochón 2	RIF_16	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Cúdia Buiár	RIF_17	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Cúdia Isaggúen	RIF_18	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Cúdia Laárs Ikréren	RIF_19	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Cúdia um Chaabán	RIF_20	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Dar Yaryira	RIF_21	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Fuente Blanca	RIF_22	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Jaeiédra Amrinmet	RIF_23	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Jándak Abrúc	RIF_24	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Jándak Acriquérin	RIF_25	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Jándak Bard 1	RIF_26	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Jándak Bard 2	RIF_27	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Jándak Bubiien 1	RIF_28	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Jándak Bubiien 2	RIF_29	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Jándak Budrím	RIF_30	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Jándak el Berbac	RIF_31	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Jándak el Búlis	RIF_32	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Jándak el Crar	RIF_33	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Jándak er Ramla	RIF_34	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Jándak er Raudl 1	RIF_35	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Jándak er Raudl 2	RIF_36	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Jándak Ettút	RIF_37	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Jándak Hadríem	RIF_38	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Jándak Iaabdunin	RIF_39	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Jándak Iaráuen 1	RIF_40	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Jándak Iaráuen 2	RIF_41	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Jándak Ihachchúren	RIF_42	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Jándak Ihamáden	RIF_43	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Jándak Isúlган 1	RIF_44	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Jándak Isúlган 2	RIF_45	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Jándak Kibla	RIF_46	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Jándak Málsa	RIF_47	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Jándak Mesabén	RIF_48	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Jándak Musguir	RIF_49	<i>lusitánica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea

POBLACIÓN	CÓDIGO POBLACIÓN	SUBESPECIE	ÁMBITO GEOGRÁFICO	ÁREA GEOGRÁFICA	REGIÓN BIOGEOGRÁFICA
Jándak Quenátar	RIF_50	<i>lusitanica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Jándak Saiúha	RIF_51	<i>lusitanica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Jándak Tafráut	RIF_52	<i>lusitanica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Jándak Táguia	RIF_53	<i>lusitanica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Jándak Tamaddít 1	RIF_54	<i>lusitanica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Jándak Tamaddít 2	RIF_55	<i>lusitanica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Jándak Tamaddít 3	RIF_56	<i>lusitanica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Jándak Tangáia	RIF_57	<i>lusitanica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Jándak Tidúin	RIF_58	<i>lusitanica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Jándak Uárafít	RIF_59	<i>lusitanica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Jbel Bab Bessán	RIF_60	<i>lusitanica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Jbel Bubassi	RIF_61	<i>lusitanica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Jbel Habib	RIF_62	<i>lusitanica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Jbel Immú el Aachúb	RIF_63	<i>lusitanica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Jbel Tafisa	RIF_64	<i>lusitanica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Jbel Tária	RIF_65	<i>lusitanica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Khezána	RIF_66	<i>lusitanica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Moulay	RIF_67	<i>lusitanica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Ras el Ma	RIF_68	<i>lusitanica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Tamaddít	RIF_69	<i>lusitanica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Tamalut	RIF_70	<i>lusitanica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Tizirén 1	RIF_71	<i>lusitanica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Tizirén 2	RIF_72	<i>lusitanica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Tizirén 3	RIF_73	<i>lusitanica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Uád Aaquíl 1	RIF_74	<i>lusitanica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Uád Aaquíl 2	RIF_75	<i>lusitanica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Uád Abdelgáia	RIF_76	<i>lusitanica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Uád Afigár	RIF_77	<i>lusitanica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Uád Aguér Senán	RIF_78	<i>lusitanica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Uád Ahmed	RIF_79	<i>lusitanica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Uád Buchácar	RIF_80	<i>lusitanica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Uád Chórfá	RIF_81	<i>lusitanica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Uád Farda 1	RIF_82	<i>lusitanica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Uád Farda 2	RIF_83	<i>lusitanica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Uád laattáren	RIF_84	<i>lusitanica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Uád Quétama	RIF_85	<i>lusitanica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Uád Ras	RIF_86	<i>lusitanica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Uád Rehhá	RIF_87	<i>lusitanica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Uád Sarcát	RIF_88	<i>lusitanica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Uád Segára	RIF_89	<i>lusitanica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Uád Sidi Aaotmán	RIF_90	<i>lusitanica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Uád Sidi Málec	RIF_91	<i>lusitanica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Uád Tachácca 1	RIF_92	<i>lusitanica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Uád Tachácca 2	RIF_93	<i>lusitanica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Uád Tachácca 3	RIF_94	<i>lusitanica</i>	Marruecos	Rif	Mediterránea
Río Fresnedelo	ANC_1	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Ancares	Eurosiberiana
Naranco Norte . Arroyo de Quintana	WCM_1	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	C. Cantábrica occidental	Eurosiberiana
Naranco Sur . Fuente de los Pastores	WCM_2	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	C. Cantábrica occidental	Eurosiberiana
Teverga-arroyo Bandujo	WCM_3	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	C. Cantábrica occidental	Eurosiberiana
Teverga-Granda de Oliz	WCM_4	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	C. Cantábrica occidental	Eurosiberiana
Alva, Vila Cova de Alva	CPORT_1	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Centro Portugal	Mediterránea

POBLACIÓN	CÓDIGO POBLACIÓN	SUBESPECIE	ÁMBITO GEOGRÁFICO	ÁREA GEOGRÁFICA	REGIÓN BIOGEOGRÁFICA
Barroca da Horta Velha	CPORT_2	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Centro Portugal	Mediterránea
Barroca das Minas	CPORT_3	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Centro Portugal	Mediterránea
Cascada de Orvalho	CPORT_4	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Centro Portugal	Mediterránea
Costa do Vale de Aveleira	CPORT_5	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Centro Portugal	Mediterránea
Covao dos Arcos, Fonte Espinho	CPORT_6	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Centro Portugal	Mediterránea
Fraga da Pena, Pardieiros	CPORT_7	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Centro Portugal	Mediterránea
Lomba da Sardinha	CPORT_8	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Centro Portugal	Mediterránea
Mata de Margarça	CPORT_9	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Centro Portugal	Mediterránea
Mata do Alvaro	CPORT_10	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Centro Portugal	Mediterránea
Ribeira da Canica	CPORT_11	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Centro Portugal	Mediterránea
Ribeira da Castanheira	CPORT_12	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Centro Portugal	Mediterránea
Ribeira de Alvoco, Aguincho	CPORT_13	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Centro Portugal	Mediterránea
Ribeira de Balocas	CPORT_14	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Centro Portugal	Mediterránea
Ribeira de Folques	CPORT_15	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Centro Portugal	Mediterránea
Ribeira de Madera-Galdim	CPORT_16	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Centro Portugal	Mediterránea
Ribeira de Pena, curso alto	CPORT_17	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Centro Portugal	Mediterránea
Ribeira de Pena-do Porto de Carvalha	CPORT_18	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Centro Portugal	Mediterránea
Ribeira de Praçais	CPORT_19	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Centro Portugal	Mediterránea
Ribeira de Teixeira y de Parrozelos	CPORT_20	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Centro Portugal	Mediterránea
Ribeira do Alvoco	CPORT_21	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Centro Portugal	Mediterránea
Ribeira do Alvoco, Alvoco das Varceas	CPORT_22	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Centro Portugal	Mediterránea
Ribeira do Loureiro-de Pena	CPORT_23	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Centro Portugal	Mediterránea
Ribeira do Piodao, curso alto	CPORT_24	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Centro Portugal	Mediterránea
Ribeira do Piodao, curso alto, Chas de Egua	CPORT_25	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Centro Portugal	Mediterránea
Ribeira do Piodao, curso medio	CPORT_26	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Centro Portugal	Mediterránea
Ribeiro do Moninho	CPORT_27	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Centro Portugal	Mediterránea
Río Alva, Azenhas do Pisao	CPORT_28	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Centro Portugal	Mediterránea
Río Ceira	CPORT_29	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Centro Portugal	Mediterránea
Río Ceira, Cadosa	CPORT_30	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Centro Portugal	Mediterránea
Río Ceira, Colmeal	CPORT_31	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Centro Portugal	Mediterránea
Río Ceira, Fajao	CPORT_32	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Centro Portugal	Mediterránea
Río Unhais	CPORT_33	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Centro Portugal	Mediterránea
Río Unhais, Pampilhosa da Serra	CPORT_34	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Centro Portugal	Mediterránea
Río Unhais, ribera Pampilhosa da Serra	CPORT_35	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Centro Portugal	Mediterránea
Ríos Loriga-Alvoco	CPORT_36	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Centro Portugal	Mediterránea
Río Cambrones	DEM_1	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Demanda	Mediterránea
Acebo	GATA_1	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Gata	Mediterránea
Crasto	GEXUMI_1	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Geres & Xurés & Miño	Eurosiberiana
Mata de Albergaria-Embalse río Homem	GEXUMI_2	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Geres & Xurés & Miño	Eurosiberiana
Nacimiento río Caldo	GEXUMI_3	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Geres & Xurés & Miño	Eurosiberiana
Regato do Agro	GEXUMI_4	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Geres & Xurés & Miño	Eurosiberiana
Ribeira da Figuera	GEXUMI_5	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Geres & Xurés & Miño	Eurosiberiana
Ribeiro das Gramelas	GEXUMI_6	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Geres & Xurés & Miño	Eurosiberiana
Río Arnoia	GEXUMI_7	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Geres & Xurés & Miño	Eurosiberiana
Río Cabril	GEXUMI_8	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Geres & Xurés & Miño	Eurosiberiana
Río Caldo, arroyos afluentes	GEXUMI_9	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Geres & Xurés & Miño	Eurosiberiana
Río Gerês y afluentes	GEXUMI_10	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Geres & Xurés & Miño	Eurosiberiana
Río Gerês y afluentes, curso bajo	GEXUMI_11	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Geres & Xurés & Miño	Eurosiberiana
Río Homem, curso alto	GEXUMI_12	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Geres & Xurés & Miño	Eurosiberiana
Arroyo Zarzoso	GRED_1	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Gredos	Mediterránea
Garganta de Santa María-Arroyo de las Palas	GRED_2	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Gredos	Mediterránea

POBLACIÓN	CÓDIGO POBLACIÓN	SUBESPECIE	ÁMBITO GEOGRÁFICO	ÁREA GEOGRÁFICA	REGIÓN BIOGEOGRÁFICA
Río Arbillas	GRED_3	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Gredos	Mediterránea
Río Arenal, curso alto	GRED_4	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Gredos	Mediterránea
Río Arenal, curso bajo	GRED_5	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Gredos	Mediterránea
Río Muelas	GRED_6	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Gredos	Mediterránea
Arroyo de las Urraleras	TOLM_1	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Montes de Toledo	Mediterránea
Arroyo del Endrino	TOLM_2	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Montes de Toledo	Mediterránea
Arroyo del Robledillo	TOLM_3	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Montes de Toledo	Mediterránea
Barranco de La Junta-Gévalo	TOLM_4	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Montes de Toledo	Mediterránea
Garganta de Las Lanchas	TOLM_5	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Montes de Toledo	Mediterránea
Arroyo Catxamoiano	WBM_1	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Montes Vascos occidentales	Eurosiberiana
Arroyo del Lloral	WBM_2	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Montes Vascos occidentales	Eurosiberiana
Arroyo Leguinetxe	WBM_3	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Montes Vascos occidentales	Eurosiberiana
Dolinas Secadura	WBM_4	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Montes Vascos occidentales	Eurosiberiana
Helguera Cantera	WBM_5	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Montes Vascos occidentales	Eurosiberiana
Karrantza, Ranero	WBM_6	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Montes Vascos occidentales	Eurosiberiana
Menamayor	WBM_7	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Montes Vascos occidentales	Eurosiberiana
Arroyo de Zubina	EBM_1	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Montes Vascos orientales	Eurosiberiana
Erramo	EBM_2	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Montes Vascos orientales	Eurosiberiana
L' Hayra, Banca	EBM_3	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Montes Vascos orientales	Eurosiberiana
Regata de Aritxacun	EBM_4	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Montes Vascos orientales	Eurosiberiana
Río Ezcurra	EBM_5	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Montes Vascos orientales	Eurosiberiana
Señorío de Bértiz	EBM_6	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Montes Vascos orientales	Eurosiberiana
Sumbilla, regata de Beobia	EBM_7	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Montes Vascos orientales	Eurosiberiana
Urrizate	EBM_8	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Montes Vascos orientales	Eurosiberiana
Can Formiga	MG_1	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Montseny & Guillerias	Mediterránea
Can Pelleringa	MG_2	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Montseny & Guillerias	Mediterránea
Can Verbolades	MG_3	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Montseny & Guillerias	Mediterránea
Les Planiques	MG_4	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Montseny & Guillerias	Mediterránea
Riels de Montseny	MG_5	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Montseny & Guillerias	Mediterránea
Riera del Purgatori	MG_6	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Montseny & Guillerias	Mediterránea
Riu del Teix	MG_7	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Montseny & Guillerias	Mediterránea
Sant Pere Despla	MG_8	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Montseny & Guillerias	Mediterránea
Sot de Darrera el Brugués	MG_9	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Montseny & Guillerias	Mediterránea
Sot de La Nou	MG_10	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Montseny & Guillerias	Mediterránea
Sot de Lloredes	MG_11	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Montseny & Guillerias	Mediterránea
Sot dels Rentadors	MG_12	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Montseny & Guillerias	Mediterránea
Vallée d'Ossau	CPY_1	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Pirineo central	Eurosiberiana
Arroyo de la Tejadilla	VILL_1	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Arroyo de la Venta	VILL_2	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Arroyo de Valleminguez	VILL_3	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Arroyo del Brazo	VILL_4	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Arroyo del Brezo	VILL_5	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Arroyo del Chorrerón	VILL_6	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Arroyo del Colmenar	VILL_7	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Arroyo del Fraile	VILL_8	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Arroyo del Linarejo	VILL_9	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Arroyo del Obispillo	VILL_10	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Arroyo del Picadero	VILL_11	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Arroyo Hoya Agría	VILL_12	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Arroyo Verdinal	VILL_13	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Barranco de Collollano	VILL_14	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea

POBLACIÓN	CÓDIGO POBLACIÓN	SUBESPECIE	ÁMBITO GEOGRÁFICO	ÁREA GEOGRÁFICA	REGIÓN BIOGEOGRÁFICA
Barranco de la Buitrera	VILL_15	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Barranco de los Chapatales	VILL_16	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Barranco de los Loros	VILL_17	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Barranco de Valdegracia	VILL_18	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Barranco del Mató Cerrado	VILL_19	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Cabecera del Río Almonte	VILL_20	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Cabecera del Río Guadalupejo-Los Hoyicios	VILL_21	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Collado de Martín Blasco	VILL_22	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
El Barrerón	VILL_23	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Fuente de Juan Blanca	VILL_24	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Fuente de Sancho	VILL_25	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Garganta Árias-Calabazas	VILL_26	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Garganta Cereceda	VILL_27	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Garganta de Descuernacabras	VILL_28	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Garganta de la Trucha	VILL_29	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Garganta de Santa Lucia Alto	VILL_30	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Garganta de Santa Lucia Bajo	VILL_31	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Garganta de Santa Lucia Medio	VILL_32	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Garganta del Endrinal, curso alto	VILL_33	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Garganta del Endrinal, curso bajo	VILL_34	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Garganta del Mesto	VILL_35	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Garganta del Mesto Bajo	VILL_36	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Garganta del Mostajo	VILL_37	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Garganta Salóbriga	VILL_38	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Hoya de Guadarranque	VILL_39	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Hoya Navalmanzano	VILL_40	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Molino de la Herrería	VILL_41	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Peña la Cierva	VILL_42	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Peñas del Campanario	VILL_43	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Río de la Celada	VILL_44	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Río Guadalupejo	VILL_45	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Río Viejas Alto	VILL_46	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Río Viejas Bajo	VILL_47	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Río Viejas Medio. Aguazal	VILL_48	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Río Viejas Medio. Casas de Roblegordo	VILL_49	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Risco de la Cueva	VILL_50	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Riscos de la Villuerca Chica	VILL_51	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Ventosilla	VILL_52	<i>lusitanica</i>	Península ibérica	Villuercas	Mediterránea
Ribera das Lajes	FLOR_1	<i>azorica</i>	Azores	Flores	Macaronésica
Chão Verde	PICO_1	<i>azorica</i>	Azores	Pico	Macaronésica
Praíña-San Amaro	PICO_2	<i>azorica</i>	Azores	Pico	Macaronésica
Tronqueira	S.MIG_1	<i>azorica</i>	Azores	São Miguel	Macaronésica
Pico da Vara	S.MIG_2	<i>azorica</i>	Azores	São Miguel	Macaronésica
Agualva	TERC_1	<i>azorica</i>	Azores	Terceira	Macaronésica
Pico de Ruivinha	TERC_2	<i>azorica</i>	Azores	Terceira	Macaronésica
Pico Rachado	TERC_3	<i>azorica</i>	Azores	Terceira	Macaronésica
Ribera Pico Rachado	TERC_4	<i>azorica</i>	Azores	Terceira	Macaronésica
Ribera São Roque derecha	TERC_5	<i>azorica</i>	Azores	Terceira	Macaronésica
Ribera São Roque izquierda	TERC_6	<i>azorica</i>	Azores	Terceira	Macaronésica
Terreiro de Dentro	TERC_7	<i>azorica</i>	Azores	Terceira	Macaronésica
El Cedro	GOM_1	<i>hixa</i>	Canarias	Gomera	Macaronésica

POBLACIÓN	CÓDIGO POBLACIÓN	SUBESPECIE	ÁMBITO GEOGRÁFICO	ÁREA GEOGRÁFICA	REGIÓN BIOGEOGRÁFICA
Los Zánganos	GOM_2	<i>hixa</i>	Canarias	Gomera	Macaronésica
Barranco de la Virgen	G.CAN_1	<i>hixa</i>	Canarias	Gran Canaria	Macaronésica
Barranco de los Propios	G.CAN_2	<i>hixa</i>	Canarias	Gran Canaria	Macaronésica
Valsendero	G.CAN_3	<i>hixa</i>	Canarias	Gran Canaria	Macaronésica
Barranco de la Fuente	PALMA_1	<i>hixa</i>	Canarias	La Palma	Macaronésica
Barranco de los Chinchos	PALMA_2	<i>hixa</i>	Canarias	La Palma	Macaronésica
Cubo de la Galga	PALMA_3	<i>hixa</i>	Canarias	La Palma	Macaronésica
Fuente de los Poleos	PALMA_4	<i>hixa</i>	Canarias	La Palma	Macaronésica
Anaga Este	TEN_1	<i>hixa</i>	Canarias	Tenerife	Macaronésica
Anaga Oeste	TEN_2	<i>hixa</i>	Canarias	Tenerife	Macaronésica
Faja da Nogueira	MAD_1	<i>hixa</i>	Madeira	Madeira	Macaronésica
Lombo Grande_Faial	MAD_2	<i>hixa</i>	Madeira	Madeira	Macaronésica
Castelejo – Porto da Cruz	MAD_3	<i>hixa</i>	Madeira	Madeira	Macaronésica
Serra Esteves Pereira – S. Roque do Faial	MAD_4	<i>hixa</i>	Madeira	Madeira	Macaronésica

ANEXO 3.2: Demarcación administrativa y coordenadas (WGS84) de las poblaciones de *Prunus lusitanica*.

CÓDIGO POBLACIÓN	PAIS	CCAA	PROVINCIA	UBICACIÓN GEOGRÁFICA	HUSO	UTM X	UTM Y	LONGITUD	LATITUD
RIF_1	Marruecos	Tánger-Tetuan	Chauen	Talassemtane	30	307830	3890972	-5,109	35,143
RIF_2	Marruecos	Tánger-Tetuan	Chauen	Talassemtane	30	306832	3891106	-5,120	35,144
RIF_3	Marruecos	Tánger-Tetuan	Chauen	Béni Ersín	30	342002	3870828	-4,731	34,968
RIF_4	Marruecos	Tánger-Tetuan	Chauen	Béni Jáled	30	325535	3878568	-4,913	35,035
RIF_5	Marruecos	Taza-Alhucemas-Taunat	Alhucemas	Quetáma-Tidiquín	30	360923	3854157	-4,521	34,820
RIF_6	Marruecos	Tánger-Tetuan	Chauen	Béni Ersín	30	343701	3870119	-4,712	34,962
RIF_7	Marruecos	Tánger-Tetuan	Tetuan	Jbel kelti	30	291461	3915342	-5,295	35,360
RIF_8	Marruecos	Tánger-Tetuan	Chauen	Béni Ersín	30	341091	3871359	-4,741	34,972
RIF_9	Marruecos	Tánger-Tetuan	Chauen	Talassemtane	30	307870	3890003	-5,109	35,135
RIF_10	Marruecos	Taza-Alhucemas-Taunat	Alhucemas	Quetáma-Tidiquín	30	350692	3859423	-4,633	34,866
RIF_11	Marruecos	Tánger-Tetuan	Tetuan	Bouhassim	30	279220	3903247	-5,427	35,248
RIF_12	Marruecos	Tánger-Tetuan	Chauen	Jesána-Tária	30	302028	3872225	-5,169	34,973
RIF_13	Marruecos	Tánger-Tetuan	Tetuan	Bouhassim	30	276392	3906583	-5,459	35,277
RIF_14	Marruecos	Tánger-Tetuan	Tetuan	Bouhassim	30	276186	3907043	-5,461	35,282
RIF_15	Marruecos	Tánger-Tetuan	Chauen	Béni Ersín	30	342564	3870849	-4,725	34,968
RIF_16	Marruecos	Tánger-Tetuan	Chauen	Béni Ersín	30	343551	3870592	-4,714	34,966
RIF_17	Marruecos	Taza-Alhucemas-Taunat	Alhucemas	Quetáma-Tidiquín	30	352180	3859116	-4,617	34,864
RIF_18	Marruecos	Taza-Alhucemas-Taunat	Alhucemas	Quetáma-Tidiquín	30	354187	3861471	-4,596	34,885
RIF_19	Marruecos	Taza-Alhucemas-Taunat	Alhucemas	Quetáma-Tidiquín	30	363102	3849254	-4,496	34,776
RIF_20	Marruecos	Taza-Alhucemas-Taunat	Alhucemas	Quetáma-Tidiquín	30	356344	3856783	-4,571	34,843
RIF_21	Marruecos	Tánger-Tetuan	Tetuan	Bouhassim	30	280941	3901047	-5,407	35,229
RIF_22	Marruecos	Tánger-Tetuan	Chauen	Béni Ersín	30	346550	3869773	-4,681	34,959
RIF_23	Marruecos	Taza-Alhucemas-Taunat	Alhucemas	Quetáma-Tidiquín	30	354154	3865311	-4,597	34,920
RIF_24	Marruecos	Tánger-Tetuan	Chauen	Jesána-Tária	30	301624	3873634	-5,173	34,986
RIF_25	Marruecos	Tánger-Tetuan	Chauen	Jesána-Tária	30	303815	3870405	-5,149	34,957
RIF_26	Marruecos	Taza-Alhucemas-Taunat	Alhucemas	Quetáma-Tidiquín	30	359193	3853802	-4,540	34,817
RIF_27	Marruecos	Taza-Alhucemas-Taunat	Alhucemas	Quetáma-Tidiquín	30	359029	3853526	-4,541	34,814
RIF_28	Marruecos	Tánger-Tetuan	Tetuan	Bouhassim	30	281371	3899865	-5,402	35,218
RIF_29	Marruecos	Tánger-Tetuan	Tetuan	Bouhassim	30	281958	3899196	-5,395	35,212
RIF_30	Marruecos	Taza-Alhucemas-Taunat	Alhucemas	Quetáma-Tidiquín	30	363555	3854439	-4,492	34,823
RIF_31	Marruecos	Tánger-Tetuan	Chauen	Bouhassim	30	280387	3896411	-5,412	35,187
RIF_32	Marruecos	Taza-Alhucemas-Taunat	Alhucemas	Quetáma-Tidiquín	30	357709	3857059	-4,556	34,846
RIF_33	Marruecos	Tánger-Tetuan	Chauen	Béni Jáled	30	321561	3878518	-4,956	35,034
RIF_34	Marruecos	Tánger-Tetuan	Tetuan	Bouhassim	30	280544	3901758	-5,412	35,235
RIF_35	Marruecos	Taza-Alhucemas-Taunat	Alhucemas	Quetáma-Tidiquín	30	358292	3853327	-4,549	34,812
RIF_36	Marruecos	Taza-Alhucemas-Taunat	Alhucemas	Quetáma-Tidiquín	30	357748	3853270	-4,555	34,812
RIF_37	Marruecos	Taza-Alhucemas-Taunat	Alhucemas	Quetáma-Tidiquín	30	363131	3843093	-4,495	34,721
RIF_38	Marruecos	Tánger-Tetuan	Chauen	Jesána-Tária	30	303146	3871543	-5,156	34,967
RIF_39	Marruecos	Tánger-Tetuan	Tetuan	Bouhassim	30	278153	3903980	-5,438	35,254
RIF_40	Marruecos	Tánger-Tetuan	Chauen	Béni Jáled	30	321180	3879359	-4,960	35,041
RIF_41	Marruecos	Tánger-Tetuan	Chauen	Béni Jáled	30	321185	3880112	-4,961	35,048
RIF_42	Marruecos	Taza-Alhucemas-Taunat	Alhucemas	Quetáma-Tidiquín	30	346644	3854372	-4,677	34,820
RIF_43	Marruecos	Taza-Alhucemas-Taunat	Alhucemas	Quetáma-Tidiquín	30	357045	3852951	-4,563	34,809
RIF_44	Marruecos	Tánger-Tetuan	Chauen	Béni Jáled	30	318355	3879399	-4,991	35,041
RIF_45	Marruecos	Tánger-Tetuan	Chauen	Béni Jáled	30	318554	3879390	-4,989	35,041
RIF_46	Marruecos	Tánger-Tetuan	Chauen	Jesána-Tária	30	298538	3876755	-5,208	35,013
RIF_47	Marruecos	Taza-Alhucemas-Taunat	Alhucemas	Quetáma-Tidiquín	30	359849	3854048	-4,532	34,819
RIF_48	Marruecos	Tánger-Tetuan	Tetuan	Béni Aros	30	268897	3913549	-5,543	35,338
RIF_49	Marruecos	Tánger-Tetuan	Chauen	Bouhassim	30	282027	3897878	-5,394	35,200

CÓDIGO POBLACIÓN	PAIS	CCAA	PROVINCIA	UBICACIÓN GEOGRÁFICA	HUSO	UTM X	UTM Y	LONGITUD	LATITUD
RIF_50	Marruecos	Tánger-Tetuan	Chauen	Béni Jáled	30	318657	3879953	-4,988	35,046
RIF_51	Marruecos	Tánger-Tetuan	Chauen	Jesána-Tária	30	296897	3878104	-5,226	35,025
RIF_52	Marruecos	Tánger-Tetuan	Chauen	Béni Jáled	30	317813	3879187	-4,997	35,039
RIF_53	Marruecos	Taza-Alhucemas-Taunat	Alhucemas	Quetáma-Tidiquín	30	368375	3854931	-4,439	34,828
RIF_54	Marruecos	Taza-Alhucemas-Taunat	Alhucemas	Quetáma-Tidiquín	30	364620	3854268	-4,480	34,822
RIF_55	Marruecos	Taza-Alhucemas-Taunat	Alhucemas	Quetáma-Tidiquín	30	365142	3854524	-4,475	34,824
RIF_56	Marruecos	Taza-Alhucemas-Taunat	Alhucemas	Quetáma-Tidiquín	30	365537	3854443	-4,470	34,823
RIF_57	Marruecos	Tánger-Tetuan	Chauen	Jesána-Tária	30	302728	3872005	-5,161	34,971
RIF_58	Marruecos	Taza-Alhucemas-Taunat	Alhucemas	Quetáma-Tidiquín	30	360106	3864746	-4,531	34,916
RIF_59	Marruecos	Taza-Alhucemas-Taunat	Alhucemas	Quetáma-Tidiquín	30	361860	3849148	-4,510	34,775
RIF_60	Marruecos	Tánger-Tetuan	Chauen	Béni Ersín	30	345511	3871028	-4,692	34,970
RIF_61	Marruecos	Tánger-Tetuan	Chauen	Béni Ersín	30	348589	3870838	-4,659	34,969
RIF_62	Marruecos	Tánger-Tetuan	Tetuan	Jbel Habib	30	249978	3927076	-5,755	35,456
RIF_63	Marruecos	Taza-Alhucemas-Taunat	Alhucemas	Quetáma-Tidiquín	30	353661	3857215	-4,601	34,847
RIF_64	Marruecos	Tánger-Tetuan	Chauen	Béni Ersín	30	333380	3873732	-4,826	34,992
RIF_65	Marruecos	Tánger-Tetuan	Chauen	Jesána-Tária	30	304667	3870278	-5,139	34,956
RIF_66	Marruecos	Tánger-Tetuan	Chauen	Jesána-Tária	30	295403	3878536	-5,243	35,029
RIF_67	Marruecos	Tánger-Tetuan	Tetuan	Bouhassim	30	274658	3906181	-5,477	35,273
RIF_68	Marruecos	Tánger-Tetuan	Chauen	Jesána-Tária	30	288530	3875993	-5,317	35,004
RIF_69	Marruecos	Taza-Alhucemas-Taunat	Alhucemas	Quetáma-Tidiquín	30	364928	3855007	-4,477	34,828
RIF_70	Marruecos	Tánger-Tetuan	Tetuan	Jbel kelti	30	292184	3916549	-5,288	35,371
RIF_71	Marruecos	Tánger-Tetuan	Chauen	Béni Jáled	30	323169	3878044	-4,938	35,030
RIF_72	Marruecos	Tánger-Tetuan	Chauen	Béni Jáled	30	323880	3877673	-4,931	35,026
RIF_73	Marruecos	Tánger-Tetuan	Chauen	Béni Jáled	30	324201	3878058	-4,927	35,030
RIF_74	Marruecos	Tánger-Tetuan	Chauen	Béni Jáled	30	323656	3880348	-4,934	35,050
RIF_75	Marruecos	Tánger-Tetuan	Chauen	Béni Jáled	30	324270	3880529	-4,927	35,052
RIF_76	Marruecos	Taza-Alhucemas-Taunat	Alhucemas	Quetáma-Tidiquín	30	346982	3856083	-4,673	34,836
RIF_77	Marruecos	Taza-Alhucemas-Taunat	Alhucemas	Quetáma-Tidiquín	30	362953	3848176	-4,498	34,767
RIF_78	Marruecos	Taza-Alhucemas-Taunat	Alhucemas	Quetáma-Tidiquín	30	366052	3850770	-4,464	34,790
RIF_79	Marruecos	Tánger-Tetuan	Tetuan	Jbel kelti	30	292301	3917068	-5,286	35,375
RIF_80	Marruecos	Tánger-Tetuan	Chauen	Béni Jáled	30	329908	3874154	-4,864	34,996
RIF_81	Marruecos	Tánger-Tetuan	Chauen	Béni Jáled	30	321521	3877729	-4,956	35,026
RIF_82	Marruecos	Tánger-Tetuan	Chauen	Talassemtane	30	301606	3896892	-5,179	35,195
RIF_83	Marruecos	Tánger-Tetuan	Chauen	Talassemtane	30	301156	3897642	-5,184	35,202
RIF_84	Marruecos	Taza-Alhucemas-Taunat	Alhucemas	Quetáma-Tidiquín	30	367032	3855072	-4,454	34,829
RIF_85	Marruecos	Taza-Alhucemas-Taunat	Alhucemas	Quetáma-Tidiquín	30	351818	3860447	-4,621	34,876
RIF_86	Marruecos	Taza-Alhucemas-Taunat	Alhucemas	Quetáma-Tidiquín	30	363143	3854844	-4,497	34,827
RIF_87	Marruecos	Tánger-Tetuan	Tetuan	Bouhassim	30	277139	3905764	-5,450	35,270
RIF_88	Marruecos	Taza-Alhucemas-Taunat	Alhucemas	Quetáma-Tidiquín	30	370345	3855874	-4,418	34,837
RIF_89	Marruecos	Taza-Alhucemas-Taunat	Alhucemas	Quetáma-Tidiquín	30	355426	3858101	-4,581	34,855
RIF_90	Marruecos	Taza-Alhucemas-Taunat	Alhucemas	Quetáma-Tidiquín	30	366415	3855075	-4,461	34,829
RIF_91	Marruecos	Taza-Alhucemas-Taunat	Alhucemas	Quetáma-Tidiquín	30	372499	3856237	-4,394	34,840
RIF_92	Marruecos	Tánger-Tetuan	Chauen	Béni Jáled	30	323055	3879105	-4,940	35,039
RIF_93	Marruecos	Tánger-Tetuan	Chauen	Béni Jáled	30	323048	3878489	-4,940	35,034
RIF_94	Marruecos	Tánger-Tetuan	Chauen	Béni Jáled	30	323930	3878653	-4,930	35,035
ANC_1	España	Castilla y León	León	Sierra de Ancares	29	693822	4741692	-6,630	42,803
WCM_1	España	Asturias	Asturias	Oviedo-Monte Naranco	30	268687	4807990	-5,856	43,389
WCM_2	España	Asturias	Asturias	Oviedo-Monte Naranco	30	267555	4807555	-5,870	43,385
WCM_3	España	Asturias	Asturias	Cañón del Teverga	29	739200	4788920	-6,055	43,215
WCM_4	España	Asturias	Asturias	Cañón del Teverga	29	739300	4787500	-6,055	43,202
CPORT_1	Portugal	Beira Litoral	Beira Litoral	Sierra Estrela-Açor	29	589555	4459555	-7,947	40,282

CÓDIGO POBLACIÓN	PAIS	CCAA	PROVINCIA	UBICACIÓN GEOGRÁFICA	HUSO	UTM X	UTM Y	LONGITUD	LATITUD
CPORT_2	Portugal	Beira Litoral	Beira Litoral	Sierra de Louça	29	571555	4440555	-8,160	40,112
CPORT_3	Portugal	Beira Baixa	Beira Baixa	Sierra Estrela-Açor	29	597555	4445555	-7,855	40,155
CPORT_4	Portugal	Beira Baixa	Beira Baixa	Sierra de Alvelos	29	602493	4429688	-7,799	40,011
CPORT_5	Portugal	Beira Litoral	Beira Litoral	Sierra de Louça	29	570555	4441555	-8,172	40,121
CPORT_6	Portugal	Beira Litoral	Beira Litoral	Sierra de Louça	29	567555	4435555	-8,208	40,068
CPORT_7	Portugal	Beira Litoral	Beira Litoral	Sierra Estrela-Açor	29	590555	4452555	-7,936	40,219
CPORT_8	Portugal	Beira Alta	Beira Alta	Sierra Estrela-Açor	29	605555	4470555	-7,757	40,379
CPORT_9	Portugal	Beira Litoral	Beira Litoral	Sierra Estrela-Açor	29	592555	4452555	-7,912	40,218
CPORT_10	Portugal	Beira Baixa	Beira Baixa	Sierra de Alvelos	29	588555	4422555	-7,963	39,948
CPORT_11	Portugal	Beira Alta	Beira Alta	Sierra Estrela-Açor	29	609555	4471555	-7,709	40,387
CPORT_12	Portugal	Beira Baixa	Beira Baixa	Sierra Estrela-Açor	29	594555	4449555	-7,889	40,191
CPORT_13	Portugal	Beira Alta	Beira Alta	Sierra Estrela-Açor	29	608555	4460555	-7,723	40,288
CPORT_14	Portugal	Beira Alta	Beira Alta	Sierra Estrela-Açor	29	606555	4458555	-7,747	40,271
CPORT_15	Portugal	Beira Litoral	Beira Litoral	Sierra Estrela-Açor	29	585555	4454555	-7,994	40,237
CPORT_16	Portugal	Beira Baixa	Beira Baixa	Sierra Vermelha	29	583555	4422555	-8,022	39,949
CPORT_17	Portugal	Beira Litoral	Beira Litoral	Sierra de Louça	29	572555	4440555	-8,149	40,112
CPORT_18	Portugal	Beira Litoral	Beira Litoral	Sierra de Louça	29	573555	4437555	-8,137	40,085
CPORT_19	Portugal	Beira Baixa	Beira Baixa	Sierra Estrela-Açor	29	591555	4435555	-7,926	40,065
CPORT_20	Portugal	Beira Baixa	Beira Baixa	Sierra Estrela-Açor	29	590555	4448555	-7,936	40,182
CPORT_21	Portugal	Beira Alta	Beira Alta	Sierra Estrela-Açor	29	603555	4462555	-7,781	40,307
CPORT_22	Portugal	Beira Alta	Beira Alta	Sierra Estrela-Açor	29	601555	4461555	-7,805	40,298
CPORT_23	Portugal	Beira Litoral	Beira Litoral	Sierra de Louça	29	573555	4442555	-8,137	40,130
CPORT_24	Portugal	Beira Baixa	Beira Baixa	Sierra Estrela-Açor	29	599555	4454555	-7,830	40,236
CPORT_25	Portugal	Beira Baixa	Beira Baixa	Sierra Estrela-Açor	29	602555	4455555	-7,794	40,244
CPORT_26	Portugal	Beira Alta	Beira Alta	Sierra Estrela-Açor	29	601555	4456555	-7,806	40,253
CPORT_27	Portugal	Beira Baixa	Beira Baixa	Sierra Estrela-Açor	29	587555	4434555	-7,973	40,057
CPORT_28	Portugal	Beira Alta	Beira Alta	Sierra Estrela-Açor	29	608555	4470555	-7,721	40,379
CPORT_29	Portugal	Beira Baixa	Beira Baixa	Sierra Estrela-Açor	29	597555	4448555	-7,854	40,182
CPORT_30	Portugal	Beira Litoral	Beira Litoral	Sierra Estrela-Açor	29	583555	4444555	-8,019	40,147
CPORT_31	Portugal	Beira Litoral	Beira Litoral	Sierra Estrela-Açor	29	585555	4443555	-7,996	40,138
CPORT_32	Portugal	Beira Baixa	Beira Baixa	Sierra Estrela-Açor	29	590555	4446555	-7,937	40,164
CPORT_33	Portugal	Beira Baixa	Beira Baixa	Sierra Estrela-Açor	29	592555	4433555	-7,915	40,047
CPORT_34	Portugal	Beira Baixa	Beira Baixa	Sierra Estrela-Açor	29	591555	4432555	-7,927	40,038
CPORT_35	Portugal	Beira Baixa	Beira Baixa	Sierra Estrela-Açor	29	589555	4433555	-7,950	40,047
CPORT_36	Portugal	Beira Alta	Beira Alta	Sierra Estrela-Açor	29	607555	4463555	-7,734	40,316
DEM_1	España	La Rioja	Logroño	La Demanda	30	504555	4668555	-2,945	42,169
GATA_1	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de Gata	29	693555	4452555	-6,726	40,201
GEXUMI_1	España	Galicia	Orense	Xurés	29	573555	4631555	-8,114	41,832
GEXUMI_2	Portugal	Minho	Minho	Gerês	29	570555	4627555	-8,151	41,797
GEXUMI_3	España	Galicia	Orense	Xurés	29	570555	4630555	-8,150	41,824
GEXUMI_4	España	Galicia	Pontevedra	Río Miño	29	566555	4672555	-8,194	42,202
GEXUMI_5	Portugal	Minho	Minho	Gerês	29	570555	4622555	-8,151	41,752
GEXUMI_6	Portugal	Minho	Minho	Gerês	29	570555	4628555	-8,151	41,806
GEXUMI_7	España	Galicia	Orense	Río Arnoia - río Miño	29	572555	4675555	-8,121	42,229
GEXUMI_8	Portugal	Minho	Minho	Gerês	29	568555	4632555	-8,174	41,842
GEXUMI_9	España	Galicia	Orense	Xurés	29	573555	4632555	-8,114	41,841
GEXUMI_10	Portugal	Minho	Minho	Gerês	29	570555	4623555	-8,151	41,761
GEXUMI_11	Portugal	Minho	Minho	Gerês	29	569944	4618265	-8,159	41,713
GEXUMI_12	Portugal	Minho	Minho	Gerês	29	572555	4628555	-8,127	41,806
GRED_1	España	Castilla y León	Avila	Gredos	30	321555	4459555	-5,099	40,267
GRED_2	España	Castilla y León	Avila	Gredos	30	310555	4452555	-5,226	40,202

CÓDIGO POBLACIÓN	PAIS	CCAA	PROVINCIA	UBICACIÓN GEOGRÁFICA	HUSO	UTM X	UTM Y	LONGITUD	LATITUD
GRED_3	España	Castilla y León	Avila	Gredos	30	317555	4449555	-5,143	40,177
GRED_4	España	Castilla y León	Avila	Gredos	30	323555	4459555	-5,075	40,268
GRED_5	España	Castilla y León	Avila	Gredos	30	321555	4452555	-5,097	40,204
GRED_6	España	Castilla y León	Avila	Gredos	30	313555	4449555	-5,190	40,176
TOLM_1	España	Castilla la Mancha	Ciudad Real	Montes de Toledo	30	370115	4366233	-4,509	39,436
TOLM_2	España	Castilla la Mancha	Toledo	Sierra Sevilleja	30	334038	4387038	-4,933	39,617
TOLM_3	España	Castilla la Mancha	Ciudad Real	Montes de Toledo	30	368893	4364925	-4,523	39,424
TOLM_4	España	Castilla la Mancha	Toledo	Sierra Sevilleja	30	338463	4388034	-4,882	39,627
TOLM_5	España	Castilla la Mancha	Toledo	Sierra Sevilleja	30	337255	4382831	-4,895	39,580
WBM_1	España	País Vasco	Alava	Montes Vascos	30	510555	4762555	-2,870	43,016
WBM_2	España	Castilla y León	Burgos	Sierra de Ordunte	30	475031	4778968	-3,307	43,163
WBM_3	España	País Vasco	Vizcaya	Montes Vascos	30	521555	4781555	-2,735	43,186
WBM_4	España	Cantabria	Cantabria	Cantabria oriental	30	456954	4799340	-3,531	43,346
WBM_5	España	Cantabria	Cantabria	Cantabria oriental	30	465519	4793146	-3,425	43,290
WBM_6	España	País Vasco	Vizcaya	Montes Vascos	30	469000	4791000	-3,382	43,271
WBM_7	España	Castilla y León	Burgos	Montes Vascos	30	480259	4776382	-3,243	43,140
EBM_1	España	País Vasco	Guipuzcoa	Montes Vascos	30	566555	4772555	-2,182	43,103
EBM_2	España	País Vasco	Donostia	Montes Vascos	30	585457	4788342	-1,947	43,243
EBM_3	Francia	Pyrénées Atlantiques	Lapurdi	Francia	30	631555	4774555	-1,383	43,112
EBM_4	España	Navarra	Navarra	Navarra	30	629555	4790555	-1,404	43,257
EBM_5	España	Navarra	Navarra	Navarra	30	601555	4774555	-1,752	43,117
EBM_6	España	Navarra	Navarra	Navarra	30	612555	4779555	-1,616	43,160
EBM_7	España	Navarra	Navarra	Navarra	30	609555	4780555	-1,652	43,170
EBM_8	España	Navarra	Navarra	Navarra	30	630555	4790555	-1,392	43,256
MG_1	España	Cataluña	Gerona	Montseny-Les Guilleries	31	465555	4632555	2,585	41,844
MG_2	España	Cataluña	Gerona	Les Gulleries	31	463555	4642555	2,560	41,934
MG_3	España	Cataluña	Gerona	Les Gulleries	31	461555	4642555	2,536	41,934
MG_4	España	Cataluña	Barcelona	Tavertet	31	460400	4649300	2,522	41,995
MG_5	España	Cataluña	Gerona	Montseny	31	458555	4625555	2,501	41,781
MG_6	España	Cataluña	Barcelona	Montseny	31	440555	4623555	2,285	41,762
MG_7	España	Cataluña	Barcelona	Montseny	31	450555	4626555	2,405	41,789
MG_8	España	Cataluña	Gerona	Montseny	31	457555	4632555	2,489	41,844
MG_9	España	Cataluña	Barcelona	Montseny	31	444555	4627555	2,333	41,798
MG_10	España	Cataluña	Gerona	Montseny	31	455555	4630555	2,465	41,826
MG_11	España	Cataluña	Barcelona	Montseny	31	450555	4625555	2,405	41,780
MG_12	España	Cataluña	Gerona	Montseny	31	446470	4631130	2,355	41,830
CPY_1	Francia	Aquitaine	Pyrénées-Atlantiques	Pirineo Oriental	30	707700	4756200	-0,455	42,930
VILL_1	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	292188	4377219	-5,418	39,519
VILL_2	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	301793	4384146	-5,308	39,584
VILL_3	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	291528	4378323	-5,426	39,529
VILL_4	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	292968	4367423	-5,405	39,431
VILL_5	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	290929	4372069	-5,431	39,473
VILL_6	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	294457	4396724	-5,397	39,696
VILL_7	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	280616	4393404	-5,557	39,662
VILL_8	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	290933	4386400	-5,435	39,602
VILL_9	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	280438	4390488	-5,559	39,636
VILL_10	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	300367	4390357	-5,326	39,640
VILL_11	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	274489	4396590	-5,630	39,689
VILL_12	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	299853	4387308	-5,331	39,612
VILL_13	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	286494	4384739	-5,486	39,586
VILL_14	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	293193	4381693	-5,407	39,560

CÓDIGO POBLACIÓN	PAIS	CCAA	PROVINCIA	UBICACIÓN GEOGRÁFICA	HUSO	UTM X	UTM Y	LONGITUD	LATITUD
VILL_15	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	295371	4369024	-5,378	39,446
VILL_16	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	293517	4381418	-5,403	39,558
VILL_17	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	294180	4380731	-5,395	39,552
VILL_18	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	296546	4368093	-5,364	39,438
VILL_19	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	295400	4368756	-5,378	39,444
VILL_20	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	291890	4373353	-5,420	39,485
VILL_21	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	296410	4370383	-5,366	39,459
VILL_22	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	299471	4361257	-5,328	39,378
VILL_23	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	282173	4388000	-5,537	39,614
VILL_24	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	297351	4367959	-5,355	39,437
VILL_25	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	295823	4367626	-5,372	39,434
VILL_26	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	295846	4389107	-5,379	39,627
VILL_27	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	294954	4381737	-5,387	39,561
VILL_28	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	280599	4395170	-5,558	39,678
VILL_29	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	306300	4379694	-5,254	39,545
VILL_30	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	289571	4372197	-5,446	39,474
VILL_31	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	284757	4381002	-5,505	39,552
VILL_32	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	286034	4378265	-5,489	39,527
VILL_33	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	297515	4387442	-5,359	39,613
VILL_34	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	298571	4391952	-5,348	39,654
VILL_35	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	300145	4384723	-5,327	39,589
VILL_36	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	302115	4389070	-5,306	39,629
VILL_37	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	295937	4376132	-5,374	39,511
VILL_38	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	295387	4385717	-5,383	39,597
VILL_39	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	303649	4382968	-5,286	39,574
VILL_40	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	287848	4385697	-5,471	39,595
VILL_41	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	285064	4398039	-5,507	39,705
VILL_42	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	306331	4385609	-5,256	39,598
VILL_43	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	299753	4392232	-5,334	39,656
VILL_44	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	294235	4368571	-5,391	39,442
VILL_45	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	296842	4368752	-5,361	39,444
VILL_46	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	294107	4373330	-5,394	39,485
VILL_47	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	288812	4386676	-5,460	39,604
VILL_48	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	290702	4382709	-5,437	39,569
VILL_49	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	291763	4379582	-5,423	39,541
VILL_50	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	290955	4384438	-5,434	39,584
VILL_51	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	293276	4370680	-5,403	39,461
VILL_52	España	Extremadura	Cáceres	Sierra de las Villuercas	30	303790	4381448	-5,284	39,560
FLOR_1	Portugal	Azores	Azores	Lajes das Flores	25	654638	4362496	-31,204	39,398
PICO_1	Portugal	Azores	Azores	Caveiro-Montanha Pico	26	388751	4259724	-28,275	38,479
PICO_2	Portugal	Azores	Azores	Caveiro-Montanha Pico	26	393970	4256686	-28,215	38,452
S.MIG_1	Portugal	Azores	Azores	Serra da Tronqueira	26	658241	4184309	-25,203	37,792
S.MIG_2	Portugal	Azores	Azores	Serra da Tronqueira	26	655707	4183913	-25,232	37,789
TERC_1	Portugal	Azores	Azores	Serra do Cume	26	483043	4290248	-27,195	38,761
TERC_2	Portugal	Azores	Azores	Serra de Santa Bárbara	26	472849	4290675	-27,313	38,764
TERC_3	Portugal	Azores	Azores	Serra de Santa Bárbara	26	473317	4289837	-27,307	38,757
TERC_4	Portugal	Azores	Azores	Serra de Santa Bárbara	26	472732	4290149	-27,314	38,760
TERC_5	Portugal	Azores	Azores	Serra de Santa Bárbara	26	474364	4289012	-27,295	38,749
TERC_6	Portugal	Azores	Azores	Serra de Santa Bárbara	26	473941	4289081	-27,300	38,750
TERC_7	Portugal	Azores	Azores	Serra de Santa Bárbara	26	473336	4290818	-27,307	38,766
GOM_1	España	Canarias	Santa Cruz de Tenerife	Garajonay	28	280500	3111500	-17,234	28,111

CÓDIGO POBLACIÓN	PAIS	CCAA	PROVINCIA	UBICACIÓN GEOGRÁFICA	HUSO	UTM X	UTM Y	LONGITUD	LATITUD
GOM_2	España	Canarias	Santa Cruz de Tenerife	Garajonay	28	274440	3116511	-17,297	28,155
G.CAN_1	España	Canarias	Las Palmas	Norte de Gran Canaria	28	441600	3103500	-15,594	28,056
G.CAN_2	España	Canarias	Las Palmas	Norte de Gran Canaria	28	440500	3107500	-15,606	28,092
G.CAN_3	España	Canarias	Las Palmas	Norte de Gran Canaria	28	441600	3103500	-15,594	28,056
PALMA_1	España	Canarias	Santa Cruz de Tenerife	Norte de la Palma	28	228600	3185500	-17,780	28,768
PALMA_2	España	Canarias	Santa Cruz de Tenerife	Norte de la Palma	28	220898	3189097	-17,859	28,799
PALMA_3	España	Canarias	Santa Cruz de Tenerife	Norte de la Palma	28	227614	3184456	-17,790	28,759
PALMA_4	España	Canarias	Santa Cruz de Tenerife	Norte de la Palma	28	222872	3191229	-17,840	28,819
TEN_1	España	Canarias	Santa Cruz de Tenerife	Anaga	28	384500	3159500	-16,181	28,557
TEN_2	España	Canarias	Santa Cruz de Tenerife	Anaga	28	375500	3157500	-16,273	28,538
MAD_1	Portugal	Madeira	Madeira	Santana	28	322500	3623500	-16,894	32,735
MAD_2	Portugal	Madeira	Madeira	Santana	28	322500	3624500	-16,895	32,744
MAD_3	Portugal	Madeira	Madeira	Machico	28	326500	3624500	-16,852	32,745
MAD_4	Portugal	Madeira	Madeira	Santana	28	323500	3624500	-16,884	32,744

ANEXO 3.3: Características físicas y demográficas de las poblaciones de *Prunus lusitanica*.

CÓDIGO POBLACIÓN	ALTURA MAX	ALTURA MIN	ALTURA MEDIA	INTERVALO ALTITUD	DISTANCIA MAR	IR SEXUAL	Nº ADULTOS
RIF_1	1390	1330	1360	60	26,2	0,08	72
RIF_2	1280	1260	1270	20	26,9	(-)	6
RIF_3	1680	1625	1652,5	55	25,5	0,08	26
RIF_4	1500	1450	1475	50	24,7	(-)	4
RIF_5	1950	1620	1785	330	35,6	(-)	500
RIF_6	1660	1410	1535	250	25,7	0,10	807
RIF_7	1330	975	1152,5	355	21,2	0,02	65
RIF_8	1670	1630	1650	40	25,3	0,07	29
RIF_9	1540	1260	1400	280	26,7	0,08	1102
RIF_10	1305	1305	1305	0	33,4	(-)	1
RIF_11	1350	1130	1240	220	37,7	0,05	417
RIF_12	1620	1450	1535	170	42,9	0,00	32
RIF_13	1085	995	1040	90	37,1	0,00	13
RIF_14	925	915	920	10	36,9	(-)	7
RIF_15	1680	1200	1440	1675	25,4	0,08	710
RIF_16	1600	1570	1585	30	25,3	0,00	20
RIF_17	1380	1330	1355	50	33,4	0,00	25
RIF_18	1445	1350	1397,5	95	30,9	0,03	77
RIF_19	1450	1280	1365	170	39,3	0,00	37
RIF_20	1850	1470	1660	380	34,6	0,20	882
RIF_21	1235	830	1032,5	405	38,2	0,05	1069
RIF_22	1805	1540	1672,5	265	25,2	0,00	967
RIF_23	1750	1550	1650	200	27,5	0,00	76
RIF_24	1530	1220	1375	310	42,2	0,01	549
RIF_25	1480	1270	1375	210	43,0	0,09	199
RIF_26	1800	1370	1585	430	36,4	(-)	150
RIF_27	1820	1600	1710	220	36,7	(-)	250
RIF_28	1310	790	1050	520	38,5	0,02	2880
RIF_29	1100	860	980	240	38,4	0,02	396
RIF_30	1670	1650	1660	20	34,7	0,00	15
RIF_31	1310	995	1152,5	315	41,3	0,04	332
RIF_32	1950	1510	1730	440	34,0	0,16	318
RIF_33	1620	1330	1475	290	26,9	0,00	515
RIF_34	1240	900	1070	340	38,0	0,01	1519
RIF_35	1780	1280	1530	500	37,1	(-)	700
RIF_36	1700	1600	1650	100	37,3	(-)	100
RIF_37	1200	1030	1115	170	44,7	0,00	78
RIF_38	1460	1220	1340	240	42,6	0,03	326
RIF_39	1260	1010	1135	250	37,8	0,02	481
RIF_40	1550	1220	1385	330	26,5	0,00	266
RIF_41	1720	1180	1450	540	26,0	0,01	768
RIF_42	1300	1170	1235	130	38,8	(-)	8
RIF_43	1700	1250	1475	450	37,7	(-)	225
RIF_44	1610	1350	1480	260	28,4	0,01	519
RIF_45	1550	1470	1510	80	28,3	0,05	38
RIF_46	1420	1280	1350	140	42,4	0,02	51
RIF_47	1760	1590	1675	170	36,0	(-)	150
RIF_48	880	860	870	20	38,3	(-)	7
RIF_49	1340	790	1065	550	39,0	0,10	2310
RIF_50	1650	1270	1460	380	27,8	0,01	521
RIF_51	1480	1330	1405	150	42,1	0,00	94
RIF_52	1580	1400	1490	180	28,9	0,02	174
RIF_53	1460	1400	1430	60	33,0	(-)	8
RIF_54	1760	1560	1660	200	34,5	(-)	200
RIF_55	1680	1490	1585	190	34,2	(-)	75
RIF_56	1740	1630	1685	110	34,1	(-)	125
RIF_57	1540	1180	1360	360	42,5	0,05	205
RIF_58	1590	1550	1570	40	26,6	(-)	4
RIF_59	1220	1150	1185	70	39,8	0,00	15
RIF_60	1620	1590	1605	30	24,4	0,10	40

CÓDIGO POBLACIÓN	ALTURA MAX	ALTURA MIN	ALTURA MEDIA	INTERVALO ALTITUD	DISTANCIA MAR	IR SEXUAL	Nº ADULTOS
RIF_61	1570	1550	1560	20	23,8	0,00	28
RIF_62	800	600	700	200	27,1	0,36	208
RIF_63	1680	1440	1560	240	34,8	0,04	166
RIF_64	1380	1280	1330	100	25,5	0,00	15
RIF_65	1420	1270	1345	150	42,6	0,08	143
RIF_66	1530	1220	1375	310	42,5	0,00	974
RIF_67	1410	810	1110	600	38,6	0,07	2138
RIF_68	1440	1320	1380	120	48,3	0,00	65
RIF_69	1440	1330	1385	110	33,8	0,11	18
RIF_70	960	890	925	70	19,9	0,07	14
RIF_71	1560	1310	1435	250	26,3	0,01	765
RIF_72	1520	1350	1435	170	26,3	0,01	2860
RIF_73	1770	1320	1545	450	25,8	0,01	182
RIF_74	1450	1220	1335	230	24,3	0,01	86
RIF_75	1490	1480	1485	10	23,8	(-)	4
RIF_76	1210	1210	1210	0	37,2	(-)	1
RIF_77	1250	1190	1220	60	40,3	0,00	17
RIF_78	1280	1240	1260	40	37,2	(-)	8
RIF_79	870	800	835	70	19,4	0,08	38
RIF_80	1230	990	1110	240	26,2	0,46	412
RIF_81	1510	1120	1315	390	27,5	0,01	1899
RIF_82	1005	760	882,5	245	24,8	0,01	855
RIF_83	940	840	890	100	24,5	0,00	27
RIF_84	1450	1320	1385	130	33,2	0,01	163
RIF_85	1300	1290	1295	10	32,3	0,00	15
RIF_86	1690	1460	1575	230	34,4	(-)	50
RIF_87	1140	1010	1075	130	37,2	0,23	43
RIF_88	1340	1140	1240	200	31,8	0,18	22
RIF_89	1480	1330	1405	150	33,6	0,06	306
RIF_90	1540	1350	1445	190	33,4	0,03	62
RIF_91	1300	1270	1285	30	31,2	(-)	3
RIF_92	1300	1180	1240	120	25,6	0,00	106
RIF_93	1370	1340	1355	30	26,1	0,00	26
RIF_94	1420	1270	1345	150	25,5	0,00	53
ANC_1	775	705	740	70	77,1	0,43	478
WCM_1	487	465	476	22	22,3	(-)	4
WCM_2	420	420	420	0	22,5	(-)	4
WCM_3	400	300	350	100	37,3	(-)	5
WCM_4	420	420	420	0	38,6	(-)	4
CPORT_1	240	240	240	0	78,5	(-)	1
CPORT_2	880	480	680	400	62,5	0,28	442
CPORT_3	740	740	740	0	93,1	(-)	10
CPORT_4	491	420	455,5	71	99,2	0,45	64
CPORT_5	650	550	600	100	61,3	1,21	43
CPORT_6	700	700	700	0	57,9	(-)	4
CPORT_7	580	380	480	200	83,3	(-)	32
CPORT_8	380	380	380	0	89,9	(-)	1
CPORT_9	750	500	625	250	85,1	1,04	10114
CPORT_10	870	670	770	200	83,9	0,65	387
CPORT_11	540	540	540	0	93,9	(-)	1
CPORT_12	800	750	775	50	88,6	(-)	10
CPORT_13	390	380	385	10	97,0	(-)	15
CPORT_14	720	390	555	330	95,8	(-)	94
CPORT_15	330	330	330	0	77,7	(-)	1
CPORT_16	350	300	325	50	78,2	1,10	241
CPORT_17	780	625	702,5	155	63,6	(-)	56
CPORT_18	830	830	830	0	64,9	(-)	7
CPORT_19	520	430	475	90	86,0	(-)	37
CPORT_20	820	430	625	390	85,1	(-)	144
CPORT_21	280	280	280	0	91,0	(-)	5
CPORT_22	280	280	280	0	89,3	(-)	10
CPORT_23	520	380	450	140	64,8	(-)	32
CPORT_24	640	560	600	80	90,7	(-)	8

CÓDIGO POBLACIÓN	ALTURA MAX	ALTURA MIN	ALTURA MEDIA	INTERVALO ALTITUD	DISTANCIA MAR	IR SEXUAL	Nº ADULTOS
CPORT_25	650	570	610	80	93,1	(-)	27
CPORT_26	780	340	560	440	91,7	(-)	190
CPORT_27	490	410	450	80	81,4	(-)	57
CPORT_28	420	390	405	30	93,1	(-)	1
CPORT_29	850	580	715	270	92,0	0,20	1218
CPORT_30	450	300	375	150	76,6	(-)	86
CPORT_31	350	330	340	20	78,9	(-)	10
CPORT_32	700	440	570	260	84,9	(-)	1129
CPORT_33	620	415	517,5	205	87,3	1,29	227
CPORT_34	510	450	480	60	86,2	(-)	21
CPORT_35	380	380	380	0	83,8	(-)	5
CPORT_36	750	290	520	460	94,7	0,30	1197
DEM_1	1000	940	970	60	117,1	(-)	2
GATA_1	850	850	850	0	192,8	(-)	5
GEXUMI_1	780	580	680	200	59,2	1,29	17
GEXUMI_2	860	580	720	280	55,0	0,43	1897
GEXUMI_3	1071	950	1010,5	121	55,5	(-)	6
GEXUMI_4	180	140	160	40	44,1	(-)	2
GEXUMI_5	910	400	655	510	54,6	0,34	222
GEXUMI_6	730	610	670	120	55,2	0,30	44
GEXUMI_7	110	110	110	0	50,7	(-)	4
GEXUMI_8	610	560	585	50	53,5	(-)	1
GEXUMI_9	540	410	475	130	59,4	(-)	6
GEXUMI_10	950	600	775	350	54,6	0,03	359
GEXUMI_11	650	350	500	300	53,7	1,06	328
GEXUMI_12	750	750	750	0	57,6	(-)	1
GRED_1	900	900	900	0	318,8	(-)	1
GRED_2	750	630	690	120	327,0	0,14	79
GRED_3	500	410	455	90	328,4	0,17	131
GRED_4	860	860	860	0	318,5	(-)	3
GRED_5	460	440	450	20	325,1	0,28	47
GRED_6	740	660	700	80	329,1	0,50	99
TOLM_1	800	680	740	120	271,4	0,08	59
TOLM_2	840	820	830	20	294,1	(-)	4
TOLM_3	780	660	720	120	270,3	0,33	87
TOLM_4	760	620	690	140	294,2	2,23	116
TOLM_5	1040	760	900	280	289,8	0,16	119
WBM_1	540	500	520	40	35,1	(-)	8
WBM_2	530	470	500	60	25,7	0,43	535
WBM_3	320	320	320	0	20,4	(-)	2
WBM_4	180	161	170,5	19	10,7	(-)	5
WBM_5	210	190	200	20	14,5	0,25	20
WBM_6	600	600	600	0	16,5	(-)	3
WBM_7	350	315	332,5	35	25,3	0,08	410
EBM_1	400	400	400	0	21,0	(-)	1
EBM_2	50	50	50	0	10,0	(-)	1
EBM_3	620	460	540	160	39,3	0,26	619
EBM_4	200	200	200	0	26,8	(-)	1
EBM_5	320	300	310	20	27,6	0,47	15
EBM_6	200	200	200	0	26,1	(-)	4
EBM_7	160	160	160	0	24,7	(-)	3
EBM_8	180	170	175	10	27,7	2,67	15
MG_1	600	550	575	50	24,4	(-)	2
MG_2	500	400	450	100	33,6	0,90	20
MG_3	680	500	590	180	34,6	0,96	25
MG_4	750	360	555	390	40,7	0,89	93
MG_5	930	590	760	340	21,5	0,20	231
MG_6	550	550	550	0	28,0	(-)	1
MG_7	920	830	875	90	25,5	1,00	13
MG_8	620	480	550	140	27,9	0,91	194
MG_9	850	850	850	0	28,8	(-)	1
MG_10	500	460	480	40	26,9	(-)	35
MG_11	820	670	745	150	24,6	1,40	55

CÓDIGO POBLACIÓN	ALTURA MAX	ALTURA MIN	ALTURA MEDIA	INTERVALO ALTITUD	DISTANCIA MAR	IR SEXUAL	Nº ADULTOS
MG_12	783	783	783	0	31,0	(-)	2
CPY_1	850	850	850	0	120,5	(-)	1
VILL_1	940	780	860	160	264,7	0,64	95
VILL_2	775	650	712,5	125	276,1	0,06	98
VILL_3	970	810	890	160	265,1	0,86	88
VILL_4	720	650	685	70	258,0	(-)	19
VILL_5	905	895	900	10	260,1	(-)	1
VILL_6	550	420	485	130	280,7	0,40	178
VILL_7	440	420	430	20	269,8	0,62	42
VILL_8	560	530	545	30	270,7	(-)	2
VILL_9	550	550	550	0	267,5	(-)	1
VILL_10	520	500	510	20	279,8	0,00	43
VILL_11	560	420	490	140	268,8	0,19	27
VILL_12	800	620	710	180	277,2	0,00	102
VILL_13	770	760	765	10	266,7	(-)	5
VILL_14	660	600	630	60	268,7	0,85	13
VILL_15	940	840	890	100	260,8	0,00	59
VILL_16	750	600	675	150	268,7	(-)	5
VILL_17	780	620	700	160	268,6	0,61	170
VILL_18	780	650	715	130	260,9	0,03	69
VILL_19	940	715	827,5	225	260,6	0,05	88
VILL_20	1020	1020	1020	0	261,7	(-)	1
VILL_21	1000	710	855	290	262,5	0,39	38
VILL_22	610	600	605	10	258,1	0,00	11
VILL_23	580	550	565	30	266,6	1,70	10
VILL_24	910	650	780	260	261,4	0,05	150
VILL_25	910	900	905	10	260,1	0,33	18
VILL_26	830	460	645	370	275,9	0,43	122
VILL_27	720	720	720	0	269,8	(-)	1
VILL_28	400	380	390	20	271,2	0,57	74
VILL_29	830	580	705	250	276,0	0,08	1607
VILL_30	770	770	770	0	259,3	(-)	1
VILL_31	530	510	520	20	262,8	0,42	31
VILL_32	650	560	605	90	261,6	0,41	123
VILL_33	910	800	855	110	275,7	0,00	28
VILL_34	520	480	500	40	279,8	0,24	106
VILL_35	920	580	750	340	275,5	0,09	1197
VILL_36	560	540	550	20	280,0	(-)	6
VILL_37	820	760	790	60	266,4	0,50	22
VILL_38	1030	620	825	410	273,1	1,85	213
VILL_39	900	615	757,5	285	276,5	0,29	776
VILL_40	965	550	757,5	415	268,3	0,01	468
VILL_41	400	400	400	0	276,0	(-)	2
VILL_42	660	660	660	0	280,3	(-)	1
VILL_43	500	480	490	20	280,7	0,55	11
VILL_44	960	620	790	340	259,7	1,85	294
VILL_45	650	610	630	40	261,6	0,00	15
VILL_46	1080	810	945	270	263,1	0,66	35
VILL_47	710	490	600	220	269,6	0,06	449
VILL_48	680	640	660	40	267,8	0,09	53
VILL_49	730	620	675	110	266,2	(-)	9
VILL_50	920	910	915	10	269,3	0,00	10
VILL_51	1370	1370	1370	0	260,6	(-)	1
VILL_52	800	800	800	0	275,5	(-)	1
FLOR_1	320	320	320	0	3,5	(-)	1
PICO_1	700	600	650	50	2,2	(-)	3
PICO_2	800	400	600	400	2,1	0,02	44
S.MIG_1	750	500	625	250	5,1	0,45	146
S.MIG_2	600	450	525	150	5,2	(-)	6
TERC_1	414	414	414	0	3,8	(-)	2
TERC_2	530	530	530	0	3,6	(-)	2
TERC_3	644	644	644	0	4,5	(-)	2
TERC_4	596	596	596	0	4,1	(-)	2

CÓDIGO POBLACIÓN	ALTURA MAX	ALTURA MIN	ALTURA MEDIA	INTERVALO ALTITUD	DISTANCIA MAR	IR SEXUAL	Nº ADULTOS
TERC_5	504	504	504	0	5,4	(-)	6
TERC_6	654	654	654	0	5,3	(-)	1
TERC_7	480	480	480	0	3,6	(-)	6
GOM_1	950	950	950	0	8,1	(-)	3
GOM_2	950	850	900	100	1,9	0,00	121
G.CAN_1	850	800	825	50	9,2	(-)	2
G.CAN_2	650	600	625	50	5,7	(-)	1
G.CAN_3	850	830	840	20	9,2	0,11	18
PALMA_1	600	450	525	150	3,6	0,00	73
PALMA_2	1100	700	900	400	3,9	0,00	16
PALMA_3	650	550	600	100	4,9	0,60	25
PALMA_4	485	485	485	0	1,7	(-)	1
TEN_1	910	600	755	310	1,3	0,10	4399
TEN_2	1020	550	785	470	2,8	0,10	25340
MAD_1	650	600	624	50	8,4	0,00	16
MAD_2	500	450	480	50	7,6	0,00	39
MAD_3	350	300	324	50	5,3	(-)	9
MAD_4	680	630	654	50	7,1	(-)	7

ANEXO 3.4: Cuadrículas UTM 10x10 y 1x1 ocupadas por las poblaciones conocidas de *P. lusitanica*.

CÓDIGO POBLACIÓN	CUADRÍCULAS UTM 10x10	CUADRÍCULAS UTM 1x1
RIF_1	30SUD09	30SUD0691
RIF_2	30SUD09	30SUD0791, 30SUD0790
RIF_3	30SUD47	30SUD4170, 30SUD4171, 30SUD4270, 30SUD4271
RIF_4	30SUD27	30SUD2578
RIF_5	30SUD65	30SUD6053, 30SUD6154, 30SUD6054
RIF_6	30SUD47, 30SUD46	30SUD4370, 30SUD4470, 30SUD4570, 30SUD4369, 30SUD4469, 30SUD4569
RIF_7	30STE91	30STE9114, 30STE9115, 30STE9116
RIF_8	30SUD47	30SUD4071, 30SUD4171
RIF_9	30SUD08, 30SUD09	30SUD0789, 30SUD0889, 30SUD0790
RIF_10	30SUD55	30SUD5059
RIF_11	30STE70	30STE7803, 30STE7903
RIF_12	30SUD07	30SUD0172, 30SUD0272
RIF_13	30STE70	30STE7606
RIF_14	30STE70	30STE7607
RIF_15	30SUD47	30SUD4270, 30SUD4271, 30SUD4272
RIF_16	30SUD47	30SUD4370
RIF_17	30SUD55	30SUD5259
RIF_18	30SUD56	30SUD5361, 30SUD5461
RIF_19	30SUD64	30SUD6349
RIF_20	30SUD55	30SUD5656, 30SUD5657, 30SUD5658
RIF_21	30STE80	30STE8000, 30STE8001, 30STE8101
RIF_22	30SUD47, 30SUD46	30SUD4670, 30SUD4770, 30SUD4669, 30SUD4769
RIF_23	30SUD56	30SUD5365, 30SUD5465
RIF_24	30SUD07	30SUD0173
RIF_25	30SUD07	30SUD0370, 30SUD0470
RIF_26	30SUD55	30SUD5854, 30SUD5954, 30SUD5953
RIF_27	30SUD55	30SUD5853, 30SUD5953
RIF_28	30STD89, 30STE80	30STD8099, 30STD8199, 30STE8000, 30STE8001, 30STE8002
RIF_29	30STD89	30STD8198, 30STD8199, 30STD8299
RIF_30	30SUD65	30SUD6354
RIF_31	30STD89	30STD8096
RIF_32	30SUD55	30SUD5756, 30SUD5757, 30SUD5758
RIF_33	30SUD27	30SUD2077, 30SUD2078, 30SUD2178
RIF_34	30STE70, 30STE80	30STE7901, 30STE8001, 30STE8101
RIF_35	30SUD55	30SUD5754, 30SUD5753, 30SUD5853
RIF_36	30SUD55	30SUD5753
RIF_37	30SUD64	30SUD6243, 30SUD6343
RIF_38	30SUD07	30SUD0271, 30SUD0371
RIF_39	30STE70	30STE7803, 30STE7804, 30STE7805
RIF_40	30SUD27	30SUD2079, 30SUD2179
RIF_41	30SUD27, 30SUD17, 30SUD28	30SUD2180, 30SUD2080, 30SUD2079, 30SUD2078, 30SUD1979, 30SUD1978
RIF_42	30SUD45	30SUD4654
RIF_43	30SUD55	30SUD5654, 30SUD5653, 30SUD5753, 30SUD5752
RIF_44	30SUD17	30SUD17879, 30SUD1878
RIF_45	30SUD17	30SUD1879
RIF_46	30STD97	30STD9876
RIF_47	30SUD65, 30SUD55	30SUD5953, 30SUD5954, 30SUD6054
RIF_48	30STE61	30STE6813
RIF_49	30STD89	30STD8196, 30STD8197, 30STD8198, 30STD8297, 30STD8298, 30STD8398
RIF_50	30SUD17, 30SUD18	30SUD1879, 30SUD1979, 30SUD1880
RIF_51	30STD97	30STD9678, 30STD9677
RIF_52	30SUD17	30SUD1778, 30SUD1779
RIF_53	30SUD65	30SUD6854, 30SUD6855
RIF_54	30SUD65	30SUD6454
RIF_55	30SUD65	30SUD6554
RIF_56	30SUD65	30SUD6554
RIF_57	30SUD07	30SUD0272, 30SUD0372, 30SUD0271
RIF_58	30SUD66	30SUD6064
RIF_59	30SUD64	30SUD6248, 30SUD6348
RIF_60	30SUD47	30SUD4570, 30SUD4571

CÓDIGO POBLACIÓN	CUADRÍCULAS UTM 10x10	CUADRÍCULAS UTM 1x1
RIF_61	30SUD47	30SUD4870
RIF_62	30STE42, 30STE52	30STE4927, 30STE4926, STE5027
RIF_63	30SUD55	30SUD5357, 30SUD5456, 50SUD5457
RIF_64	30SUD37	30SUD3373, 30SUD3374
RIF_65	30SUD07	30SUD0470
RIF_66	30STD97	30STD9578
RIF_67	30STE70	30STE7304, 30STE7305, 30STE7405, 30STE7406, 30STE7506, 30STE7507
RIF_68	30STD97	30STD9875, 30STD9876
RIF_69	30SUD65	30SUD6454, 30SUD6455, 30SUD6555
RIF_70	30STE91	30STE9216
RIF_71	30SUD27	30SUD2277, 30SUD2377, 30SUD2378
RIF_72	30SUD27	30SUD2378, 30SUD2377, 30SUD2477, 30SUD2476
RIF_73	30SUD27	30SUD2378, 30SUD2478, 30SUD2477
RIF_74	30SUD28	30SUD2380
RIF_75	30SUD28	30SUD2480
RIF_76	30SUD45	30SUD4656
RIF_77	30SUD64	30SUD6149
RIF_78	30SUD65	30SUD6650
RIF_79	30STE91	30STE9216, 30STE9217
RIF_80	30SUD27, 30SUD37	30SUD2972, 30SUD2973, 30SUD2974, 30SUD3073, 30SUD3074
RIF_81	30SUD27	30SUD2279, 30SUD2179, 30SUD2178, 30SUD2177, 30SUD2277
RIF_82	30SUD09	30SUD0195, 30SUD0196, 30SUD0197
RIF_83	30SUD09	30SUD0197
RIF_84	30SUD65	30SUD6655, 30SUD6654, 30SUD6755
RIF_85	30SUD55, 30SUD56	30SUD5059, 30SUD5060, 30SUD5160, 30SUD5260
RIF_86	30SUD65	30SUD6254, 30SUD6354, 30SUD6355
RIF_87	30STE70	30STE7705
RIF_88	30SUD75	30SUD7055, 30SUD7056
RIF_89	30SUD55	30SUD5258, 30SUD5358, 30SUD5458, 30SUD5558, 30SUD5658, 30SUD5758, 30SUD5457, 30SUD5557
RIF_90	30SUD65	30SUD6655, 30SUD6654
RIF_91	30SUD75	30SUD7256
RIF_92	30SUD27	30SUD2279, 30SUD2379, 30SUD2278, 30SUD2378
RIF_93	30SUD27	30SUD2278, 30SUD2378
RIF_94	30SUD27	30SUD2378, 30SUD2478
ANC_1	29TPH94	29TPH9341, 29TPH9342, 29TPH9441
WCM_1	30TTP60	30TTP6807; 30TTP6808
WCM_2	30TTP60	30TTP6707
WCM_3	29TQH38	29TQH3988
WCM_4	29TQH38	29TQH3987
CPORT_1	29TNE85	29TNE8959
CPORT_2	29TNE73, 29TNE74	29TNE7039, 29TNE7139, 29TNE7140, 29TNE7141
CPORT_3	29TNE94	29TNE9745
CPORT_4	29TPE02	29TPE0229
CPORT_5	29TNE74	29TNE7041
CPORT_6	29TNE63	29TNE6735
CPORT_7	29TNE95	29TNE9052, 29TNE9153, 29TNE9152
CPORT_8	29TPE07	29TPE0570
CPORT_9	29TNE95	29TNE9252
CPORT_10	29SNE82	29SNE8822, 29SNE8922
CPORT_11	29TPE07	29TPE0971
CPORT_12	29TNE95, 29TNE94	29TNE9449, 29TNE9450
CPORT_13	29TPE05, 29TPE06	29TPE0859, 29TPE0860
CPORT_14	29TPE05	29TPE0557, 29TPE0558, 29TPE0658, 29TPE0559, 29TPE0659
CPORT_15	29TNE85	29TNE8554
CPORT_16	29SNE82	29SNE8322, 29SNE8321, 29SNE8222
CPORT_17	29TNE73, 29TNE74	29TNE7337, 29TNE7238, 29TNE7338, 29TNE7239, 29TNE7339, 29TNT7240, 29TNE7340
CPORT_18	29TNE73	29TNE7337
CPORT_19	29TNE93	29TNE9235, 29TNE9135
CPORT_20	29TNE94, 29TNE95	29TNE9048, 29TNE9049, 29TNE9149, 29TNE9150
CPORT_21	29TPE06	29TPE0362
CPORT_22	29TPE06	29TPE0161
CPORT_23	29TNE74	29TNE7341, 29TNE7342, 29TNE7441
CPORT_24	29TPE05, 29TNE95	29TPE0054, 29TNE9954

CÓDIGO POBLACIÓN	CUADRÍCULAS UTM 10x10	CUADRÍCULAS UTM 1x1
CPORT_25	29TPE05	29TPE0155, 29TPE0255
CPORT_26	29TPE05	29TPE0259, 29TPE0258, 29TPE0257, 29TPE0157, 29TPE0256, 29TPE0156, 29TPE0056
CPORT_27	29TNE83	29TNE8734, 29TNE8834, 29TNE8934
CPORT_28	29TPE07	29TPE0870
CPORT_29	29TPE04, 29TNE94	29TPE0049, 29TNE9949, 29TNE9948, 29TNE9849, 29TNE9848, 29TNE9847, 29TNE9748, 29TNE9649, 29TNE9648, 29TNE9647, 29TNE9646, 29TNE9749, 29TNE9747
CPORT_30	29TNE84	29TNE8344, 29TNE8245
CPORT_31	29TNE84	29TNE8543, 29TNE8643
CPORT_32	29TNE94	29TNE9245, 29TNE9246, 29TNE9146, 29TNE9046, 29TNE9047, 29TNE9147
CPORT_33	29TNE93	29TNE9233, 29TNE9333, 29TNE9334, 29TNE9434, 29TNE9534, 29TNE9535, 29TNE9536, 29TNE9637, 29TNE9638, 29TNE9738
CPORT_34	29TNE93	29TNE9132, 29TNE9032
CPORT_35	29TNE83	29TNE8933
CPORT_36	29TPE16, 29TPE06	29TPE1064, 29TPE0964, 29TPE0864, 29TPE0863, 29TPE0763, 29TPE0764, 29TPE0663, 29TPE0662, 29TPE0563, 29TPE0561, 29TPE0562, 29TPE0461, 29TPE0361, 29TPE0460, 29TPE0360
DEM_1	30TWM06	30TWM0468
GATA_1	29TPE95	29TPE9352
GEXUMI_1	29TNG73	29TNG7331
GEXUMI_2	29TNG72, 29TNG62	29TNG7127, 29TNG7027, 29TNG7026, 29TNG6926, 29TNG6925, 29TNG6825, 29TNG6824, 29TNG6924
GEXUMI_3	29TNG73	29TNG7030
GEXUMI_4	29TNG67	29TNG6672
GEXUMI_5	29TNG72	29TNG7021, 29TNG7022, 29TNG7122
GEXUMI_6	29TNG72	29TNG7028, 29TNG7129
GEXUMI_7	29TNG77	29TNG7275
GEXUMI_8	29TNG63	29TNG6832
GEXUMI_9	29TNG73	29TNG7332, 29TNG7333
GEXUMI_10	29TNG72	29TNG7023, 29TNG7022, 29TNG7123, 29TNG7122
GEXUMI_11	29TNG72, 29TNG62, 29TNG71, 29TNG71	29TNG7021, 29TNG6921, 29TNG6920, 29TNG6923, 29TNG7020, 29TNG7019, 29TNG6919, 29TNG6918
GEXUMI_12	29TNG62	29TNG7228
GRED_1	30TUK25	30TUK2159
GRED_2	30TUK15	30TUK1052
GRED_3	30TUK14	30TUK1648, 30TUK1646, 30TUK1749
GRED_4	30TUK25	30TUK2359
GRED_5	30TUK25	30TUK2152
GRED_6	30TUK14, 30TUK15	30TUK1349, 30TUK1350
TOLM_1	30SUJ66, 30SUJ76	30SUJ6966, 30SUJ7066, 30SUJ7065
TOLM_2	30SUJ38	30SUJ3487
TOLM_3	30SUJ66	30SUJ6964, 30SUJ6864, 30SUJ6865, 30SUJ6965
TOLM_4	30SUJ38	30SUJ3887, 30SUJ3888, 30SUJ3889
TOLM_5	30SUJ38	30SUJ3682, 30SUJ3782, 30SUJ3783, 30SUJ3784
WBM_1	30TWN16	30TWN1062
WBM_2	30TVN77	30TVN7578
WBM_3	30TWN28	30TWN2181
WBM_4	30TVN59	30TVN5699
WBM_5	30TVN69	30TVN6593
WBM_6	30TVN69	30TVN6991
WBM_7	30TVN77, 30TVN87	30TVN7976, 30TVN8076
EBM_1	30TWN67	30TWN6672
EBM_2	30TWN88	30TWN8588
EBM_3	30TXN37	30TXN3174, 30TXN3074
EBM_4	30TXN29	30TXN2990
EBM_5	30TXN07	30TXN0174
EBM_6	30TXN17	30TXN1279
EBM_7	30TXN08	30TXN0980
EBM_8	30TXN39	30TXN3090
MG_1	31TDG63	31TDG6532
MG_2	31TDG64	31TDG6342
MG_3	31TDG64	31TDG6142
MG_4	31TDG64, 31TDG65	31TDG6049, 31TDG6149, 31TDG6150
MG_5	31TDG52	31TDG5825, 31TDG5725
MG_6	31TDG42	31TDG4023
MG_7	31TDG52	31TDG5026
MG_8	31TDG53	31TDG5632, 31TDG5732, 31TDG5633

CÓDIGO POBLACIÓN	CUADRÍCULAS UTM 10x10	CUADRÍCULAS UTM 1x1
MG_9	31TDG42	31TDG4427
MG_10	31TDG53	31TDG5530
MG_11	31TDG52	31TDG5025, 31TDG5125
MG_12	31TDG43	31TDG4631
CPY_1	30TYN05	30TYN0756
VILL_1	30STJ97	30STJ9176, 30STJ9276, 30STJ9277
VILL_2	30SUJ08	30SUJ0183, 30SUJ0184, 30SUJ0284
VILL_3	30STJ97	30STJ9177, 30STJ9178
VILL_4	30STJ96	30STJ9267, 30STJ9367
VILL_5	30STJ97	30STJ9172
VILL_6	30STJ99	30STJ9497, 30STJ9496
VILL_7	30STJ89	30STJ8093
VILL_8	30STJ98	30STJ9086
VILL_9	30STJ89	30STJ8090
VILL_10	30SUJ09	30SUJ0090, 30SUJ0091
VILL_11	30STJ79	30STJ7496, 30STJ7596, 30STJ7597
VILL_12	30STJ98, 30SUJ08	30STJ9986, 30STJ9987, 30SUJ0087, 30SUJ0088
VILL_13	30STJ88	30STJ8684
VILL_14	30STJ98	30STJ9381
VILL_15	30STJ96	30STJ9568, 30STJ9569
VILL_16	30STJ98	30STJ9381
VILL_17	30STJ98	30STJ9380, 30STJ9480
VILL_18	30STJ96	30STJ9667, 30STJ9668, 30STJ9768
VILL_19	30STJ96	30STJ9568, 30STJ9668
VILL_20	30STJ97	30STJ9173
VILL_21	30STJ96, 30STJ97	30STJ9570, 30STJ9670, 30STJ9669,
VILL_22	30STJ96	30STJ9961
VILL_23	30STJ88	30STJ8288
VILL_24	30STJ96	30STJ9767, 30STJ9768
VILL_25	30STJ96	30STJ9567
VILL_26	30STJ98, 30STJ99	30STJ9589, 30STJ9689, 30STJ9690, 30STJ9791, 30STJ9792, 30STJ9793
VILL_27	30STJ98	30STJ9481
VILL_28	30STJ89	30STJ8094, 30STJ8095
VILL_29	30SUJ07, 30SUJ08	30SUJ0678, 30SUJ0679, 30SUJ0680, 30SUJ0780, 30SUJ0579
VILL_30	30STJ87	30STJ8972
VILL_31	30STJ88	30STJ8481, 30STJ8480, 30STJ8580
VILL_32	30STJ87	30STJ8578, 30STJ8579, 30STJ8678
VILL_33	30STJ98	30STJ9787
VILL_34	30STJ99	30STJ9790, 30STJ9890, 30STJ9891, 30STJ9892
VILL_35	30SUJ08, 30STJ98	30SUJ0087, 30SUJ0186, 30SUJ0187, 30SUJ0287, 30SUJ0084, 30SUJ0085, 30SUJ0086, 30STJ9984,
VILL_36	30SUJ08	30SUJ0289, 30SUJ0288,
VILL_37	30STJ97	30STJ9575, 30STJ9576, 30STJ9675, 30STJ9676
VILL_38	30STJ98	30STJ9385, 30STJ9485, 30STJ9585, 30STJ9685, 30STJ9684, 30STJ9784
VILL_39	30SUJ08	30SUJ0282, 30SUJ0382, 30SUJ0383, 30SUJ0482, 30SUJ0483
VILL_40	30STJ88	30STJ8785, 30STJ8884, 30STJ8885, 30STJ8886
VILL_41	30STJ89	30STJ8598
VILL_42	30SUJ08	30SUJ0685
VILL_43	30STJ99, 30SUJ09	30STJ9992, 30SUJ0092
VILL_44	30STJ96	30STJ9366, 30STJ9367, 30STJ9368, 30STJ9468, 30STJ9469
VILL_45	30STJ96	30STJ9668, 30STJ9768
VILL_46	30STJ97	30STJ9373, 30STJ9374, 30STJ9375, 30STJ9473
VILL_47	30STJ98, 30STJ88	30STJ8984, 30STJ8985, 30STJ8885, 30STJ8886, 30STJ8987, 30STJ8988, 30STJ8887, 30STJ9088
VILL_48	30STJ98	30STJ9181, 30STJ9081, 30STJ9082, 30STJ9083
VILL_49	30STJ97	30STJ9179
VILL_50	30STJ98	30STJ9084
VILL_51	30STJ97	30STJ9370
VILL_52	30SUJ08	30SUJ0381
FLOR_1	25SFD56	25SFD5462
PICO_1	26SLH85	26SLH8859
PICO_2	26SLH95	26SLH9257, 26SLH9357, 26SLH9256, 26SLH9356, 26SLH9456, 26SLH9556, 26SLH9158
S.MIG_1	26SPG58	26SPG5884, 26SPG5984, 26SPG5885
S.MIG_2	26SPG58	26SPG5584, 26SPG5583
TERC_1	26SMH89	26SMH8390

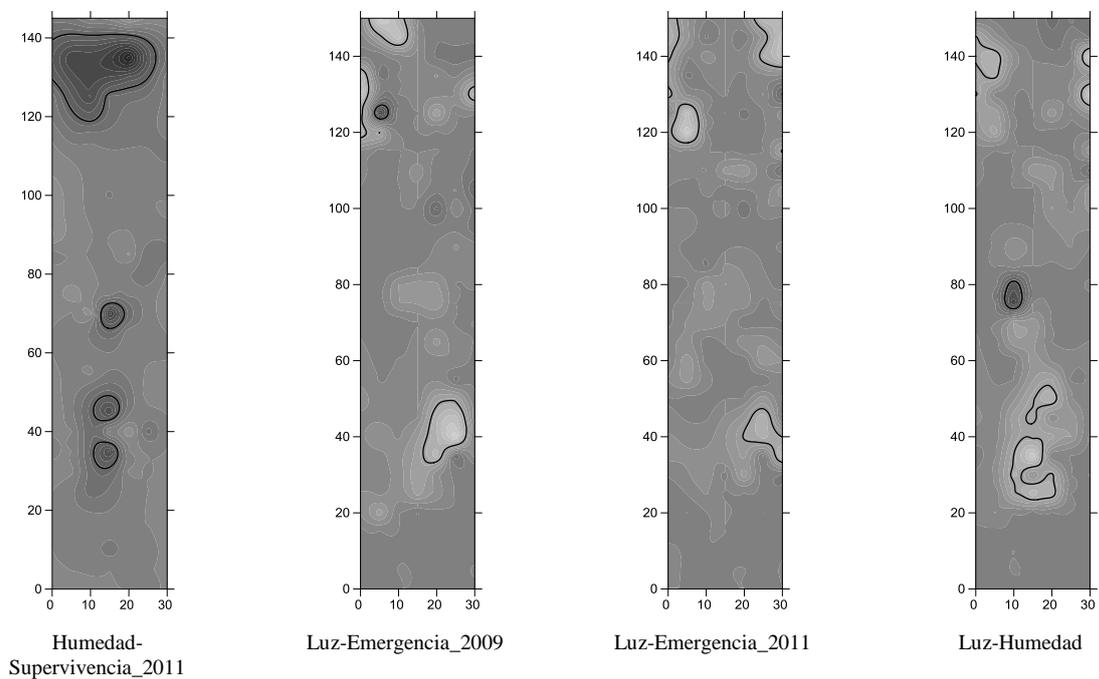
CÓDIGO POBLACIÓN	CUADRÍCULAS UTM 10x10	CUADRÍCULAS UTM 1x1
TERC_2	26SMH79	26SMH7291, 26SMH7290
TERC_3	26SMH78	26SMH7389
TERC_4	26SMH79	26SMH7290
TERC_5	26SMH78	26SMH7489
TERC_6	26SMH78	26SMH7389
TERC_7	26SMH79	26SMH7390
GOM_1	28RBS81	28RBS8011
GOM_2	28RBS71	28RBS7416
G.CAN_1	28RDS40	28RDS4103
G.CAN_2	28RDS40	28RDS4007
G.CAN_3	28RDS40	28RDS4103
PALMA_1	28RBS28	28RBS2885
PALMA_2	28RBS28	28RBS2089, 28RBS2088, 28RBS2189, 28RBS2188
PALMA_3	28RBS28	28RBS2884
PALMA_4	28RBS29	28RBS2291
TEN_1	28RSC85, 28RSC86	28RSC8358, 28RSC8359, 28RSC8458, 28RSC8459, 28RSC8559, 28RSC8560, 28RSC8659, 28RSC8660
TEN_2	28RSC75, 28RSC85	28RSC7157, 28RSC7256, 28RSC7257, 28RSC7355, 28RSC7356, 28RSC7357, 28RSC7458, 28RSC7457, 28RSC7456, 28RSC7558, 28RSC7557, 28RSC7556, 28RSC7657, 28RSC7656, 28RSC7757, 28RSC7756, 28RSC7856, 28RSC7857, 28RSC7958, 28RSC7957, 28RSC7956, 28RSC8058, 28RSC8057
MAD_1	28SCB22	28SCB2223
MAD_2	28SCB22	28SCB2224
MAD_3	28SCB22	28SCB2624
MAD_4	28SCB22	28SCB2324

ANEXO 3.5: Índices de reproducción de las poblaciones de *Prunus lusitanica*: IR_SEXUAL (reproducción sexual), IR_VEG (reproducción vegetativa total), IR_VEG.BAS (reproducción vegetativa basal) e IR_VEG.AC (reproducción vegetativa por acodo). N (número de ejemplares muestreados).

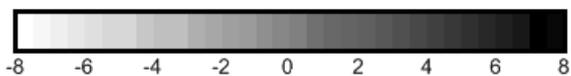
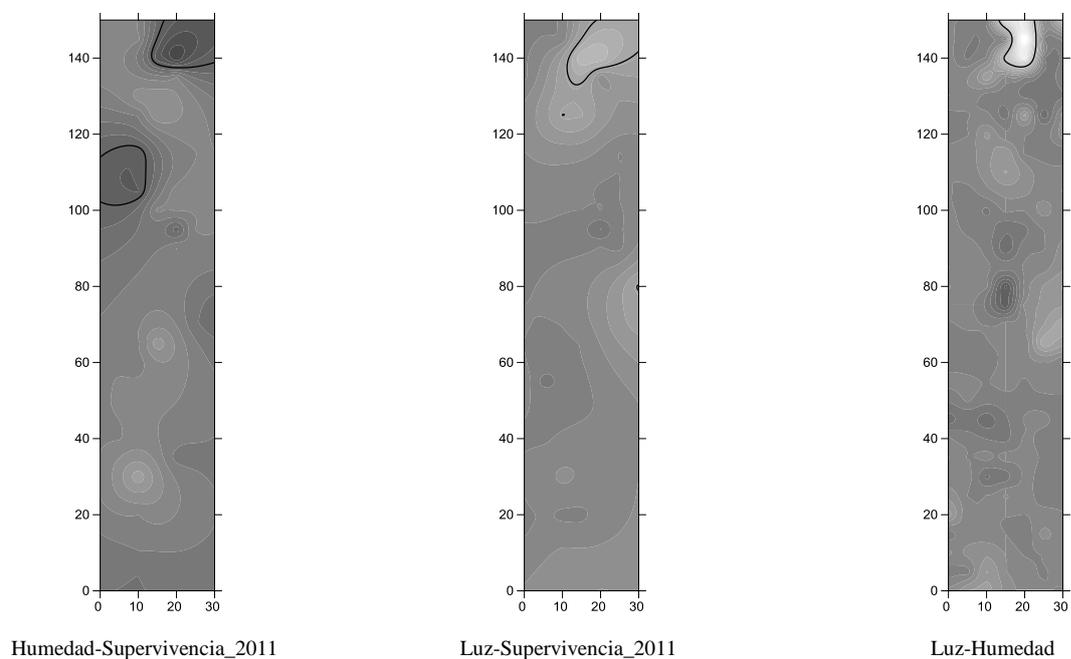
POBLACIÓN	ÁMBITO	REGION BIOGEO.	COORDENADAS	IR_SEXUAL	IR_VEG.BAS	IR_VEG.AC	IR.VEG	N
Valsendero	Óptimo	Macaronesia	28°03' N/15°35' O	0,11	7,82	1,36	9,18	11
Barranco de los Chinchos	Óptimo	Macaronesia	28°47' N/17°51' O	0,00	8,19	1,88	10,06	16
Casas de la Cumbre	Óptimo	Macaronesia	28°32' N/16°13' O	0,01	4,10	0,30	4,40	50
El Moquinal	Óptimo	Macaronesia	28°32' N/16°18' O	0,02	8,46	0,50	8,96	50
El Pijaral	Óptimo	Macaronesia	28°33' N/16°10' O	0,01	4,20	1,03	5,23	30
Ensilada	Óptimo	Macaronesia	28°32' N/16°11' O	0,01	5,97	1,17	7,13	30
Hija Cambada	Óptimo	Macaronesia	28°31' N/16°17' O	0,03	7,48	0,74	8,22	50
Montaña Chamuscada	Óptimo	Macaronesia	28°32' N/16°13' O	0,00	4,93	1,77	6,70	30
Er Ramla	Marginal	Mediterránea	35°14' N/05°24' O	0,01	6,02	1,84	7,86	50
Fuente Blanca	Marginal	Mediterránea	34°57' N/04°40' O	0,00	8,50	0,97	9,47	30
Jandak Abruc	Marginal	Mediterránea	34°59' N/05°10' O	0,01	9,40	2,13	11,53	30
Jandak Amsis	Marginal	Mediterránea	34°57' N/04°42' O	0,10	3,10	0,10	3,20	40
Jandak el Crar	Marginal	Mediterránea	35°02' N/04°57' O	0,00	6,33	0,57	6,90	30
Jandak Hadriem	Marginal	Mediterránea	34°58' N/05°09' O	0,03	7,73	1,10	8,83	30
Jandak laabdunin	Marginal	Mediterránea	35°15' N/05°26' O	0,02	4,90	1,05	5,95	40
Jandak Isulgan_1	Marginal	Mediterránea	35°02' N/04°59' O	0,01	5,90	1,97	7,87	30
Jandak Quenatar	Marginal	Mediterránea	35°02' N/04°59' O	0,01	4,80	1,13	5,93	30
Jbel Taria	Marginal	Mediterránea	34°57' N/05°08' O	0,08	7,20	1,48	8,68	50
Moulay	Marginal	Mediterránea	35°16' N/05°28' O	0,07	7,00	3,98	10,98	50
Tafaifra	Marginal	Mediterránea	35°14' N/05°25' O	0,05	4,96	4,14	9,10	50
Uad Chorfa	Marginal	Mediterránea	35°01' N/04°57' O	0,01	4,78	0,33	5,10	40
Río Fresnedelo	Marginal	Eurosiberiana	42°48' N/06°37' O	0,43	5,33	4,52	9,69	108
Barroca da Horta Velha	Marginal	Mediterránea	40°06' N/08°09' O	0,28	1,38	0,33	1,74	164
Costa do Vale de Aveleira	Marginal	Mediterránea	40°07' N/08°10' O	1,21	7,20	0,83	8,03	40
Mata de Margarça	Marginal	Mediterránea	40°13' N/07°54' O	1,04	1,00	0,00	4,89	18
Río Ceira	Marginal	Mediterránea	40°10' N/07°51' O	0,20	6,79	2,36	9,16	140
Mata de Albergaria	Marginal	Eurosiberiana	41°47' N/08°09' O	0,43	3,57	0,84	4,42	206
Río Gerês y afluentes	Marginal	Eurosiberiana	41°45' N/08°09' O	0,03	8,37	1,40	9,77	30
Garganta de Santa María	Marginal	Mediterránea	40°12' N/05°13' O	0,14	7,16	0,86	8,02	43
Río Arbillas	Marginal	Mediterránea	40°10' N/05°08' O	0,17	7,81	0,40	8,21	53
Río Arenal bajo	Marginal	Mediterránea	40°16' N/05°04' O	0,00	8,52	1,00	9,52	31
Río Muelas	Marginal	Mediterránea	40°10' N/05°11' O	0,50	8,47	1,79	10,29	93
Arroyo de las Urraleras	Marginal	Mediterránea	39°26' N/04°30' O	0,08	5,02	0,74	5,76	50
Arroyo del Robledillo	Marginal	Mediterránea	39°25' N/04°31' O	0,33	9,21	1,63	10,67	79
Barranco La Junta-Gévalo	Marginal	Mediterránea	39°37' N/04°52' O	2,23	13,80	1,45	15,45	76
Garganta de Las Lanchas	Marginal	Mediterránea	39°34' N/04°53' O	0,16	14,74	1,08	15,90	103
Arroyo del Lloral	Marginal	Eurosiberiana	43°09' N/03°18' O	0,43	6,31	1,85	8,16	119
L' Hayra, Banca	Marginal	Eurosiberiana	43°06' N/01°22' O	0,26	4,02	0,30	4,39	301
Río Ezcurra	Marginal	Eurosiberiana	43°07' N/01°45' O	0,47	2,60	1,27	3,87	15
Urrizate	Marginal	Eurosiberiana	43°15' N/01°23' O	2,67	7,67	2,00	9,67	15
Can Verbolades	Marginal	Mediterránea	41°56' N/02°32' E	0,96	1,59	0,00	1,59	22
Les Planiques	Marginal	Mediterránea	41°59' N/02°31' E	0,89	3,67	1,38	5,04	24
Sant Pere Despla	Marginal	Mediterránea	41°50' N/02°29' E	0,91	2,94	1,77	5,00	92
Arroyo de la Venta	Marginal	Mediterránea	39°35' N/05°18' O	0,06	11,14	0,57	11,71	14
Arroyo del Colmenar bajo	Marginal	Mediterránea	39°39' N/05°33' O	0,62	12,44	1,06	13,82	17
Barranco de los Loros	Marginal	Mediterránea	39°33' N/05°23' O	0,61	6,50	1,67	8,17	52
Barranco Mato Cerrado	Marginal	Mediterránea	39°26' N/05°22' O	0,05	2,44	0,08	2,53	72
Cabecer Río Guadalupejo	Marginal	Mediterránea	39°27' N/05°21' O	0,39	4,42	0,95	5,37	38
Fuente de Sancho	Marginal	Mediterránea	39°26' N/05°22' O	0,33	1,56	0,56	2,11	18
Garganta de Calabazas	Marginal	Mediterránea	39°37' N/05°22' O	0,43	2,67	1,47	4,82	17
Descuernacabras	Marginal	Mediterránea	39°40' N/05°33' O	0,57	6,27	1,12	7,40	73
Garganta de La Trucha	Marginal	Mediterránea	39°32' N/05°15' O	0,08	12,20	7,85	20,04	138
Santa Lucía bajo	Marginal	Mediterránea	39°33' N/05°30' O	0,42	5,10	1,80	7,46	13
Santa Lucía medio	Marginal	Mediterránea	39°31' N/05°29' O	0,41	7,51	1,90	9,41	39
Garganta del Mesto	Marginal	Mediterránea	39°35' N/05°19' O	0,09	6,36	1,33	7,90	124
Hoya de Guadarranque	Marginal	Mediterránea	39°34' N/05°17' O	0,29	4,60	1,19	6,55	93
Río Rucas	Marginal	Mediterránea	39°26' N/05°23' O	1,85	5,10	0,30	5,40	10
Río Viejas bajo	Marginal	Mediterránea	39°36' N/05°27' O	0,06	3,00	0,42	3,42	31
Río Viejas medio	Marginal	Mediterránea	39°34' N/05°26' O	0,09	8,60	0,90	9,50	30

ANEXO 3.6: Mapas de asociación local entre variables (SADIE).

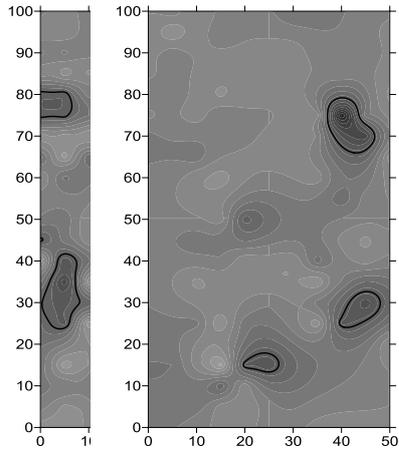
1. Parcela Mesto



2. Parcela Salóbriga



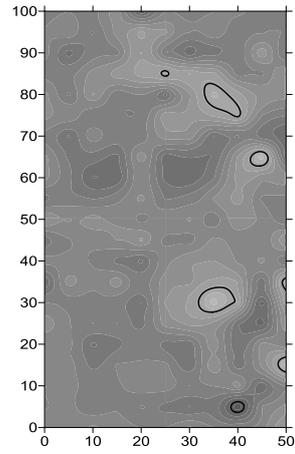
3. Parcela Cuadras



Luz-Emergencia_2009

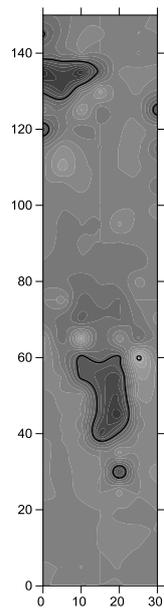
Luz-Supervivencia_2009

4. Parcela Llano

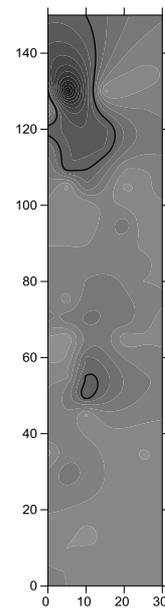


Luz-Emergencia_2009

5. Parcela Remla



Luz-Emergencia_2009



Luz-Supervivencia_2009

