8º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

La Ciencia forestal y su contribución a los Objetivos de Desarrollo Sostenible

8CFE - 317

Edita: Sociedad Española de Ciencias Forestales
Cataluña | Catalunya · 27 junio | juny - 1 julio | juliol 2022
ISBN 978-84-941695-6-4
© Sociedad Española de Ciencias Forestales

Organiza

Riesgo de inmadurez en procedencias de *Pinus halepensis*: efecto ambiental en un carácter de adaptación al fuego

MARTÍN-SANZ, R. C.[1,2], MADRIGAL, J.[1,2], MARTÍN-GÓMEZ, S.[3] y CLIMENT, J.[1,2]

[1] Centro de Investigación Forestal (INIA, CSIC).
[2] Instituto Universitario de Investigación en Gestión Forestal Sostenible (iuFOR, UVa).
[3] Universidad Complutense de Madrid.

Resumen

La supervivencia individual al fuego gracias a una corteza gruesa, y la formación de un banco aéreo de semillas que facilite la regeneración tras el fuego definen estrategias contrapuestas de adaptación al incendio en plantas leñosas. El que los adultos puedan tolerar fuegos de distinta intensidad hasta alcanzar un banco aéreo de semillas suficiente es determinante para la persistencia de especies no rebrotadoras como *Pinus halepensis*. Utilizamos un ensayo de procedencias de pino carrasco en dos ambientes muy contrastados para separar los efectos genéticos y ambientales en la asignación relativa a corteza interna y externa y en el banco aéreo de conos serótinos. En el sitio desfavorable para el crecimiento, la inversión relativa en corteza fue menor y la mayoría de las poblaciones no alcanzaron el espesor crítico a la altura del pecho (pero sí en la base). Teniendo en cuenta que el ambiente desfavorable provoca la apertura anticipada de las piñas serótinas (con grandes diferencias entre procedencias), nuestros resultados indican que la resiliencia de esta especie puede estar comprometida actualmente por el riesgo de inmadurez (muerte por fuego antes de que el banco aéreo de semillas garantice el reclutamiento), debido a las sequías e incendios más frecuentes e intensos provocados por el cambio climático.

Palabras clave

Adaptación al fuego, ambiente mediterráneo, espesor de corteza, Pinaceae, resiliencia.

1. Introducción

La corteza es una característica estructural clave en las plantas leñosas y la correlación entre el espesor de corteza y el régimen de incendios es un tema de creciente interés (PAUSAS, 2015; 2017; ROSELL et al., 2017). La corteza incluye todos los tejidos fuera del cambium vascular y está formada por dos componentes principales con funciones diferentes: la corteza interior viva que se relaciona con el transporte y almacenamiento de los fotosintatos, y la corteza exterior muerta que protege al árbol de incendios, patógenos y herbívoros, reduce la pérdida de agua o proporciona soporte estructural (GRAVES et al., 2014; SCHAFER et al., 2015; ROSELL, 2016). Sin embargo, a pesar de su relevancia funcional, el papel de la corteza en las estrategias ecológicas de las plantas y las causas de su variación siguen siendo poco conocidas.

El espesor es la propiedad de la corteza más estudiada hasta el momento, debido a su correlación con el aislamiento térmico y la protección del cambium, especialmente contra incendios (BAUER et al., 2010; LAWES et al., 2013; MARTÍN-SANZ et al., 2019). El grado de aislamiento térmico de la corteza aumenta con el cuadrado de su espesor (VINES, 1968).

Los costes posiblemente elevados para construir la corteza implican que la asignación relativa de recursos a la corteza debe estar sujeta a fuertes compensaciones evolutivas entre los beneficios de tener una corteza más gruesa y su coste en diferentes etapas ontogenéticas (SCHWILK & ACKERLY, 2001). Varios estudios han abordado las consecuencias evolutivas del espesor de corteza en los ecosistemas tropicales comparando desde unas pocas a muchas especies en poblaciones

naturales, y centrándose en especies cuya estrategia contra el fuego es la supervivencia de los adultos (POORTER et al., 2014; ROSELL et al., 2014; ROSELL, 2016). Hasta el momento, pocos estudios han abordado la variación intraespecífica en el espesor de corteza (CLIMENT et al., 2004; TAPIAS et al., 2004; BRIAND et al., 2015), y aún menos han utilizado experimentos en ambiente común donde los efectos genéticos y ambientales pueden separarse adecuadamente (MATZIRIS, 2000; CLIMENT et al., 2004; MARTÍN-SANZ et al., 2019). Hasta donde sabemos, la variación de la corteza sólo se ha relacionado con diferentes regímenes de incendios, principalmente incendios superficiales (KEELEY & ZEDLER, 1998; SCHWILK et al., 2013; GRAVES et al., 2014), mientras que los factores ambientales que determinan el espesor de corteza y su alometría apenas se han investigado (pero RICHARDSON et al., 2015; MARTÍN-SANZ et al., 2019). Determinar la posible plasticidad fenotípica del espesor de corteza por separado de las diferencias genéticas dentro de las especies es fundamental para mejorar nuestra comprensión de las compensaciones relacionadas con la corteza que pueden limitar la evolución adaptativa en un clima cambiante.

La asignación de recursos en plantas cambia a lo largo de trayectorias ontogenéticas, por lo que distinguir entre los efectos ambientales de las diferencias debidas al desarrollo es fundamental cuando se estudia la plasticidad en la asignación (POORTER & NAGEL, 2000; Wright & MCCONNAUGHAY, 2002; WEINER, 2004). Existen diferentes métodos para estudiar los patrones alométricos de las plantas (POORTER & SACK, 2012), pero la mayoría se basan en ecuaciones alométricas (NIKLAS, 1994; TER-MIKAELIAN & KORZUKHIN, 1997). En el caso concreto de la alometría y asignación a la corteza se suele utilizar el espesor relativo de corteza (ver PAUSAS, 2015 para información sobre metodologías).

A pesar de la relevancia de la asignación diferencial a la corteza durante el desarrollo de las plantas, la supervivencia de la planta frente a un incendio depende del espesor absoluto de su corteza más que del relativo (MIDGLEY et al., 2010; LAWES et al., 2011). El espesor crítico absoluto de la corteza por encima del cual un árbol puede sobrevivir a diferentes tipos de fuego es un parámetro muy útil (VANDERWEIDE & HARTNETT, 2011; DEHANE et al., 2015; MADRIGAL et al., 2019). En los árboles forestales, el espesor de corteza generalmente se estudia a la altura del pecho (excepciones en STEPHENS & LIBBY, 2006; ROSELL et al., 2015). Sin embargo, el espesor de corteza en la base del tronco es ecológicamente relevante ya que los árboles pueden morir por el anillado de la parte basal del tronco en incendios superficiales, incluso de baja intensidad (JONES et al., 2004)

Centramos nuestra investigación en *Pinus halepensis* Mill., una especie modelo bien estudiada en ecosistemas mediterráneos propensos a incendios (NE'EMAN et al., 2004). Esta especie es una sembradora obligada, que carece de capacidad de rebrote. Su estrategia vital se basa en la construcción temprana de un banco aéreo de semillas, más que en la supervivencia de árboles adultos (TAPIAS et al., 2001; NE'EMAN et al., 2004; PAUSAS et al., 2004). Sin embargo, esta especie se menciona en la literatura tanto con corteza delgada como moderadamente gruesa (FERNANDES et al., 2008; CHAMBEL et al., 2013; GRIVET et al., 2013) y algunos trabajos indican una supervivencia variable a incendios de baja o moderada intensidad (RIGOLOT, 2004; FERNANDES et al., 2008) lo que coincide con nuestras propias observaciones de campo. Se observó que el espesor absoluto de corteza es moderadamente heredable en esta especie (Matziris, 2000), lo que implica la existencia de variabilidad genética, pero se conoce muy poco la diferenciación entre poblaciones y la plasticidad fenotípica en este rasgo.

La edad de los árboles muestreados en este trabajo, 18 años, es clave dada la historia de vida de *P. halepensis*, ya que necesita entre 15 y 20 años para alcanzar un banco aéreo de semillas maduras (MOREIRA et al., 2011) que asegure la persistencia de la población en caso de incendio. El hecho de que a esta edad, esta especie sea capaz de sobrevivir a incendios de baja o moderada intensidad gracias a una corteza suficientemente gruesa en la base o en la altura del pecho es de suma importancia para evitar el riesgo de inmadurez.

2. Objetivos

Los objetivos de este trabajo son (1) verificar la existencia de diferentes patrones de asignación a la corteza entre poblaciones bajo dos ambientes contrastantes, (2) estudiar la posible variación alométrica en la corteza entre la base y la altura del pecho separando en corteza externa y total (corteza externa e interna juntas) y (3) si existen diferentes patrones de asignación a la corteza, estudiar el espesor absoluto de corteza para cada población y sitio tanto en la base del árbol como a la altura del pecho.

3. Metodología

3.1. Sitios de ensayo

Utilizamos dos sitios de ensayo con ambiente contrastado pertenecientes a un ensayo de procedencias de pino carrasco, lo que permite separar entre el efecto ambiental y el genético en el espesor de corteza. Se seleccionaron 19 procedencias, representativas de los gradientes geográfico y ambiental principales de la distribución de la especie (CLIMENT et al., 2008). El sitio desfavorable para el crecimiento tiene un 20% menos de precipitación, un índice de intensidad de sequía (K) 100% más alto y vientos más frecuentes e intensos (Tabla 1). Además, ambos sitios difieren en la estructura, profundidad y capacidad de retención de agua del suelo, lo que conduce a una fuerte divergencia en la disponibilidad de agua. Por el contrario, la disponibilidad de nutrientes del suelo entre sitios es muy similar (GIL et al., 1996). Tanto la productividad forestal potencial (SÁNCHEZ-PALOMARES & SÁNCHEZ-SERRANO, 2000) como la supervivencia fueron mayores en el sitio favorable (1,8 veces más de productividad y 9% más de supervivencia en comparación con el sitio desfavorable; MARTÍN-SANZ et al., 2016; Tabla 2). Además, el sitio también afectó significativamente a la reproducción, el grado de serotinia (conos cerrados duraderos en la copa) y la forma del árbol (MARTÍN-SANZ et al., 2019).

Tabla 1. Principales características climáticas de los dos sitios de ensayo del experimento en ambiente común de Pinus halepensis (n = 512 árboles).

Sitio	Altitud (m)	P (mm)	T (ºC)	MTWM (ºC)	MTCM (ºC)	A (meses)	K	WS (m/s)	WSS (m/s)	Tipo de suelo	PFP (m3/ha/año)	DLI (mol/m2*día)	Sp_DLI (mol/m2*día)	A_DLI (mol/m2*día)
Desfavorable	423	402	14,1	24,1	5,5	3,14	0,45	5,60	4,90	Gypsic Xerosol	2,25 – 3,00	31,10	36,0	23,7
Favorable	605	509	14,4	22,9	7,8	2,51	0,22	4,93	3,94	Calcaric Cambisol	4,50 – 5,25	31,15	35,2	25,2

Notas: P: precipitación anual; T: temperatura media anual; MTWM: temperatura media del mes más cálido; MTCM: temperatura media del mes más frío; A: duración de la sequía; K: intensidad de la sequía, calculado como el ratio entre el área seca (2T > P) y el área húmeda (2T < P) del climograma (todas las variables previas extraídas de GONZALO-JIMÉNEZ, 2010). *WS: velocidad media anual del viento a 80 m sobre la superficie y WSS: velocidad media del viento en verano a 80 m sobre la superficie (obtenido de http://atlaseolico.idae.es/meteosim). Clasificación del tipo de suelo según FAO (2015). Radiación solar obtenida de SANCHO-ÁVILA ET AL. (2012). PFP: productividad forestal potencial, calculada siguiendo el índice climático de Paterson y obtenido a partir del Mapa de Productividad Forestal Potencial de España* Sánchez-Palomares & Sánchez-Serrano (2000). *DLI: integral de luz diaria; Sp_DLI y A_DLI: integral de luz diaria para el periodo vegetativo (primavera y otoño, respectivamente). DLI obtenido de* (NEW et al., 1999).

Tabla 2. Media y error estándar (SE) de las diferentes variables de crecimiento en ambos sitios de ensayo. H: altura total del árbol; D10: diámetro en la base (a 10 cm); D130: diámetro a la altura del pecho (a 130 cm; BT10: espesor de corteza en la base; BT130: espesor de corteza a la altura del pecho.

	Favorable (n=271)	SE	Desfavorable (n=241)	SE
H (cm)	684,0	7,9	503,7	5,0
D10 (mm)	167,1	2,3	153,3	1,7
D130 (mm)	103,9	2,0	87,2	1,3
BT10 (mm)	23,5	0,3	20,7	0,2
BT130 (mm)	12,4	0,3	8,0	0,2

Notas: Todas las variables fueron estadísticamente significativas entre sitios: P < 0,0001.

3.2. Toma de datos

El muestreo se llevó a cabo en ambos sitios experimentales cuando los árboles tenían 18 años. El diámetro y el espesor de corteza se midieron tanto en la base (10 cm por encima del suelo; en lo sucesivo, D10 y BT10, respectivamente) como a la altura del pecho (en lo sucesivo, D130 y BT130, respectivamente).

Si bien es simple y directo, creemos que la relación lineal entre el espesor de corteza y el diámetro no representa con suficiente precisión la asignación real de recursos a la corteza. Consideramos que la alometría de la asignación a la corteza debe evaluarse más bien a través de variables que sean lo más cercanas posible a la biomasa de la corteza y la albura (la parte funcional del tronco). Por ello, centrándonos únicamente en la alometría de la asignación a la corteza, utilizamos la relación alométrica entre los volúmenes de corteza y albura, basando el análisis en la relación del porcentaje de volumen de corteza y el volumen total desde la base del árbol hasta la altura del pecho (MARTÍN-SANZ et al., 2019). Los árboles muestreados no contenían duramen por lo que el volumen total está formado por los volúmenes de corteza y albura (xilema funcional). En primer lugar, calculamos el volumen total del tronco desde la base del árbol hasta la altura del pecho con la ecuación de un cono circular truncado (en dm^3):

$$V_T = \pi/3 * h * (Rb^2 + Rb * Rbh + Rbh^2) \quad (1)$$

donde h es la diferencia de altura entre la base (10 cm sobre el suelo) y la altura del pecho (130 cm), Rb es el radio basal y Rbh es el radio a la altura del pecho.

El volumen de albura (dm^3) se calculó con la siguiente ecuación:

$$V_S = \pi/3 * h * (SRb^2 + SRb * SRbh + SRbh^2) \quad (2)$$

donde h es la diferencia de altura entre la base (10 cm sobre el suelo) y la altura del pecho (130 cm), SRb es el radio basal de la albura y SRbh es el radio de la albura a la altura del pecho.

Finalmente, el volumen de corteza (dm3) y el porcentaje de volumen de corteza fueron estimados mediante las ecuaciones (3) y (4), respectivamente:

$$V_B = V_T - V_S \quad (3)$$

$$\%V_B = V_B/V_T * 100 \quad (4)$$

Para poder estudiar las diferencias alométricas entre la base y la altura del pecho considerando corteza interna y externa, se emplearon rodajas obtenidas en ambas secciones a partir de una clara realizada en el sitio favorable previamente descrito. Esta clara se realizó en 2019 para reducir la densidad de la parcela. Las secciones obtenidas se escanearon en laboratorio y las 328 imágenes resultantes se analizaron utilizando el programa ImageJ (SCHNEIDER et al., 2012), obteniendo datos de espesor de corteza externa, interna y total, y de área y perímetro de corteza externa, interna y de xilema (MARTÍN-GÓMEZ, 2020).

3.3. Análisis de datos

Comparamos las medias del porcentaje del tronco desde la base del árbol hasta la altura del pecho ocupado por el volumen de corteza (Ecuación 4) por sitio y poblaciones usando un LMM incluyendo los sitios de ensayo y las poblaciones como factores. Además, hicimos el mismo modelo añadiendo el volumen total del tronco como covariable para buscar tendencias en el porcentaje de

volumen de corteza. En ambos modelos, el bloque dentro del sitio se utilizó como factor aleatorio. Los datos obtenidos de las imágenes de las rodajas nos permiten separar entre corteza externa, interna y total. Realizamos un análisis descriptivo entre pares de variables para entender la distinta alometría de los caracteres evaluados entre la sección basal y normal.

Por último, analizamos los efectos de la población (efecto genético), el sitio de ensayo (ambiente) y su interacción sobre el espesor absoluto de corteza a la altura del pecho y en la base del árbol con LMM, incluyendo el bloque dentro del sitio como factor aleatorio. Comparamos también la variación del espesor absoluto de corteza entre poblaciones y sitios con valores críticos de espesor de corteza (por encima del cual el riesgo de daño al cambium disminuye considerablemente), lo que indica un umbral para la supervivencia del árbol, tanto a la altura del pecho como a la base del árbol. Debido a la falta de datos experimentales sobre el grosor crítico de la corteza de *P. halepensis*, utilizamos los datos disponibles para especies forestales genéticamente cercana: un espesor de 20 mm, postulado para permitir la supervivencia a incendios moderados (para *Pinus pinea*; MADRIGAL et al., 2019) y un espesor de 10 mm que permitiría sobrevivir sólo a incendios de baja intensidad (VAN MANTGEM & SCHWARTZ, 2003; VANDERWEIDE & HARTNETT, 2011).

4. Resultados

4.1. Alometría, plasticidad y efectos genéticos de la asignación a la corteza

Los árboles en el sitio desfavorable mostraron un menor porcentaje de volumen de corteza (43%) en comparación con el sitio favorable (47%; Tabla 3), una diferencia modesta pero significativa [$F_{(1, 6)}$ = 23,87; P = 0,003]. Las diferencias entre poblaciones también fueron significativas [$F_{(18, 468)}$ = 1,87; P = 0,016], con porcentajes promedio de volumen de corteza que van del 42 al 47% (resultados no mostrados). La interacción sitio por población no fue significativa [$F_{(18, 468)}$ = 0,88; P = 0,608], indicando un ranking de poblaciones en cada sitio similar para el porcentaje de corteza. El volumen total como covariable para el porcentaje de corteza fue altamente significativo [volumen total: $F_{(1, 430)}$ = 112,98; P < 0,001], así como la interacción volumen-sitio [$F_{(1, 430)}$ = 7,61; P = 0,006]. El efecto alométrico del volumen total sobre el porcentaje de volumen de corteza fue negativo (Figura 1). Mientras que a volúmenes totales más bajos, este efecto alométrico fue similar entre sitios, a volúmenes totales más altos se magnificaron las diferencias entre sitios.

Tabla 3. Valores mínimo, medio y máximo del porcentaje de volumen de corteza (%V_B) con intervalos de confianza (CI) para cada sitio de ensayo.

Sitio	mín. %V_B [CI]	Media %V_B [CI]	máx. %V_B [CI]
Favorable	43,7 [39,0-48,4]	46,6 [45,3-47,9]	48,5 [45,6-51,5]
Desfavorable	39,4 [35,5-43,4]	42,3 [41,6-44,2]	47,1 [43,7-50,4]

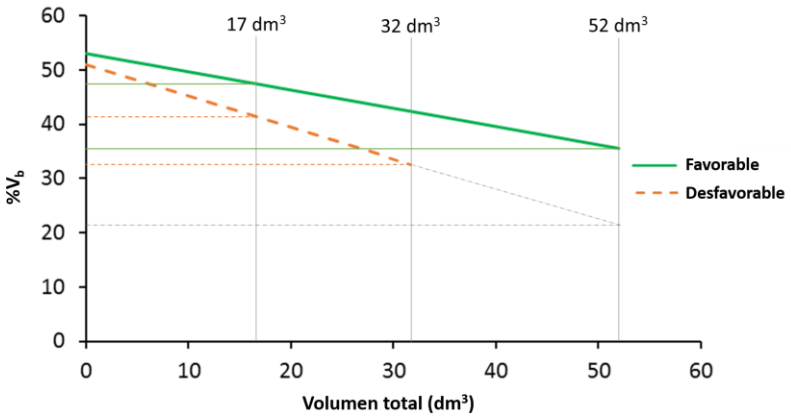

Figura 1. Porcentaje de volumen de corteza vs. volumen total por sitio. Las líneas verticales indican el volumen total medio para ambos sitios (17 dm³), y el volumen total máximo alcanzado en cada sitio (32 dm³ en el sitio desfavorable y 52 dm³ en el sitio favorable). Las líneas grises discontinuas representan el porcentaje de volumen de corteza en el sitio desfavorable si los árboles hubiesen alcanzado el mismo volumen total que en el sitio favorable. A mayor volume total, la diferencia entre sitios aumenta.

Utilizando los datos obtenidos de las imágenes de las rodajas, las secciones basales mostraron más corteza externa para la misma área del xilema que las secciones a la altura del pecho (Figura 2A). A pesar de las diferentes curvas alométricas entre el área de corteza externa y el área de xilema entre ambas secciones, tanto la relación área-perímetro de corteza externa (Figura 2B) como la relación perímetro de corteza respecto al área de corteza total (Figura 2C), mostraron patrones de variación similares entre las secciones basales y a la altura del pecho.

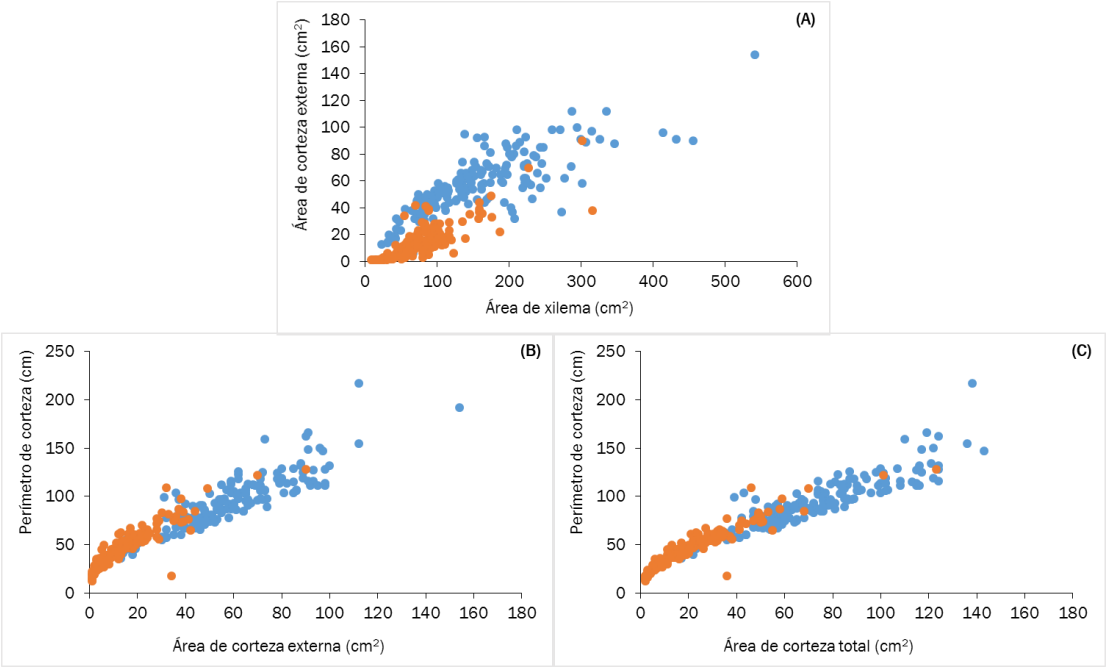

Figura 2. Relaciones entre variables obtenidas de las imágenes de las rodajas tanto en la base del árbol como a la altura del pecho. (A) Relación entre el área de corteza externa y el área de xilema, (B) entre el perímetro de corteza y el área de corteza externa y (C) entre el perímetro de corteza y el área de corteza total. En naranja secciones basales y en azul secciones a la altura del pecho.

4.2. Plasticidad y efectos genéticos en el espesor de corteza en la base y a la altura del pecho

El espesor absoluto de corteza fue significativamente menor ($P < 0,001$) en el sitio con menor disponibilidad de agua tanto en la altura del pecho como en la base (Tabla 4). En la base del árbol, todas las poblaciones mostraron una corteza más gruesa que el umbral crítico de 10 mm en ambos sitios experimentales (Figuras 3A–D). Por el contrario, aunque todas las poblaciones alcanzaron el umbral de espesor de 20 mm en el sitio favorable (21,3–26,3 mm), no todas lo hicieron en el sitio desfavorable (17,3–24,3 mm, Figura 3). En cuanto al espesor de la corteza a la altura del pecho, sólo tres poblaciones superaron el umbral de 10 mm de espesor en el sitio desfavorable. En el sitio con mayor disponibilidad de agua, la mayoría de las poblaciones presentaron un espesor de corteza superior a 10 mm, pero inferior a 20 mm -sólo dos poblaciones no alcanzaron el valor crítico bajo-. A la altura del pecho, el rango de diferencias entre poblaciones dentro de los sitios fue más del doble. Además, la clasificación de las poblaciones según el espesor de corteza a la altura del pecho permaneció bastante estable: las poblaciones con tasas de crecimiento más altas (de Grecia e Italia) tenían un BT130 más alto, mientras que las poblaciones con tasas de crecimiento más bajas (Túnez y el sur de España) mostraron un BT130 más bajo en ambos sitios. Sin embargo, en la base de los árboles, la clasificación de las poblaciones varió considerablemente entre los sitios, sin patrones claros. El espesor de corteza a la altura del pecho estuvo estrechamente relacionado con el diámetro de la albura entre las poblaciones, mientras que en la base del árbol no, especialmente en el sitio desfavorable (Figuras 3A-D). Para ayudar a comprender las diferencias en la plasticidad del espesor de corteza entre sitios, representamos las tendencias de albura-corteza entre sitios para tres procedencias extremas: una que no alcanzó el espesor de corteza crítico mínimo a la altura del pecho incluso en el sitio favorable (P1), otra en la que la plasticidad condujo a un espesor de corteza crítico diferente entre sitios (P2), y finalmente una tercera población que alcanzó el espesor de corteza crítico incluso en el sitio desfavorable (P3, Figuras 3E,F).

Tabla 4. Valores mínimo, medio y máximo de espesor de corteza absoluto en la base (BT10) y a la altura del pecho (BT130) con intervalos de confianza (CI) para cada sitio de ensayo.

Sitio	BT10 (mm)	CI (mm)	BT130 (mm)	CI (mm)
Favorable	23,5	22,8–24,2	12,5	11,8–13,1
Desfavorable	20,6	20,1–21,2	8,1	7,6–8,5

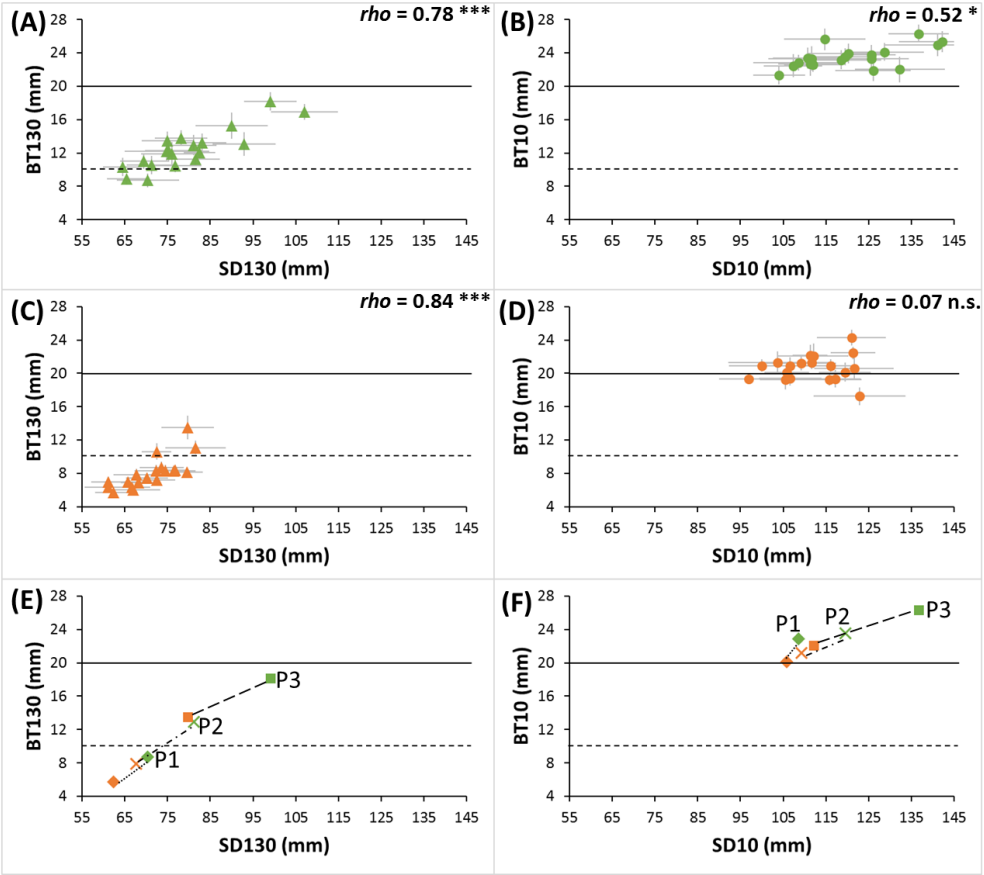

*Figura 3. (A-D) Espesor de corteza vs. diámetro de albura de las poblaciones de P. halepensis en cada sitio de ensayo (verde: sitio favorable; naranja: sitio desfavorable). BT130 y BT10 son el espesor de corteza a la altura del pecho y en la base, respectivamente; SD130 y SD10 son el diámetro de albura a la altura del pecho y en la base, respectivamente. Las líneas horizontales negras representan los valores asumidos de espesor crítico de corteza para la supervivencia del cambium (línea continua: 10 mm; línea discontinua: 20 mm). Correlaciones de Spearman: *** P < 0,001; ** P < 0,01; * P < 0,05; n.s. = no significativo.(E-F) Variación entre sitios de la relación entre el espesor crítico de corteza y el diámetro de la albura de tres poblaciones de P. halepensis representativas. Símbolos verdes: sitio favorable, símbolos naranjas: sitio desfavorable.*

5. Discusión

5.1. Alometría, plasticidad y efectos genéticos de la asignación a la corteza

Este estudio destaca la existencia de plasticidad fenotípica para la corteza en una conífera, respondiendo a la diferente disponibilidad de recursos entre ambientes. De acuerdo con nuestras expectativas, en el sitio desfavorable, los individuos de *P. halepensis* dedicaron menos recursos a la corteza, incluso considerando la gran diferencia de tamaño entre los sitios (ver Figura 1, donde se compara el porcentaje de volumen de corteza entre árboles de igual tamaño -volúmenes totales iguales). Cabe destacar que la relación decreciente entre el porcentaje de volumen de corteza y el volumen total fue más pronunciada en el sitio desfavorable. Aunque las curvas alométricas entre el perímetro de corteza externa y el área de corteza externa y total difieren entre la base y la altura del pecho, ambas secciones siguen el mismo patrón alométrico, pero alcanzando el máximo espesor de corteza mucho más rápidamente en la base.

Como era de esperar, debido a la relación bien documentada entre el espesor de corteza y el diámetro (PINARD & HUFFMAN, 1997; LAWES et al., 2013; POORTER et al., 2014), el volumen de corteza estuvo estrechamente relacionado con el volumen total. Este efecto alométrico, que tiene un significado adaptativo, implica que las fuerzas evolutivas que actúan sobre el tamaño de la planta producirán cambios en el espesor de corteza (ROSELL, 2016; ROSELL et al., 2017). Debido a esta relación, cuando el objetivo es comparar la asignación diferencial a la corteza entre especies o poblaciones, se debe tener en cuenta el tamaño de la planta (HEMPSON, 2014; POORTER et al., 2014; ROSELL & OLSON, 2014). Sin embargo, si bien la asignación relativa diferencial a la corteza es esencial desde una perspectiva evolutiva funcional, la supervivencia al fuego depende claramente del espesor absoluto de corteza (MIDGLEY et al., 2010; LAWES et al., 2011).

Confirmando nuestra hipótesis, la menor asignación a la corteza en el ambiente limitante del crecimiento condujo a un menor espesor absoluto de corteza, de modo que a los 18 años de edad (cerca de un intervalo de retorno de fuego promedio-bajo para *P. halepensis*) los árboles no lograron el espesor crítico de 20 mm. Además, nuestros resultados confirmaron un fuerte efecto genético de la población sobre el espesor absoluto de corteza, con poblaciones del este de Europa mostrando una corteza más gruesa y poblaciones del norte de África y el sur de España con una corteza más fina. La diferencia del espesor de corteza a la altura del pecho entre poblaciones extremas fue más del doble (7,2 mm –población 152– y 15,8 mm –población 211–). Esta diferencia entre poblaciones es comparable a la encontrada para árboles de altura similar en *P. pinaster* (TAPIAS et al., 2004). Además, la plasticidad del espesor absoluto de la corteza fue bastante homogénea entre las procedencias, por lo que la escasez de recursos relacionada con el sitio condujo a un menor espesor de corteza que afectó a todas las poblaciones por igual.

Si bien se ha demostrado que la corteza viva interna está involucrada en el almacenamiento y translocación de agua y fotosintatos (SCHOLZ et al., 2007; ROMERO, 2014), la protección térmica depende del espesor de corteza externa (ROMERO & BOLKER, 2008), y quizá no tanto del espesor total de corteza (GRAVES et al., 2014). Además, parece que la tasa de disminución del espesor de corteza externa con la altura del árbol es mayor en las especies resistentes al fuego que en las sensibles al fuego, en contraste con el espesor de corteza interna que disminuye con la altura del árbol, o el espesor total de corteza que se mantiene a lo largo del fuste (GRAVES et al., 2014). Por lo tanto, analizar en profundidad las diferencias entre corteza interna, externa y total utilizando las imágenes de las rodajas nos ayudará a comprender mejor la ecología y el papel funcional de la corteza en esta especie.

5.2. Implicaciones relacionadas con la historia vital de *Pinus halepensis*

Como *obligate-seeder* (sembradora obligada), la estrategia vital de *P. halepensis* es el mantenimiento de un banco de semillas aéreo en conos serótinos, suficiente para la persistencia de la población en caso de incendio (TAPIAS et al., 2001; NE'EMAN et al., 2004). Por tanto, es fundamental que los árboles puedan sobrevivir a incendios de intensidad baja o moderada hasta acumular ese banco de semillas aéreo “suficiente”. Esto se suele conseguir cuando los árboles de *P. halepensis* tienen entre 15 y 20 años (MOREIRA et al., 2011), pero tanto la variación intraespecífica como la plasticidad pueden modificar en gran medida esa edad de referencia (MARTÍN-SANZ et al., 2016). A falta de datos específicos sobre el espesor mínimo crítico de corteza para esta especie, elegimos dos valores extremos basados en la literatura (VAN MANTGEM & SCHWARTZ, 2003; PAUSAS, 2015; Madrigal et al., 2019). Descubrimos que nuestros árboles generalmente alcanzaron el espesor crítico de corteza en la base, pero no a la altura del pecho. Esto es consistente con un mayor aislamiento térmico en la base del tronco y una corteza cada vez más fina a lo largo del fuste, como ocurre en diversas especies de pinos mediterráneos (PAGEAUD, 1991; JACKSON et al., 1999). Esto puede considerarse como una solución adaptativa para reducir el riesgo de inmadurez (LAMONT et al., 1991; KEELEY et al., 1999), es decir, asegurar la supervivencia individual hasta alcanzar un banco

de semillas aéreo suficiente que permita el reclutamiento después de incendios letales. Es importante destacar que los árboles estudiados no alcanzaron el espesor crítico de corteza de 20 mm a la altura del pecho y, en la base del árbol, este valor sólo se alcanzó en el sitio favorable. Por lo tanto, como pensábamos, la plasticidad asociada a la disponibilidad de recursos (principalmente disponibilidad de agua durante el período vegetativo) afecta claramente a la probabilidad de que *P. halepensis* sobreviva a los incendios; a menos recursos, menor supervivencia esperada frente a incendios. Dependiendo de las especies y hábitats, se han encontrado relaciones variables e incluso opuestas entre el espesor de corteza y la productividad o fertilidad del suelo (CLIMENT et al., 2004; JAGER et al, 2015; RICHARDSON et al., 2015). Sin embargo, hasta donde sabemos, nuestro estudio es el primero en evaluar el efecto ambiental estricto separado de la interacción genotipo-ambiente; por lo que la comparación con trabajos anteriores no es directa. La esperanza de vida máxima de *P. halepensis* debido a los intervalos de retorno del fuego se suele estimar entre 20 y 50 años, mientras que la media es de unos 25 años (VÁZQUEZ & MORENO, 1998). Sin embargo, el intervalo de incendios podría ser tan sólo de 6 años en algunas áreas de su distribución natural (TESSLER et al., 2014). Cuando el intervalo de incendios es inferior a 15 años, el reclutamiento de *P. halepensis* sería limitado y sus poblaciones podrían desaparecer por completo (ROITEMBER & NE'EMAN, 2000; EUGENIO, 2006; TESSLER et al., 2014). Por lo tanto, la edad de los árboles muestreados -18 años- es muy significativa considerando la historia de vida de la especie. Estudios anteriores en *P. halepensis* han mostrado tendencias ecotípicas relevantes para el crecimiento, la reproducción y la eficiencia en el uso del agua, de modo que las procedencias de ambientes continentales secos mostraron una reproducción temprana e intensa y un alto grado de serotinia, así como un uso conservador del agua en detrimento del crecimiento vegetativo (FERRIO et al., 2003; SANTOS-DEL-BLANCO et al., 2013; VOLTAS et al., 2015). Por lo tanto, la variación geográfica adaptativa de esta especie parece derivarse de la asignación diferencial de recursos entre procesos clave de historia vital (crecimiento, reproducción, tolerancia al fuego, defensas constitutivas e inducidas y tolerancia al estrés hídrico; SAMPEDRO et al., 2014).

6. Conclusiones

Nuestros resultados confirmaron la existencia de plasticidad fenotípica y un fuerte efecto alométrico en el espesor de corteza (árboles más grandes tienen corteza más gruesa). El patrón alométrico fue el mismo en la base del árbol y a la altura del pecho, aunque el espesor máximo de corteza se alcanza mucho más rápidamente en la base. Los ambientes que limitan el crecimiento obstaculizan la asignación de recursos a la corteza de forma que los árboles no lograron el espesor crítico de corteza necesario para sobrevivir a los incendios. Esto podría ser perjudicial para la resiliencia de las poblaciones de *P. halepensis* ante las sequías más intensas y los incendios forestales más frecuentes y severos provocados por el cambio climático actual. Además, nuestro estudio reveló que algunas poblaciones pueden alcanzar un espesor de corteza en la base del árbol suficiente para sobrevivir a incendios superficiales y moderadamente intensos, lo que puede considerarse como una solución adaptativa para reducir el riesgo de inmadurez (muerte por incendios moderadamente intensos antes de lograr un reclutamiento suficiente).

7. Agradecimientos

Agradecemos a todas las personas e instituciones vinculadas al establecimiento de los sitios de ensayo, posteriores mediciones y mantenimiento de la red, así como a E. Ballesteros, F. del Caño, R. Pulido y S. San Segundo por su ayuda en el trabajo de campo. Los datos de los dos sitios experimentales utilizados en esta investigación forman parte de la Red Española de Ensayos Genéticos (GENFORED). Este trabajo fue financiado por el Ministerio de Economía y Competitividad a través de los proyectos FENOPIN (AGL2012-40151-C03-02) y FUTURPIN (AGL2015-68274-C3-01), y a través de una beca de doctorado otorgada a RMS (FPI BES-2013-064210).

8. Bibliografía

BAUER, G.; SPECK, T.; BLÖMER, J.; BERTLING, J.; SPECK, O. 2010. Insulation capability of the bark of trees with different fire adaptation. *J. Mat. Sci.* 45(21), 5950–5959.

BRIAND, C. H.; SCHWILK, D. W.; GAUTHIER, S.; BERGERON, Y. 2015. Does fire regime influence life history traits of jack pine in the southern boreal forest of Québec, Canada? *Plant Ecol.* 216, 157–164.

CHAMBEL, M. R.; CLIMENT, J.; PICHOT, C.; DUCCI, F. 2013. Mediterranean Pines (*Pinus halepensis* Mill. and *brutia* Ten.). En: PÂQUES, L. E. (ed.): Forest Tree Breeding in Europe, Vol. 25. 229–265. Springer Netherlands.

CLIMENT, J. M.; TAPIAS, R.; PARDOS, J. A.; GIL, L. 2004. Fire adaptations in the Canary Islands pine (*Pinus canariensis*). *Plant Ecol*. 171(1–2), 185–196.

DEHANE, B.; MADRIGAL, J.; HERNANDO, C.; BOUHRAOUA, R.; GUIJARRO, M. 2015. New bench-scale protocols for characterizing bark flammability and fire resistance in trees: Application to Algerian cork. *J. Fire Sci.* 33(3), 202–217

EUGENIO, M.; VERKAIK, I.; LLORET, F.; ESPELTA, J. M. 2006. Recruitment and growth decline in *Pinus halepensis* populations after recurrent wildfires in Catalonia (NE Iberian Peninsula). *For. Ecol. Manag.* 231, 47–54.

FAO. 2015. Global Forest Resources Assessment 2015. Rome, Italy.

FERNANDES, P. M.; VEGA, J. A.; JIMÉNEZ, E.; RIGOLOT, E. 2008. Fire resistance of European pines. *For Ecol. Manag.* 256, 246–255.

FERRIO, J. P.; FLORIT, A.; VEGA, A.; SERRANO, L.; VOLTAS, J. 2003. Δ 13 C and tree-ring width reflect different drought responses in *Quercus ilex* and *Pinus halepensis*. *Oecologia*, 137, 512–518.

GIL, L.; DÍAZ-FERNÁNDEZ, P. M.; JIMÉNEZ, M. P.; ROLDAN, M.; ALÍA, R.; DE MIGUEL, J.; et al. 1996. Las regiones de procedencia de *Pinus halepensis* Mill. en España. Organismo Autónomo Parques Nacionales, 97.

MARTÍN-GÓMEZ, S. M. 2020. Análisis biométrico de la corteza de diferentes procedencias de pinus halepensis: caracterización de la resistencia potencial al fuego y su aplicación a programas de restauración post incendio. Universidad Complutense de Madrid. [TFM]

GONZALO-JIMÉNEZ, J. 2010. Diagnosis fitoclimática de la españa peninsular: hacia un modelo de clasificación funcional de la vegetación y de los ecosistemas peninsulares españoles. Organismo Autónomo de Parques Nacionales.

GRAVES, S. J.; RIFAI, S. W.; PUTZ, F. E. 2014. Outer bark thickness decreases more with height on stems of fire-resistant than fire-sensitive Floridian oaks (*Quercus spp*.; Fagaceae).

Am. J. Bot. 101(12), 2183–2188.

GRIVET, D.; CLIMENT, J.; ZABAL-AGUIRRE, M.; NEALE, D. B.; VENDRAMIN, G. G.; GONZÁLEZ-MARTÍNEZ, S. C. 2013. Adaptive evolution of Mediterranean pines. *Mol. Phylogenet. Evol.* 68, 555–566.

HEMPSON, G. P.; MIDGLEY, J. J.; LAWES, M. J.; VICKERS, K. J.; KRUGER, L. M. 2014. Comparing bark thickness: testing methods with bark-stem data from two South African fire-prone biomes. *J. Veg. Sci.* 25(5), 1247–1256.

JACKSON, J. F.; ADAMS, D. C.; JACKSON, U. B. 1999. Allometry of Constitutive Defense: A Model and a Comparative Test with Tree Bark and Fire Regime. *Am. Nat*. 153(6), 614–632.

JAGER, M. M.; RICHARDSON, S. J.; BELLINGHAM, P. J.; CLEARWATER, M. J.; LAUGHLIN, D. C. 2015. Soil fertility induces coordinated responses of multiple independent functional traits. *J. Ecol.* 103(2), 374–385.

JONES, J. L.; WEBB, B. W.; JIMENEZ, D.; REARDON, J.; BUTLER, B. 2004. Development of an advanced one-dimensional stem heating model for application in surface fires. *Can. J. For. Res*. 34, 20–30.

KEELEY, J. E.; NE'EMAN, G.; FOTHERINGHAM, C. J. 1999. Immaturity risk in a fire dependent pine. *JME* 1, 41–48.

KEELEY, J.; ZEDLER, P. 1998. Life history evolution in pines. En: RICHARDSON, D. M. (ed.), Ecology and Biogeography of Pinus. 219–242. Cambridge University Press.

LAMONT, B. B.; MAITRE, D. C.; COWLING, R. M.; ENRIGHT, N. J. 1991. Canopy seed storage in woody plants. *The Bot. Rev.* 57(4), 277–317.

LAWES, M. J.; MIDGLEY, J. J.; CLARKE, P. J. 2013. Costs and benefits of relative bark thickness in relation to fire damage: A savanna/forest contrast. *J. Ecol.* 101(2), 517–524.

LAWES, M. J.; RICHARDS, A.; DATHE, J.; MIDGLEY, J. J. 2011. Bark thickness determines fire resistance of selected tree species from fire-prone tropical savanna in north Australia. *Plant Ecol.* 212(12), 2057–2069.

MADRIGAL, J.; SOUTO-GARCÍA, J.; CALAMA, R.; GUIJARRO, M.; PICOS, J.; HERNANDO, C.; et al. 2019. Resistance of *Pinus pinea* L. bark to fire. *Int. J. Wildland Fire* 28(5), 342–353.

MARTÍN-SANZ, R.C.; SANTOS-DEL-BLANCO, L.; NOTIVOL, E.; CHAMBEL, M. R.; CLIMENT, J. M. 2016. Disentangling plasticity of serotiny, a key adaptive trait in a Mediterranean conifer. *Am. J. Bot.* 103(9), 1–10.

MARTÍN-SANZ, R. C.; SAN-MARTÍN, R.; POORTER, H.; VÁZQUEZ, A.; CLIMENT, J. 2019. How Does Water Availability Affect the Allocation to Bark in a Mediterranean Conifer? *Frontiers Plant Sci.*, 607.

MATZIRIS, D. I. 2000. Genetic Variation and Realized Genetic Gain from Aleppo Pine Tree Improvement. *Silvae Genetica* 49(1), 5–10.

MIDGLEY, J. J.; LAWES, M. J.; CHAMAILLÉ-JAMMES, S. 2010. Savanna woody plant dynamics: the role of fire and herbivory, separately and synergistically. *Aust. J. Bot.* 58(1), 1–11.

MOREIRA, F.; VIEDMA, O.; ARIANOUTSOU, M.; CURT, T.; KOUTSIAS, N.; RIGOLOT, E. et al. 2011. Landscape wildfire interactions in southern Europe: Implications for landscape management. *J. Environ. Manage*. 92(10), 2389–2402.

NE'EMAN, G.; GOUBITZ, S.; NATHAN, R. 2004. Reproductive traits of *Pinus halepensis* in the light of fire – a critical review. *Plant Ecol.* 171, 69–79.

NEW, M.; HULME, M.; JONES, P. 1999. Representing twentieth-century space – Time climate variability. Part I. Development of a 1961-90 mean monthly terrestrial climatology. *J. Clim.,* 12, 829–856.

PAGEAUD, D. 1991. Reconstitution naturelle de peuplements resineux après incendie (*Pinus pinea* L. & *Pinus halepensis* Mill.). Avignon, France.

PAUSAS, J.G.; BRADSTOCK, R. A.; KEITH, D. A.; KEELEY, J. E. 2004. Plant functional traits in relation to fire in crown-fire ecosystems. *Ecology*, 85(4), 1085–1100.

PAUSAS, J.G. 2015. Bark thickness and fire regime. *Func. Ecol.* 29(3), 315–327.

PAUSAS, J.G. 2017. Letters Bark thickness and fire regime : another twist. *New Phytol.* (213), 13–15.

PINARD, M. A.; HUFFMAN, J. 1997. Fire resistance and bark properties of trees in a seasonally dry forest in eastern Bolivia. *J. Trop. Ecol*. 13(05), 727.

POORTER, H.; NAGEL, O. 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO_2, nutrients and water: A quantitative review. A*ust. J. Plant Phytol.* 27, 595–607.

POORTER, H.; SACK, L. 2012. Pitfalls and possibilities in the analysis of biomass allocation patterns in plants. *Frontiers Plant Sci*. 3:259.

POORTER, L.; MCNEIL, A.; HURTADO, V.H.; PRINS, H.H.T.; PUTZ, F. E. 2014. Bark traits and life-history strategies of tropical dry- and moist forest trees. *Funct. Ecol.* 28(1), 232–242.

RICHARDSON, S. J.; LAUGHLIN, D. C.; LAWES, M. J.; HOLDAWAY, R. J.; WILMSHURST, J. M.; WRIGHT, M. et al. 2015. Functional and environmental determinants of bark thickness in fire-free temperate rain forest communities. *Am. J. Bot.* 102(10), 1590–1598.

RIGOLOT, E. 2004. Predicting postfire mortality of *Pinus halepensis* Mill. and *Pinus pinea* L. *Plant Ecol.* 171(1), 139–151.

ROITEMBERG, D.; NE'EMAN, G. 2000. The canopy stored seed bank in *Pinus halepensis* the key for post-fire recovery. *Ecol. Environ.* 6, 43–52.

ROMERO, C. 2014. Bark: structure and functional ecology. En: CUNNINGHAM, A. B.; CAMPELL, B. M.; LUCKERT, M. K. (eds.): Bark: Use, Management and Commerce in Africa. 5–25. Bronx, NY, USA: The New York Botanical Garden Press.

ROMERO, C.; BOLKER, B. M. 2008. Effects of stem anatomical and structural traits on responses to stem damage: an experimental study in the Bolivian Amazon. *Can. J. For. Res.* 38(3), 611–618.

ROSELL, J.A.; CASTORENA, M.; LAWS, C. A.; WESTOBY, M. 2015. Bark ecology of twigs vs. main stems: functional traits across eighty-five species of angiosperms. *Oecologia* 178, 1033–1043

ROSELL, J. A. 2016. Bark thickness across the angiosperms: More than just fire. *New Phytol.* 211(1), 90–102.

ROSELL, J. A.; GLEASON, S.; MÉNDEZ-ALONZO, R.; CHANG, Y.; WESTOBY, M. 2014. Bark functional ecology: Evidence for tradeoffs, functional coordination, and environment producing bark diversity. *New Phytol.* 201(2), 486–497.

ROSELL, J.A.; OLSON, M.E. 2014. The evolution of bark mechanics and storage across habitats in a clade of tropical trees. *Am. J. Bot.* 101(5), 764–777.

ROSELL, J.A.; OLSON, M.E.; ANFODILLO, T.; MARTÍNEZ-MÉNDEZ, N. 2017. Exploring the bark thickness–stem diameter relationship: clues from lianas, successive cambia, monocots and gymnosperms. *New Phytol.* 215(2), 569–581.

SAMPEDRO, L.; VOLTAS, J.; MARTÍN-SANZ, R.C.; LÓPEZ-GOLDAR, X.; ZAS, R.; CLIMENT, J. 2014. Trade-offs among life history and ecophysiological traits underlying population differentiation in Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.). En: Coll, L.; Climent, J.; Ximenis, L.; Bravo-Oviedo, A.; Mutke, S. (eds.): Proceedings of the 5th International Conference on Mediterranean Pines (medPINE5) (p. 139). Solsona, CREAF.

SÁNCHEZ-PALOMARES, O.; SÁNCHEZ-SERRANO, F. 2000. Mapa de la Productividad Potencial Forestal de España. Cartografía digital. Madrid.

SANTOS-DEL-BLANCO, L.; BONSER, S. P.; VALLADARES, F.; CHAMBEL, M. R.; CLIMENT, J. M. 2013. Plasticity in reproduction and growth among 52 range-wide populations of a Mediterranean conifer: Adaptive responses to environmental stress. *J. Evol. Bio*. 26, 1912–1924.

SCHAFER, J. L.; BRESLOW, B. P.; HOHMANN, M. G.; HOFFMANN, W. A. 2015. Relative bark thickness is correlated with tree species distributions along a fire frequency gradient. *Fire Ecol.* 11(1), 74–87.

SCHNEIDER, C. A.; RASBAND, W. S.; ELICEIRI, K. W. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of

image analysis. *Nat. Methods* 9(7), 671–675.

SCHOLZ, F. G.; BUCCI, S. J.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F. C.; FRANCO, A. C.; MIRALLES-WILHELM, F. 2007. Biophysical properties and functional significance of stem water storage tissues in Neotropical savanna trees. *Plant Cell Enviro*. 30(2), 236–248.

SCHWILK, D. W.; ACKERLY, D. D. 2001. Flammability and serotiny as strategies: correlated evolution in pines. *Oikos* 94(2), 326–336.

SCHWILK, D. W.; GAETANI, M. S.; POULOS, H. M. 2013. Oak bark allometry and fire survival strategies in the Chihuahuan Desert Sky Islands, Texas, USA. *PLoS ONE* 8(11): e79285.

STEPHENS, S. L.; LIBBY, W. J. 2006. Anthropogenic fire and bark thickness in coastal and island pine populations from Alta and Baja California. *J. Biogeo.* 33(4), 648–652.

TAPIAS, R.; CLIMENT, J. M.; PARDOS, J. A.; GIL, L. 2004. Life histories of Mediterranean pines. *Plant Ecol*. 171(1–2), 53–68.

TAPIAS, R.; GIL, L.; FUENTES-UTRILLA, P.; PARDOS, J. A. 2001. Canopy seed banks in Mediterranean pines of south- eastern Spain: a comparison between *Pinus halepensis* Mill., *P. pinaster* Ait., *P. nigra* Arn. and *P. pinea* L. *J. Ecol.* 89, 629–638.

TESSLER, N.; WITTENBERG, L.; PROVIZOR, E.; GREENBAUM, N. 2014. The influence of short-interval recurrent forest fires on the abundance of Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.) on Mount Carmel, Israel. *For. Eco. Manag.* 324, 109–116.

VAN MANTGEM, P.; SCHWARTZ, M. 2003. Bark heat resistance of small trees in California mixed conifer forests: testing some model assumptions. *For. Eco. Manag*. 178, 341–352.

VANDERWEIDE, B. L.; HARTNETT, D. C. 2011. Fire resistance of tree species explains historical gallery forest community composition. *For. Eco. Manag*. 261(9), 1530–1538.

VÁZQUEZ, A.; MORENO, J. M. 1998. Patterns of Lightning, and People-Caused Fires in Peninsular Spain. *Int. J. Wildland Fire* 8(2), 103–115.

VINES, R. G. 1968. Heat transfer through bark, and the resistance of trees to fire. *Australian J. Bot.* 16(3), 499–514.

VOLTAS, J.; LUCABAUGH, D.; CHAMBEL, M. R.; FERRIO, J. P. 2015. Intraspecific variation in the use of water sources by the circum-Mediterranean conifer *Pinus halepensis*. *New Phytol.* 208(4), 1031–1041.

WEINER, J. 2004. Allocation, plasticity and allometry in plants. Perspect. *Plant Ecol. Evol. Syst*. 6(4), 207–215.

WRIGHT, S. D.; MCCONNAUGHAY, K. D. M. 2002. Interpreting phenotypic plasticity: the importance of ontogeny. *Plant Species Biol.* 17, 119–131.