

CLONALIDAD Y ENVEJECIMIENTO DE *CYTISUS SUPRANUBIUS*
(FABACEAE) EN LA ALTA MONTAÑA DE TENERIFE

JONAY CUBAS^{1*}, PETRA SUJANOVÀ¹,
JUANA MARÍA GONZÁLEZ-MANCEBO¹

¹. Plant Conservation and Biogeography Research Group. Departamento de Botánica, Ecología y Fisiología Vegetal. Universidad de La Laguna. Avda. Francisco Sánchez s/n, 38200. Apdo. 456. La Laguna, Tenerife, Islas Canarias, España. *jcubasdi@ull.edu.es

Cubas, J., P. Sujanovà & J.M. González-Mancebo (2025). Clonality and aging of *Cytisus supranubius* (Fabaceae) in the high mountains of Tenerife. *Vieraea* 48: <https://doi.org/10.31939/vieraea.2025.48.05>

ABSTRACT: The analysis of population structure is extremely important for making management decisions on threatened species, or those that could become threatened in a short period of time. This work analyses the large-scale population structure of a keystone species in the high mountain of Tenerife, *Cytisus supranubius*, which is in regression mainly due to regeneration problems caused by the European rabbit, an invasive species in the Canary Islands. Furthermore, through the comparative study of vegetative and reproductive characteristics of sexual and clonal individuals, we

estimate the role of clonality in the regeneration rate. Our results show that there are currently serious problems of ageing of the shrub population in El Teide National Park, with a very low proportion of individuals of sexual origin. Clonal individuals have fewer flowers, which increases the regeneration problem. It is shown that the ageing process affects more than 50% of the existing individuals below 2500 m of altitude, and that the proportion of juveniles (4%) is not adequate to expect a change in this trend, which emphasises the need to improve the control of European rabbits.

KEYWORDS: Clonal growth / conservation / endemic species / population structure / oceanic island.

RESUMEN: El análisis de la estructura poblacional es de extrema importancia para tomar decisiones de gestión de las especies amenazadas, o de aquellas que podrían llegar a estarlo en un corto periodo de tiempo. En este trabajo se analiza la estructura poblacional a gran escala de una especie clave en el ecosistema de cumbre de Tenerife, *Cytisus supranubius*, que se encuentra en regresión debido principalmente a problemas de regeneración causados por el conejo europeo, una especie invasora en Canarias. Además, mediante el estudio comparativo de las características vegetativas y reproductivas de individuos sexuales y clonales, se estima el papel de la clonalidad en

la tasa de regeneración. Nuestros resultados demuestran que en la actualidad hay graves problemas de envejecimiento de la población de retama en el Parque Nacional de El Teide, con una proporción muy baja de individuos de origen sexual. Los individuos clónicos tienen menor número de flores, lo que incrementa el problema de regeneración. Se demuestra que el proceso de envejecimiento afecta a más del 50% de los individuos existentes en la actualidad por debajo de 2500 m de altitud, y que la proporción de juveniles (4%) no es adecuada para esperar un cambio en esta tendencia, lo que enfatiza la necesidad de mejorar el control de conejo europeo.

PALABRAS CLAVE: Crecimiento clonal / conservación / endemismo / estructura poblacional / isla oceánica.

INTRODUCCIÓN

Una característica que distingue a las plantas de muchos animales es el crecimiento clonal (Ally *et al.*, 2010). La clonalidad es un rasgo de la historia vital de las plantas muy poco explorado, con posibles efectos sobre la demografía de las plantas (Salguero-Gómez *et al.*, 2013; Herben *et al.*, 2015; Janovský & Herben, 2020) y las comunidades de interacciones competitivas (Song *et al.*, 2002). Alrededor del 70% de todas las especies de plantas muestran capacidad de crecimiento clonal (Klimes *et al.*, 1997). Este crecimiento consiste en que un individuo (*genet*) puede producir continuamente nuevas unidades fisiológicas y demográficas (*ramets*) sin sufrir relaciones sexuales (Ally *et al.*, 2010).

Las poblaciones clonales suelen permanecer en hábitats donde las condiciones ecológicas son desfavorables para la germinación de semillas (Barret, 2015), especialmente en entornos con estrés abiótico (Cornelissen *et al.*, 2014). En estos casos, la clonalidad puede aumentar considerablemente la longevidad de la especie y garantizar la persistencia de la población durante largos periodos de tiempo (de Witte & Stöcklin, 2010). En algunos casos, el crecimiento clonal asegura la supervivencia y persistencia de la población conectada a la planta madre, que proporciona un flujo continuo de nutrientes (Stuefer *et al.*, 1996). Sin embargo, en otros casos, la planta madre muere, y las plantas clonales continúan durante algún tiempo (Gough, 2010). El crecimiento clonal puede aumentar en gran medida la resiliencia de una población de plantas y, en el caso de una especie clave, de toda la comunidad (Wesche *et al.*, 2005).

Los ecosistemas alpinos de las islas Canarias están considerados Hábitats de Interés Comunitario en Europa según la Directiva 92/43/CEE (Comisión Europea, 1992). A pesar de sus condiciones de aislamiento, dichos ecosistemas también están sometidos a diversos tipos de perturbaciones humanas directas e indirectas, como la explotación (Rodríguez-Delgado & Elena-Roselló, 2006), el cambio climático (Martín *et al.*, 2012; Bello-Rodríguez *et al.*, 2020; González-Mancebo *et al.*, 2022) y los herbívoros invasores (Cubas *et al.*, 2018; Martín-Esquivel *et al.*, 2020). La singularidad del ecosistema alpino de Tenerife ha sido reconocida desde hace tiempo y llevó a la designación de esta zona como Parque Nacional en 1954. En la isla de Tenerife, la vegetación característica de este ecosistema es un matorral alpino, con *Cytisus* (*Spartocytisus*) *supranubius* (L.f.) Kuntze como especie clave dominante (del Arco & Rodríguez-Delgado 2018). Los datos de isoenzimas han mostrado que esta especie es capaz de crecer clonalmente enraizando desde las ramas laterales (Kyncl *et al.*, 2006). En *C. supranubius*, los individuos suelen reproducirse clonalmente una vez que alcanzan los 10 metros de diámetro (Gough, 2010). Frecuentemente, la clonalidad aumenta con la elevación, resultando en

un predominio particularmente alto de plantas clonales en el ecosistema alpino (Wepppler *et al.*, 2006).

La clonalidad puede representar una ventaja para esta especie, ya que la regeneración sexual está reducida debido al elevado impacto del conejo europeo (Cubas *et al.*, 2018; Martín-Esquivel *et al.*, 2021). Otra ventaja es que la reproducción por crecimiento clonal podría ser menos sensible a las condiciones ambientales que el reclutamiento de plántulas (Kyncl *et al.*, 2006). El crecimiento clonal puede impulsar el crecimiento de la población en condiciones favorables o ayudar a amortiguar periodos desfavorables con alta mortalidad y poca reproducción generativa (Janovský & Herben, 2020). Sin embargo, la reproducción clonal prolongada a largo plazo también puede tener implicaciones para la viabilidad futura de una población (Honnay & Bossug, 2005; Honnay *et al.*, 2006), especialmente cuando la regeneración sexual se reduce o inhabilita por cualquier motivo. Además, un alto nivel de reclutamiento clonal puede influir en la variabilidad genética, influyendo así en el tamaño efectivo de la población y, por tanto, en los procesos genéticos estocásticos (Eckert, 2002). Asimismo, una elevada proporción de individuos clonales tiene potencial para interferir en la polinización, lo que puede derivar en una reducción de la cantidad y calidad de la descendencia (Charpentier, 2001).

Las plantas clonales con frecuencia no solo cambian su morfología (Sun *et al.*, 2001), sino que también pueden cambiar las tasas de producción de semillas (Wilcock & Jennings, 1999), la vitalidad de la planta (Stuefer *et al.*, 1996; Ikegami *et al.*, 2012), las tasas de mortalidad (Ikegami *et al.*, 2012) y la diversidad genética (Bengtsson 2003). La intensidad del crecimiento clonal puede cambiar con el tiempo (Tolvanen *et al.*, 2001) en función de las condiciones ambientales (Klimes, 2003; Klimešová *et al.*, 2011; Ye *et al.*, 2014; Klimešová *et al.*, 2015), pero también puede ser variable durante el ciclo de vida de la planta (Gough, 2010). En cualquier caso, la tasa de clonalidad puede utilizarse como indicador del envejecimiento de la población. En este estudio se analiza la dimensión del envejecimiento del retamar de alta montaña de la isla de Tenerife y que representa la tasa de clonalidad en la capacidad de regeneración de esta especie clave del ecosistema. Específicamente evaluamos: 1) El estado de envejecimiento de la población de *C. supranubius* a través de la proporción de individuos clonales y sexuales y el análisis de su estructura poblacional 2) La productividad vegetativa y reproductiva de las plantas de origen clonal y sexual.

MATERIAL Y MÉTODOS

- Área de estudio y especie

Este estudio se llevó a cabo en la alta montaña de Tenerife (islas Canarias), principalmente en el área del Parque Nacional del Teide (**Figura 1**). Con una superficie de 18.990 ha, el Parque Nacional del Teide alcanza una altitud de 3.715 m. El clima está determinado principalmente por la altitud y la orientación; la temperatura media anual y la precipitación media anual se sitúan en torno a $11,4 \pm 0,93^\circ\text{C}$ y $383,2 \pm 63,3$ mm entre 2.000-3.000 m. Las temperaturas mínimas medias invernales oscilan entre $1,7 \pm 0,7^\circ\text{C}$ [2.000-3.000 m., del Arco et al., 2006]. Nuestro estudio se realizó entre 1.980-2.638 m de altitud, dentro del área de vegetación arbustiva del retamar de cumbre (*Spartocytisus supranubii*, del Arco & Rodríguez-Delgado, 2018).

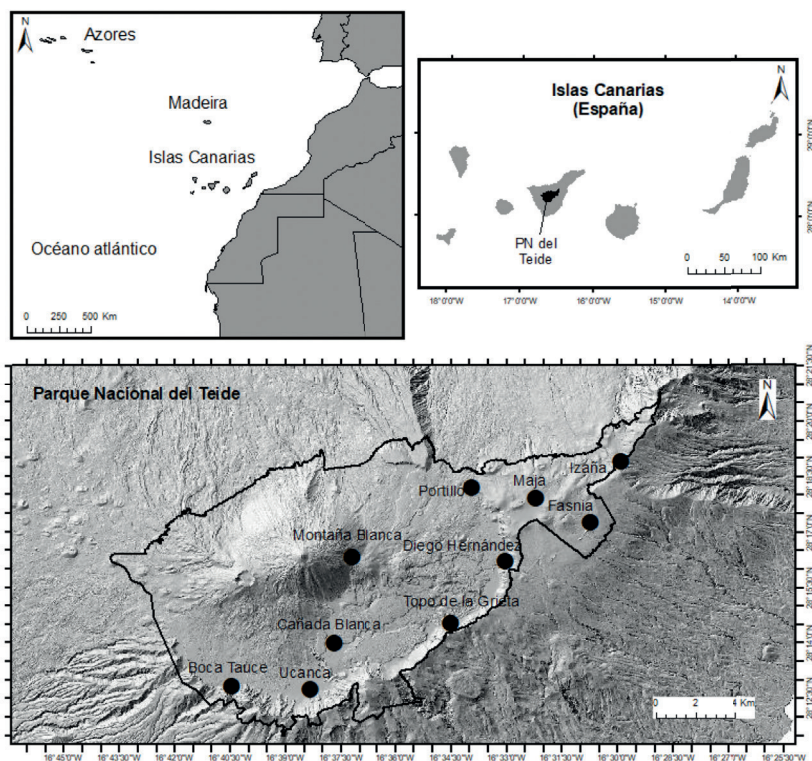


Figura 1. Localización geográfica de las islas Canarias y el Parque Nacional del Teide (arriba) y mapa de las localidades de estudio (inferior).

Cytisus supranubius es un arbusto exclusivo de Tenerife y La Palma que puede superar los 3 m de alto en condiciones óptimas. *C. supranubius* es capaz de alcanzar 6-10 m de diámetro mediante desarrollo clonal, donde los *ramets* forman grupos consolidados y permanecen conectados con la planta original durante un periodo prolongado de tiempo (Figura 2).

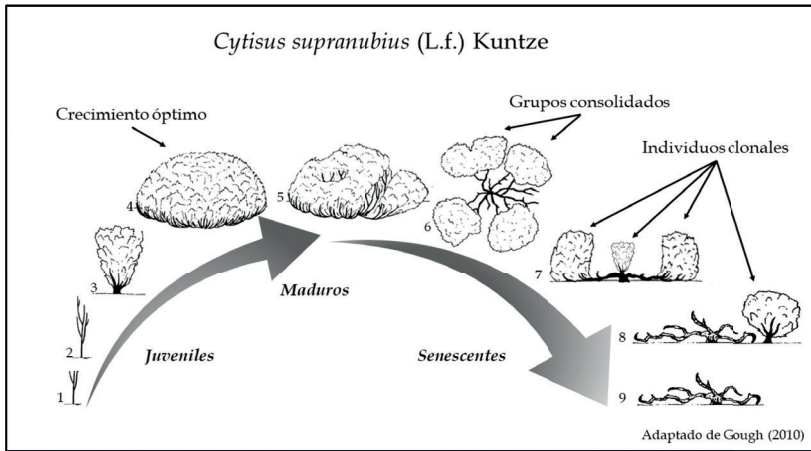


Figura 2. Representación de la ontogenia de *Cytisus supranubius* adaptada de Gough (2010), donde se clasifican diferentes estadios: Juveniles (1, 2 y 3), maduros (4, 5) y senescentes (6, 7 8).

• Método de muestreo

Se seleccionaron 10 localidades (Figura 1 inferior) a lo largo del rango de distribución de *C. supranubius* (del Arco & Rodríguez-Delgado, 2018). En cada localidad se delimitó con cuerda una parcela de 1 ha y se marcaron todos los individuos de *C. supranubius*, identificándolos como de origen sexual o clonal (Figura 2). El crecimiento de los nuevos clones ocurre frecuentemente en la zona periférica de la planta madre, pero también en la zona central (Figura 2). Los individuos clonales se reconocieron siempre por la presencia de las conexiones características con la planta madre, pero se consideraron como crecimiento individual independiente de la planta sólo cuando la planta de origen estaba muerta. Cuando las conexiones no eran evidentes en la superficie del suelo, excavamos con una azada en la base de las plantas buscando las posibles conexiones con otros individuos.

Siguiendo a Gough (2010) y Cubas *et al.*, (2018) se clasificaron todos los individuos en tres grupos: juveniles, maduros y senescentes para analizar la estructura poblacional. En este estudio los individuos muertos no fueron considerados (estadio 9).

Se utilizó una clasificación combinada considerando el tamaño y la vitalidad

de la planta (proporción de rama verde) para identificar los tres grupos (Cubas *et al.*, 2018). El primer grupo (fase juvenil) incluía individuos que alcanzaban una altura máxima de 70 cm, lo que los convertía en un blanco fácil para el ramoneo por conejo (Cubas *et al.*, 2018). Un segundo grupo (individuos maduros) incluye aquellos que superaban 70 cm de altura (fase madura) y además tenían una proporción superior al 75% de rama verde. El último grupo, individuos senescentes, corresponde a la fase de decaimiento que incluye individuos con proporción de rama verde inferior al 25% (Cubas *et al.*, 2018).

Para conocer si hay diferencias significativas en la productividad vegetativa y reproductora de plantas de origen sexual y clonal, se analizó el tamaño y la tasa de floración en seis localidades (Izaña, Maja, Portillo, Montaña Blanca, Ucanca y Boca de Tauce (**Figura 1**)), ya que la floración (año 2018) fue deficiente en cuatro de ellas (Cañada Blanca, Diego Hernández, Topo de la Grieta y Fasnía). En cada localidad se seleccionaron al azar al menos 15 individuos de origen clonal y 15 individuos de origen sexual aunque, debido nuevamente a deficiencias en la floración de ese año en algunas de ellas sólo se pudieron estudiar un máximo de 10 individuos de origen sexual. Así, en total se seleccionaron 115 individuos (53 de origen sexual (46,09%) y 62 clonales (53,91%)), en los que se midieron la altura máxima y dos diámetros perpendiculares entre sí. Para estimar la vitalidad de cada planta se estimó el porcentaje de cobertura de rama verde. Además, en cada individuo, se seleccionaron al azar 20 ramas florales terminales donde se midió su longitud (cm) y se contabilizó el número de flores. Se midieron un total de 2.300 ramas florales (1.060 ramas en individuos de origen sexual (46,08%) y 1.240 en los clonales (53,91%)). La proporción de superficie con floración en cada planta se estimó dividiendo cada individuo en cuatro secciones.

• Análisis de los datos

Comprobamos las diferencias significativas según su origen (clonal o sexual) de *C. supranubius* utilizando un análisis no paramétrico (prueba de Wilcoxon, paquete R 'vegan', Oksanen *et al.*, 2018) ya que los datos no se distribuían normalmente. Las diferencias en el número de individuos juveniles, maduros y senescentes entre grupos (clonales y sexuales) se comprobaron mediante la prueba de Wilcoxon (paquete R 'vegan', Oksanen *et al.*, 2018). Por último, también se aplicó esta prueba para analizar las diferencias en la productividad vegetativa y reproductora de plantas entre grupos (clonal y sexual).

RESULTADOS

• Envejecimiento y estructura de la población de *C. supranubius*

Se contabilizaron un total de 1.744 individuos de *C. supranubius*. De ellos, 74 eran juveniles (4,24%), 784 maduros (44,95%) y 886 senescentes (50,80%), lo que muestra un alto grado de envejecimiento de la población de retama. Las plantas clonales fueron dominantes con 1.470 individuos (84,29%) siendo el grupo dominante en la mayoría de las localidades analizadas (**Figura 3**). Sin embargo, en la localidad de Montaña Blanca existe una mayor proporción de plantas de crecimiento sexual (67,69%) (**Figura 3**).

El número de individuos fue significativamente diferente para las plantas de crecimiento clonal y sexual en cada grupo: juvenil (prueba de Wilcoxon, $W=406$; $p<0,0001$) maduro ($W=20,30$; $p<0,001$) y senescente ($W=84,28$; $p<0,0001$) (**Figura 4**). Todos los estadios fueron dominantes en el crecimiento clonal.

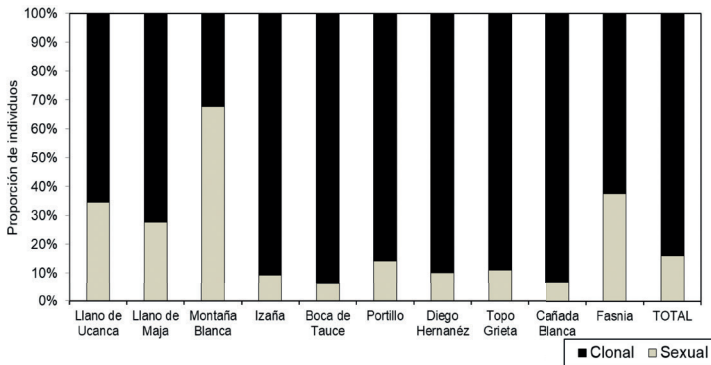


Figura 3. Proporción de plantas de crecimiento clonal y sexual de *Cytisus supranubius* en cada localidad y en el total de la zona de estudio.

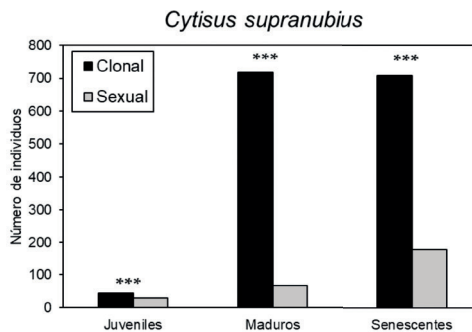


Figura 4. Estructura de la población de *Cytisus supranubius* (juvenil, madura y senescente) para cada crecimiento (clonal y sexual).

- **Productividad vegetativa y reproductiva de *C. supranubius***

No encontramos diferencias significativas en el crecimiento vegetativo (altura y diámetro entre plantas de crecimiento clonal y sexual ($p>0,05$) (**Figura 5a, b**). Con respecto a la longitud de las ramas de crecimiento clonal y sexual se obtuvieron diferencias significativas entre ambos grupos ($W=334857,5$; $p<0,0001$) (**Figura 5c**). El crecimiento sexual de las plantas de *C. supranubius* tuvo una mayor longitud de rama ($26,07\pm12,39$ cm) que los individuos clonales ($17,07\pm7,74$ cm). La vitalidad (%) de *C. supranubius* presentó diferencias significativas según su crecimiento ($W=427200$; $p<0,0001$) (Figura 5d). Encontramos mayor proporción de rama verde en las plantas sexuales ($90,46\pm14,04\%$) que en las clonales ($79,25\pm20,54\%$). El número de flores por rama también fue significativamente diferente entre ambos grupos ($W=514921,5$; $p<0,0001$) (**Figura 5e**). Se obtuvo un mayor número de flores por rama en las plantas de crecimiento sexual ($41,29\pm28,19$ flores) que en las clonales ($30,49\pm17,25$ flores). Por último, el porcentaje de floración también fue significativamente menor en las plantas clonales ($W= 694130$; $p<0,05$) (**Figura 5f**).

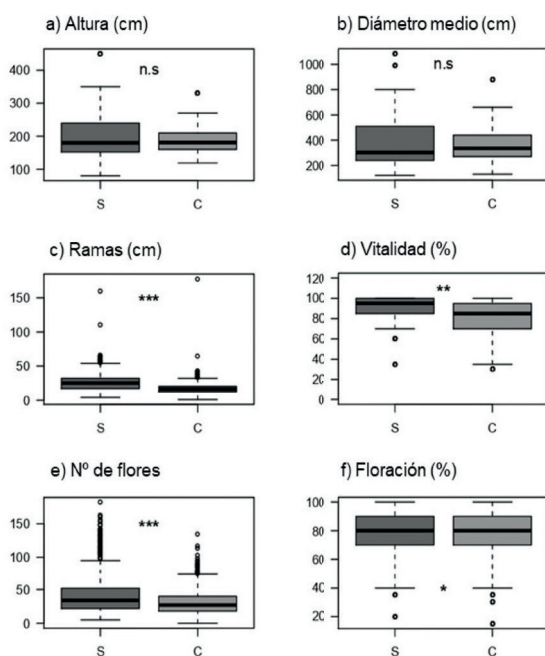


Figura 5. Características vegetativas (altura, diámetro), longitud de rama, vitalidad (c y d) y características reproductoras (nº de flores y porcentaje de floración, e-f) de los individuos de *Cytisus supranubius* según su crecimiento sexual (S) y clonal (C). Los grupos significativos se indican con asteriscos (* $p<0,05$; ** $p<0,01$; *** $p<0,0001$).

DISCUSIÓN

El estudio de la estructura poblacional de esta especie clave del ecosistema de alta montaña, *C. supranubius*, mostró un alarmante estado de senescencia, con un predominio del crecimiento de plantas clonales por debajo de los 2.500 m. Además, las plantas clonales mostraron menor vitalidad y producción de flores que las plantas de crecimiento sexual, lo que representa un incremento de los problemas de regeneración producidos por el conejo europeo. Por tanto, la persistencia en el tiempo de esta especie debido a la clonalidad no representa una clara ventaja, más bien ofrece una falsa apariencia que impide detectar en toda su intensidad el colapso poblacional que se está produciendo (Cubas *et al.*, 2022). Este estudio demuestra que este proceso de envejecimiento afecta a más del 50% de los individuos de retama existentes en la actualidad, y que no hay una proporción de individuos juveniles adecuada para esperar un cambio en esta tendencia, ya que el 45% de las plantas con vitalidad adecuada son individuos maduros, y sólo un 4% son juveniles.

Diferentes estudios han destacado el papel de la clonalidad en las interacciones bióticas (Gómez & Stuefer, 2006; Benot *et al.*, 2013; Vannier *et al.*, 2018) y en el funcionamiento de los ecosistemas (Bittebiere *et al.*, 2013; Cornelissen *et al.*, 2014). A pesar de que el crecimiento clonal puede representar una ventaja debido a que permite la expansión y permanencia de los individuos (Dong *et al.*, 2010; Herben & Klimesová, 2019), especialmente con estrés abiótico (Körner, 2003; Ye *et al.*, 2014), la reproducción vegetativa como respuesta a perturbaciones (Klimešová *et al.*, 2017; Herben *et al.*, 2018) no siempre es beneficiosa, ya que puede afectar a las interacciones bióticas de plantas con otros organismos (Bittebiere *et al.*, 2020) y a la disponibilidad de nutrientes (Cornelissen *et al.*, 2014; Zhang *et al.*, 2020).

Con respecto a *C. supranubius*, poco se sabe al respecto de las interacciones bióticas. La reducción del número de flores de las plantas de crecimiento clonal, junto con una menor vitalidad, podría afectar al éxito reproductivo de la especie (e.g. Brzyski & Culley, 2011). También, la eficacia de los polinizadores naturales podría estar reducida debido a la expansión de los individuos clonados (Charpentier, 2001), ya que esta especie es auto-incompatible (Pérez de Paz *et al.*, 2017). A esto hay que sumarle estudios previos que han concluido que la abeja doméstica (*Apis mellifera*) está produciendo efectos negativos en la tasa de regeneración de la retama del Teide (Valido *et al.*, 2014), lo que podría completar un cuadro alarmante de efectos de la clonalidad en la supervivencia de esta especie.

Es importante el conocimiento sobre la dinámica de las especies con poblaciones clonales (Sammul, 2003; Cornelissen *et al.*, 2014): la capacidad de una rama para producir nuevas ramas, el área de supervivencia desde la planta madre o el

tamaño del conjunto de clones que se originan a partir de una planta y la duración del periodo durante el cual una rama contiene un conjunto de clones que son genéticamente iguales (Bittebiere *et al.*, 2020; Wang *et al.*, 2021). El papel en los meristemos axilares y adventicios (Brutovská *et al.*, 2013), generalmente responsables del crecimiento clonal de las plantas leñosas (del Tredici, 2001), es poco conocido en *C. supranubius* (Kyncl *et al.*, 2006). Otro aspecto importante es el tipo de *ramets* producidos en *C. supranubius*. Para esta especie sólo se habían descrito previamente *ramets* marginales en plantas viejas (Gough 2010). Sin embargo, hemos detectado que esta especie produce con frecuencia *ramets* en zonas centrales, incluso en las primeras fases de senescencia, que típicamente son más vigorosos que los marginales. Estos clones centrales podrían obtener más recursos de los sistemas radicales antiguos de las plantas sexuales originales, las cuales comienzan a secarse o desaparecer de esta zona central. En este estudio no se ha distinguido *ramets* centrales y marginales, lo que nos ha impedido valorar la eficacia reproductora de estos clones centrales respecto a los marginales. Así, el patrón de clonación es mucho más complejo de lo que se ha publicado hasta ahora, por lo que sería aconsejable realizar estudios detallados que permitan conocer las repercusiones sobre el desarrollo y viabilidad de la población de *C. supranubius*. Además, podría haber efectos en la heterogeneidad espacial de la distribución de materia orgánica, que afectarían al enriquecimiento en nutrientes y las funciones del suelo (Cornelissen *et al.*, 2014).

El envejecimiento del retamar de la alta montaña de Tenerife es el principal resultado de los efectos del conejo europeo (Cubas *et al.*, 2018) en una especie clave para la salud de este ecosistema. La baja tasa de regeneración que se ha encontrado deja al ecosistema en una situación altamente vulnerable al depender de las plantas de crecimiento clonal de menor vitalidad y en este caso además sometidas a efectos de cambio climático (Olano *et al.*, 2017; Martín-Esquivel *et al.*, 2020; 2021; Cubas *et al.*, 2022). Estudios recientes por Cubas *et al.*, (2022), indican que esta especie ha sufrido un retroceso (entre 28,7% y 41,0%) durante los últimos 32 años, lo que ha permitido proponer su catalogación como vulnerable según los criterios de UICN.

Nuestros resultados indican la necesidad urgente de un control adecuado de conejo europeo, que permita la supervivencia generalizada de las plántulas y el rejuvenecimiento del retamar de la alta montaña de Tenerife. Pero también la necesidad de más estudios que permitan conocer la importancia de la clonación en la dinámica poblacional de esta especie.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer la colaboración en los trabajos de campo a, Raquel Hernández Hernández, Víctor Bello-Rodríguez, Jesús Parada Díaz y Atteneri Rivero.

BIBLIOGRAFÍA

ALLY D., K. RITLAND & S.P. OTTO (2010).

Aging in a long-lived clonal tree. *PloS Biology* 8(8): e1000454.

BARRETT, S.C.H. (2015).

Influence of clonality on plant sexual reproduction. *Proceeding of the National Academy of Science of the United States of America* 112: 8859-8866.

BELLO-RODRÍGUEZ, V., R.G. MATEO, L. PELLISSIER, J. CUBAS, B. COOKE & J.M. GONZÁLEZ-MANCEBO (2020).

Forecast increase in invasive rabbit spread into ecosystems of an oceanic island (Tenerife) under climate change. *Ecological Applications* 31 (1): e02206.

BENGTSSON, B.O. (2003).

Genetic variation in organisms with sexual and asexual reproduction. *Journal of Evolutionary Biology*, 16: 189-199.

BENOT, M. L., A.K. BITTEBIERE, A. ERNOULT, B. CLEMENT & C. MONY (2013).

Fine-scale spatial patterns in grassland communities depend on species clonal dispersal ability and interactions with neighbours. *Journal of Ecology* 101(3): 626-636.

BITTEBIERE, A.K., B. CLÉMENT, & C. MONY (2013).

Clonal traits outperform foliar traits as predictors of ecosystem function in experimental mesocosms. *Journal of vegetation science* 24(6): 1001-1009.

BITTEBIERE, A.K., M.L. BENOT & C. MONY (2020).

Clonality as a key but overlooked driver of biotic interactions in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 43:125510.

BRUTOVSKÁ, E., A. SÁMELOVÁ J., DUSICKA, J. & K. MICIETA (2013).

Ageing of trees: application of general ageing theories. *Ageing Research Reviews* 12: 855-866.

BRZYSKIB, J.R. & T.M. CULLEY (2011).

Genetic variation and clonal structure of the rare, riparian shrub *Spiraea virginiana* (Rosaceae). *Conservation Genetics* 12:1323-1332.

CHARPENTIER, A. (2001).

Consequences of clonal growth for plant mating. *Evolutionary Ecology* 15: 521-530.

CORNELISSEN, J. H., Y.B. SONG, F.H. YU & M. DONG (2014).

Plant traits and ecosystem effects of clonality: a new research agenda. *Annals of*

botany 114(2): 369-376.

CORNELISSEN, J.H.C., Y.B. SONG & M. DONG (2014).

Plant traits and ecosystem effects of clonality: a new research agenda. *Annals of Botany* 114: 369-376.

CUBAS, J., J.L. MARTÍN-ESQUIVEL, M. MARRERO-GÓMEZ, J.R. DOCOITO-DÍAZ, F. RODRÍGUEZ & J.M. GONZÁLEZ-MANCEBO (2022).

Climate change causes rapid collapse of a keystone shrub from insular Alpine ecosystems. *Journal for Nature Conservation* 69:126263

CUBAS, J., J.L. MARTÍN-ESQUIVEL, M. NOGALES, D.H.S. IRL, R. HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ, M. LÓPEZ-DARIAS, M. MARRERO-GÓMEZ, M. DEL ARCO & J.M. GONZÁLEZ-MANCEBO (2018).

Contrasting effects of invasive rabbits on endemic plants driving vegetation change in a subtropical alpine instar environment. *Biological Invasions* 20:793-807.

DE WITTE, L.C. & J. STÖCKLIN (2010).

Longevity of clonal plants: why it matters and how to measure it. *Annals of Botany* 106: 859-870.

DEL ARCO, M., P.L. PÉREZ DE PAZ, J.R. ACEBES, J.M. GONZÁLEZ, J.A. REYES-BETANCORT, J.A. BERMEJO, S. DE ARMAS & R. GONZÁLEZ-GONZÁLEZ (2006).

Bioclimatology and climatophilous vegetation of Tenerife (Canary Islands). *Annales Botanici Fennici* 43(3): 167-192.

DEL ARCO, M.J. & O. RODRÍGUEZ-DELGADO (2018).

Vegetation of the Canary Islands. In: *Vegetation of the Canary Islands*. Plant and vegetation. Springer, 16:83-319.

DEL TREDICI P. (2001).

Sprouting in temperate trees: a morphological and ecological review. *Botanical Review* 67: 121-140.

DONG, B.C., G.L. YU, W. GUO, M.X. ZHANG, M. DONG & F.H. YU (2010).

How internode length, position and presence of leaves affect survival and growth of *Alternanthera philoxeroides* after fragmentation? *Evolutionary Ecology* 24:1447-1461.

ECKERT, CH.G. (2002).

Loss of sex in clonal plants. *Evolutionary Ecology* 15:501-520.

EUROPEAN-COMMISSION. (1992).

Council Directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora. European Union.

GOMEZ, S. & J.F. STUEFER (2006).

Members only: induced systemic resistance to herbivory in a clonal plant network. *Oecologia* 147(3): 461-468.

GONZÁLEZ MANCEBO, JM, V. BELLO-RODRÍGUEZ, J. CUBAS, J. PARADA-DÍAZ, A. BAÑARES, Á. PALOMARES, J.L. MARTÍN-ESQUIVEL & M. DEL ARCO (2022).

Assessing global warming vulnerability of restricted and common plant species in alpine habitats on two oceanic islands *Biodiversity and Conservation* <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-2312185/v1>

GOUGH, L. (2010).

The spatial ecology of an endemic desert shrub. [Thesis doctoral]. Universidad de Nottingham: England. 345 pp.

HERBEN, T. & J. KLIMEŠOVÁ (2020).

Evolution of clonal growth forms in angiosperms. *New Phytologist* 225(2): 999-1010.

HERBEN, T., B. ŠERÁ & J. KLIMEŠOVÁ (2015).

Clonal growth and sexual reproduction: tradeoffs and environmental constraints. *Oikos* 124(4): 469-476.

HERBEN, T., J. KLIMEŠOVÁ & M. CHYTRÝ (2018).

Effects of disturbance frequency and severity on plant traits: an assessment across a temperate flora. *Functional Ecology* 32(3): 799-808.

HONNAY, O. & B. BOSSUG (2005).

Prolonged clonal growth: escape route or route to extinction? *Oikos* 108: 427-432.

HONNAY, O., H. JACQUEMYN, I. ROLDICIN-RUIZ & M. HERMY (2006).

Consequences of prolonged clonal growth on local and regional genetic structure and fruiting success of the forest perennial *Maianthemum bifolium*. *Oikos* 112: 21-30.

IKEGAMI, M., D.F. WHIGHAMB & M.J.A. WERGERA (2012).

Effects of local density of clonal plants on their sexual and vegetative propagation strategies in a lattice structure model. *Ecological Modelling* 234: 51-59.

JANOVSKÝ, Z. & T. HERBEN (2020).

Reaching similar goals by different means – Differences in life-history strategies of clonal and non-clonal plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 44: 125534.

KLIMES, L. (2003).

Life-forms and clonality of vascular plants along an altitudinal gradient in E Ladakh (NW Himalayas). *Basic and Applied Ecology* 4(4): 317-328.

KLIMES, L., J. KLIMEGOVK, H. HENDRIKS & J. VAN GROENENDAEL (1997).

Clonal plant architecture: a comparative analysis of form and function, pp 1-29. In: H. de Kroon & J. van Groenendaal (Eds.). *The Ecology and Evolution of Clonal Plants*. Backhuys Publishers, Leiden.

KLIMEŠOVÁ, J., J. DOLEŽAL M. DVORSKÝ, F. DE BELLO, F. & L. KLIMEŠ (2011).

Clonal Growth Forms in Eastern Ladakh, Western Himalayas: Classification and Habitat Preferences. *Folia Geobotanica* 46(2):191-217.

KLIMEŠOVÁ, J., P. NOBIS & T. HERBEN (2015).

Senescence, ageing and death of the whole plant: morphological prerequisites and constraints of plant immortality. *New Phytologist* 206:14–18.

KLIMEŠOVÁ, J., T. HERBEN & J. MARTÍNKOVÁ (2017).

Disturbance is an important factor in the evolution and distribution of root-sprouting species. *Evolutionary Ecology* 31(3): 387–399.

KÖRNER, C. (2003).

Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems. Berlin: Springer Editorial. 349 pp.

KYNCL, T., J. SUDA, J. WILD, R. WILDOVA & T. HERBEN (2006).

Population dynamics and clonal growth of *Spartocytisus supranubius* (Fabaceae), a dominant shrub in the alpine zone of Tenerife, Canary Islands. *Plant Ecology* 186: 97–108.

MARTÍN ESQUIVEL, J. L., M. MARRERO-GÓMEZ & J.M. GONZÁLEZ MANCEBO (2021).

Efectos del cambio climático en la vegetación de la alta montaña de Tenerife: . *Ecosistemas* 30(1): 2189.

MARTÍN, J., J. BETHENCOURT & E. CUEVAS-AGULLÓ (2012).

Assessment of global warming on the island of Tenerife, Canary Islands (Spain). Trends in minimum, maximum and mean temperatures since 1944. *Climatic Change* 114:343–355.

MARTÍN-ESQUIVEL, J.L., M. MARRERO-GÓMEZ, J. CUBAS, J.M. GONZÁLEZ-MANCEBO, J.M. OLANO & M. DEL ARCO (2020).

Climate warming and introduced herbivores disrupt alpine plant community of an oceanic island (Tenerife, Canary Islands). *Plant Ecology* 221:1117–1131

OKSANEN, J., F. GUILLAUME-BLANCHET, M. FRIENDLY, R. KINDT, P. LEGENDRE, D. MCGLINN, P.R. MINCHIN, R.B. O'HARA, G.L. SIMPSON, P. SOLYMOS, M.H.H. STEVENS, E. SZOECS & H. WAGNER (2018).

vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-1.

OLANO, J.M., P. BRITO, Á.M. GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ, J.L. MARTÍN-ESQUIVEL, M. GARCÍA-HIDALGO & V. ROZAS (2017).

Thirsty peaks: Drought events drive keystone shrub decline in an oceanic island mountain. *Biological Conservation* 215: 99–106.

PÉREZ DE PAZ, J., R. FEBLES, O. FERNÁNDEZ-PALACIOS ACOSTA & M. OLANGUA CORRAL (2017).

Flores y polen. Éxito reproductivo de las angiospermas en Canarias. Origen, evolución y conservación. *Revista de la Academia Canaria de Ciencias* 29: 111–202.

RODRÍGUEZ-DELGADO, O. & É. ELENA-ROSELLÓ (2006).

Evolución del paisaje vegetal del Parque Nacional del Teide. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid. 364 pp.

SALGUERO-GÓMEZ R., R.P. SHEFFERSON & M.J. HUTCHINGS (2013).

Plants do not count.. or do they? New perspectives on the universality of senescence. *Journal of Ecology* 101: 545-554.

SAMMUL, M. (2003).

Competition and coexistence of clonal plants in relation to productivity. [Thesis doctoral]. University of Tartu. 158 pp.

SONG, M.H., M. DONG & G.M. JIANG (2002)

Importance of clonal plants and plant species diversity in the Northeast China Transect. *Ecological Research* 17: 705-716.

STUEFER, J.F., H. DE KROON & H.J. DURING (1996).

Exploitation of environmental heterogeneity by spatial division of labour in a clonal plant. *Functional Ecology* 10: 328-334.

SUN, S., X. GAO & Y. CAI (2001).

Variations in sexual and asexual reproduction of *Scirpus mariqueter* along an elevational gradient. *Ecological Research* 16: 263-274.

TOLVANEN, A., J. SCHRODERUS & G.H. HENRY (2001).

Demography of three dominant sedges under contrasting grazing regimes in the High Arctic. *Journal of Vegetation Science* 12: 659-670.

VALIDO, A., M.C. RODRÍGUEZ-RODRÍGUEZ & P. JORDANO (2014).

Impacto de la introducción de la abeja doméstica [*Apis mellifera*, Apidae] en el Parque Nacional del Teide (Tenerife, Islas Canarias). *Ecosistemas* 23: 58 - 66.

VANNIER, N., C. MONY, A.K. BITTEBIERE, S. MICHON-COUDOUÉL, M. BIGET & P. VANDENKOORNHUYSE (2018).

A microorganisms' journey between plant generations. *Microbiome*, 6(1): 1-11.

WANG, J., T. XU, Y. WANG, G. LI, I. ABDULLAH, Z. ZHONG, J. LIU, W. ZHU, L. WANG, D. WANG & F.H. YU (2021).

A meta-analysis of effects of physiological integration in clonal plants under homogeneous vs. heterogeneous environments. *Functional Ecology*, 35(3), 578-589.

WEPPLER, T., P. STOLL & J. STÖCKLIN (2006).

The Relative Importance of Sexual and Clonal Reproduction for Population Growth in the Long-Lived Alpine Plant *Geum reptans*. *Journal of Ecology* 94(4): 869-879.

WESCHE, K., K. RONNENBERG & L. HENSEN (2005).

Lack of sexual reproduction within mountain steppe populations of the clonal shrub *Juniperus sabina* L. in Semiand southern Mongolia. *Journal of Arid Environments* 63: 390-405.

WILCOCK, C.C. & S.B. JENNINGS (1999).

Partner limitation and restoration of sexual reproduction in the clonal dwarf shrub *Linna borealis* L. (Caprifoliaceae). *Protoplasma* 208: 76-86.

YE, D., X. PAN, X.F. XIE, M.H. SONG, G.F. LIU & M. DONG. (2014).

Clonality-climat relationships along altitudinal gradient across China: adaptation of clonality to environments. *PLoS One* 9: e94009.

ZHANG, L.M., Y. JIN, S.M. YAO, N.F. LEI, J.S. CHEN, Q. ZHANG & F.H. YU (2020).

Growth and morphological responses of duckweed to clonal fragmentation, nutrient availability, and population density. *Frontiers in Plant Science* 11:618.