



2025 | **16-20**
GIJÓN | JUNIO

9º CONGRESO **FORESTAL** ESPAÑOL

9CFE-1485

Organiza





COSTES DE CONSTRUCCIÓN DE LA CORTEZA EN UNA ESPECIE DE PINO MEDITERRÁNEO

HERRERO DE SAN LUIS, E. (1), CLIMENT, J. (2), LAFUENTE, F. (3), TURRIÓN, M.B. (3) y MARTÍN-SANZ, R.C. (4)

(1) Área de Edafología y Química Agrícola, Departamento de Ciencias Agroforestales. E.T.S. Ingenierías Agrarias, Universidad de Valladolid, 34004, Palencia, España.

(2) ICIFOR-INIA, CSIC. Instituto Universitario de Investigación en Gestión Forestal Sostenible (iuFOR). Unidad Asociada de I+D+i al CSIC (Gestión Forestal Sostenible). Ctra. A Coruña Km 7.5, 28040, Madrid, España

(3) Área de Edafología y Química Agrícola, Departamento de Ciencias Agroforestales. Instituto Universitario de Investigación en Gestión Forestal Sostenible (iuFOR), E.T.S. Ingenierías Agrarias, Universidad de Valladolid, 34004, Palencia, España

(4) SMART Ecosystems Group. Departamento de Producción Vegetal y Recursos Forestales. Instituto Universitario de Investigación en Gestión Forestal Sostenible (iuFOR), E.T.S. Ingenierías Agrarias, Universidad de Valladolid, 34004, Palencia, España

Resumen

El espesor de corteza es un carácter de adaptación al fuego en plantas, influido por factores ambientales. En climas secos y con períodos vegetativos cortos, las poblaciones de *Pinus halepensis* necesitan más tiempo y recursos para alcanzar un espesor mínimo de corteza en la base del árbol que permita su supervivencia bajo incendios de intensidad moderada, aumentando el riesgo de inmadurez (muerte por fuego antes de lograr un banco aéreo de semillas que asegure el reclutamiento). Para comprender los patrones ecotípicos y la plasticidad fenotípica de este carácter y la asignación relativa de recursos, resulta indispensable conocer los costes de construcción de corteza y madera. Para ello, utilizamos muestras de corteza y madera obtenidas a la altura del pecho y en la base del árbol en un experimento de procedencias de *P. halepensis*, realizando análisis de C/N y determinación de cenizas/nitratos, ya que la concentración de C es un buen indicador de estos costes.

Los costes de construcción han sido mayores para corteza, considerando las dos alturas son mayores en la base del árbol y se encuentran diferencias significativas entre poblaciones también. Esto refleja la necesidad de tener en cuenta la asignación de recursos a caracteres vitales en la gestión.

Palabras clave

Adaptaciones al fuego, asignación, recursos, espesor de corteza, *Pinus halepensis*, madera.

1.Introducción



El cambio climático modifica tanto el comportamiento de las especies como las dinámicas climáticas de la Tierra. Los eventos climáticos extremos como fuertes lluvias, periodos de sequía más frecuentes y severos, y los nuevos regímenes de incendios son cada vez más comunes. Este cambio de los patrones bioclimáticos puede afectar de forma desigual a la adaptación de las especies vegetales a sus hábitats. En concreto, los nuevos regímenes de incendios tienen graves impactos y consecuencias en los ecosistemas forestales a nivel mundial (DE RIGO et al., 2017), reduciendo en muchos casos la capacidad de adaptación de las especies.

El fuego es un elemento presente a nivel global en muchos tipos de ecosistemas, como por ejemplo el mediterráneo, teniendo un papel determinante en el modelado de la distribución de la fauna y la flora (KEELEY et al., 2011). Más de la mitad de la superficie terrestre es propensa a sufrir incendios, mientras que un tercio de la superficie se quema de forma frecuente e intensa (CHUVIECO et al., 2008). Por ello, el régimen del fuego tiene un papel significativo en el modelado de la composición genética y las adaptaciones de las especies a lo largo del tiempo, debido a su interacción con caracteres de historia vital (BUDDE et al., 2017). La sucesión de incendios frecuentes puede crear cuellos de botella en las poblaciones por la muerte de individuos antes de la creación de un banco aéreo de semillas, reduciendo así la población efectiva y la diversidad genética (WHELAN, 1995). Además, el fuego funciona como presión selectiva en caracteres adaptativos, dejando trazas detectables en genes específicos implicados en esos caracteres (PARCHMAN et al., 2012).

La teoría de historia vital (LHT) (STEARNS, 1989) es una parte importante de la ecología evolutiva. Esta rama de la ecología se enfoca en estudiar las adaptaciones de las especies y el efecto de la selección natural y de otras fuerzas evolutivas genéticas y estocásticas que afectan a las poblaciones y a las especies (KREBS, 1972). Los caracteres adaptativos son aquellos que proporcionan ventajas adaptativas en un ambiente específico (KEELEY et al., 2011). Por su parte, la teoría de historia vital estudia los motivos por los que la selección natural favorece adaptaciones concretas en cada organismo (KREBS, 1972). Esta teoría hace referencia a las series de eventos relacionados con las adaptaciones durante la vida de un organismo, que son modelados por la selección natural para proporcionar el mayor número de descendencia viable (ROFF, 1993).

La asignación es el concepto central de la teoría de historia vital, porque los recursos asignados a una función no están disponibles para otra, lo que supone la existencia de compensaciones evolutivas o *trade-offs* (MARTÍN, 2018a; MOONEY, 1972; GRACE, 1997). Estas compensaciones entre funciones vitales (reproducción, crecimiento y defensa) vienen reguladas por el balance entre costes y beneficios, en términos de aptitud, de cada una de las funciones (KORICHEVA et al., 2004). La asignación de recursos en plantas hace referencia al reparto de elementos esenciales como agua, carbono, nitrógeno y otros nutrientes entre diversos caracteres que cumplen funciones básicas como la fotosíntesis, la adquisición de nutrientes, el crecimiento o la reproducción (BLOOM et al., 1985; LOVETT-DOUST, 1989; KINGSTON-SMITH, 2001; BENNET et al., 2012). El patrón de distribución de recursos entre órganos y procesos metabólicos influye de forma significativa el



crecimiento de las plantas y su adecuación a un nicho ecológico concreto (WILLIAMS et al., 1987).

Los costes de construcción en plantas se entienden como la glucosa total necesaria para sintetizar un gramo de biomasa, y están sujetos a variaciones substanciales entre especies de plantas y tejidos vegetales (POORTER, 1994). Esta variación en los costes refleja la diferencia entre las vías biosintéticas, los requerimientos energéticos y los patrones de asignación de carbono entre especies y tejidos vegetales. Existen diferentes metodologías para cuantificar los costes de construcción en plantas. Uno de los métodos se basa en el análisis de todos los químicos constituyentes de la planta y sus vías biosintéticas, sin embargo, supone un nivel de detalle excesivamente minucioso y que no suele aportar grandes diferencias, por lo que se opta por la estimación de los costes de categorías de componentes como lípidos, lignina, componentes orgánicos de nitrógeno, hemicelulosa, ácidos orgánicos y minerales, basados en las vías biosintéticas más probables (PENNING DE VRIES et al., 1974; POORTER, 1994). VERTREGT & PENNING DE VRIES (1987) propusieron un enfoque más simple, con la correlación entre el estado de reducción de diferentes componentes y su contenido en carbono. De este modo, postulan que la determinación de cenizas y del contenido de carbono del material vegetal proporciona una estimación de los costes de construcción satisfactoria, demostrando la eficacia de esta metodología con frutas y semillas de distintas especies, que presentan grandes variaciones en su contenido de lípidos, el constituyente con mayor concentración de carbono y costes de construcción (POORTER, 1994).

En este estudio nos enfocamos en el espesor de corteza como carácter de adaptación al fuego (PAUSAS, 2015), que es la característica de la corteza más estudiada por su correlación con el aislamiento térmico y la protección frente al fuego (HOFFMANN et al., 2012). Recientemente la correlación entre el espesor de la corteza y el régimen de incendios atrae gran interés científico (PAUSAS, 2015, 2017; ROSELL, 2016). Normalmente la corteza gruesa se relaciona con especies tolerantes al fuego, que se caracterizan por la supervivencia de los adultos como estrategia vital. Algunas especies de pino con esta estrategia son *Pinus pinaster*, *Pinus ponderosa* o *Pinus palustris* entre otros (JACKSON et al., 1999; KEELEY & ZEDLER, 2000). Sin embargo, algunos estudios han mostrado que especies con otras estrategias vitales muestran también gran variación en el espesor de corteza, pudiendo ser un carácter de adaptación al fuego más importante de lo que se pensaba para la supervivencia de estas especies. Es el caso, por ejemplo, de *Pinus halepensis* Mill. (pino carrasco), que es una *obligate-seeder*, es decir, su estrategia vital es la persistencia de la población a través de un elevado banco aéreo de semillas. Para mantener este banco aéreo de semillas en un ecosistema propenso a incendios, esta especie tiene serotinia (carácter de adaptación al fuego) y otras características reproductivas. Sin embargo, MARTÍN-SANZ et al (2019) comprobaron que el espesor de corteza varía mucho entre las poblaciones de esta especie, permitiendo en algunos casos la supervivencia de los árboles adultos a cierto tipo de incendios.

Por todo esto, en este estudio nos centramos en el pino carrasco, una especie de



pino mediterráneo, originaria de Siria, con distribución circunmediterránea. Esta distribución actual es el resultado de una expansión hacia el oeste, lo que explica la reducida diversidad genética observada tanto en marcadores neutrales como en ciertos rasgos cuantitativos, particularmente en poblaciones ibéricas (BUCCI et al., 1998; TAPIAS et al., 2001). Debido a su alta capacidad de colonización y su tolerancia a la sequía, esta especie se utiliza habitualmente para reforestar en climas semiáridos. Por este motivo se encuentra en muchos rodales de repoblación a lo largo de zonas secas del Mediterráneo (GIL, 1996), con el objetivo de restauración o como bosques protectores. También se utiliza como ornamental en zonas con pocos recursos para otras especies (CHAMBEL et al., 2013).

El pino carrasco es un modelo excelente para el estudio del pasado y el futuro de los procesos de adaptación local (LEV-YADUN & SEDEROFF, 2000), y para investigar los caracteres de adaptación al fuego. Esto es debido a varias características de su ciclo vital, como su reproducción temprana (permite medidas tempranas de caracteres reproductivos) o el hecho de que los conos femeninos permanecen adheridos a las ramas después de su apertura y liberación de semillas (facilitando el seguimiento de los eventos de reproducción femenina desde el inicio de la reproducción) (MARTÍN-SANZ, 2018a; NE'EMAN et al., 2004; NE'EMAN et al., 2011; TAPIAS et al., 2004). Debido a su estrategia de historia vital, se había considerado que la corteza no es una característica clave en la supervivencia y persistencia de las poblaciones de esta especie, pero recientemente se ha demostrado lo contrario. Se ha observado como aquellos individuos con un espesor de corteza mayor en la base del árbol son capaces de sobrevivir tras determinado régimen de incendios, de esta forma aumenta su éxito reproductivo, ya que son capaces de resistir el fuego y llegar a formar un banco aéreo de semillas mínimo (MARTÍN-SANZ, 2018a; MARTÍN-GÓMEZ, 2020).

Para entender mejor los patrones ecotípicos y la plasticidad fenotípica del espesor de corteza en esta especie, así como los patrones de asignación de recursos a este carácter entre poblaciones, es fundamental estudiar los costes de construcción de la corteza y la madera en esta especie.

2. Objetivos

El principal objetivo de este trabajo es determinar los costes de construcción de la corteza frente a los de la madera en distintas poblaciones de toda la distribución natural de *P. halepensis* para así comprender mejor los patrones ecotípicos y la plasticidad fenotípica del espesor de corteza estudiados previamente en esta especie, además de los patrones de asignación de recursos entre poblaciones. Para ello, comparamos los costes de construcción de la corteza frente a los costes de construcción de la madera en poblaciones de pino carrasco considerando también la corteza a la altura del pecho y en la base del árbol.

En base a los conocimientos previos sobre la corteza en *P. halepensis*, nuestra hipótesis es que las poblaciones asignarán más recursos, y por tanto los costes de construcción serán mayores, en la corteza en la base del árbol que a la altura del pecho para reducir así el riesgo de inmadurez. En cuanto a la madera, no esperamos diferencias significativas entre poblaciones en su coste de construcción,

pero sí entre los costes en la base del árbol y la altura del pecho.

3. Metodología

3.1. Obtención de muestras de madera y corteza

Las muestras de corteza y madera de pino carrasco utilizadas en este estudio vienen de un ensayo de procedencias en ambiente común que forma parte de la red nacional de ensayos genéticos forestales GENFORED (<https://www.genfored.es/>). Este ensayo se instaló en 1997 y se ha replicado en seis con condiciones climáticas y edáficas diferentes, lo que permite distinguir los efectos genéticos de los ambientales al estudiar los caracteres de historia vital. Engloba 52 poblaciones de *Pinus halepensis* de toda la distribución natural de la especie (CLIMENT et al., 2008; MARTÍN-SANZ, 2018).

Para el estudio de los costes de construcción de madera y corteza utilizamos muestras obtenidas de la parcela situada en el municipio de Altura (Castellón) perteneciente al ensayo indicado anteriormente. Este sitio de ensayo presenta condiciones climáticas y edáficas favorables para esta especie. Las muestras de madera y corteza se obtuvieron de una clara realizada para reducir la competencia entre árboles. Actualmente tenemos analizadas muestras de 8 de las procedencias del ensayo de España, Grecia y Túnez (Tabla 1), aunque según vayan avanzando los análisis se ampliará este número hasta tener muestras de 19 procedencias que representan bien los diferentes ambientes de la distribución natural de la especie (CLIMENT et al. 2004).

Tabla 1. Regiones de procedencia de *Pinus halepensis* presentes en el ensayo

Código	Código en campo	Origen
P011CAB	11	Cabanellas (Girona)
P021TIV	21	Tivissa (Tarragona)
P092TUE	92	Tújar (Valencia)
P101TIB	101	Tibi (Alicante)
P105BIC	105	Bicorp (Valencia)
P111BIM	111	Benicasim (Castellón)
P131VIL	131	Villajoyosa (Alicante)
P142MVA	142	Monovar (Alicante)
P152BEN	152	Benamaurel (Granada)



P154SAN	154	Santiago-Pontones (Jaén)
P157ESP	157	Alhama de Murcia (Murcia)
P172CAR	172	Carratraca (Málaga)
P173FRI	173	Frigiliana (Málaga)
P182PMC	182	Palma de Mallorca (Mallorca)
P185GAL	185	Calviá (Mallorca)
P211IST	211	Istaia-eyboia (Grecia)
P214KAS	214	Kassandra (Grecia)
P231TAR	231	Litorale Tarantino (Italia)
P241THA	241	Thala (Túnez)

3.2. Determinación de los costes de construcción en laboratorio

Los análisis llevados a cabo en el laboratorio han sido diseñados con el propósito de determinar los costes de construcción de la corteza y la madera basándonos en el contenido en N y C, cenizas, alcalinidad y contenido de nitratos, que son los parámetros necesarios para la determinación de los costes siguiendo la metodología de POORTER & VILLAR (1997). Antes del análisis de los costes propiamente dicho, se determinó la humedad de un conjunto aleatorio de muestras de corteza y madera, para comprobar que partimos de las mismas humedades y no íbamos a tener errores por este motivo. La determinación de la humedad se realizó secando las muestras en la estufa a 60°C durante 1 h. Para determinar el C y N total de las muestras se utilizó el LECO CHN 2000 Analyzer. A continuación, se determinó el contenido de cenizas por diferencia de peso entre la muestra seca y tras su calcinación en mufla a 550°C durante 2 horas. Una vez obtenidas las cenizas, se determinó la alcalinidad de las cenizas con una valoración por retroceso de NaOH 0.05N (POORTER & VILLAR, 1997). Para determinar los nitratos es necesario su extracción previa, que conlleva los siguientes pasos: 1) incubación de la muestra a 40°C durante 1h en estufa, 2) centrifugado para separar el extracto de las partículas en suspensión y 3) realización de una colorimetría de salicilato con el extracto. Este método se basa en la reacción de sustitución aromática electrófila en la que el salicilato reacciona con iones nitronio (NO_2^+) para formar principalmente el compuesto nitrobenzoico (YANG et al., 1998).

3.3. Análisis estadístico

Hemos realizado un análisis preliminar con las 8 procedencias de las que tenemos muestras actualmente, para completarlo posteriormente cuando

concluyan los análisis de laboratorio para el resto de procedencias.

Por el momento hemos realizado análisis preliminares mediante ANOVA multifactorial para estudiar los costes de construcción de la corteza y de la madera tanto en la base del árbol como a la altura del pecho entre procedencias. También hemos determinado la diferencia en los costes de construcción entre madera y corteza a las dos distintas alturas estudiadas (base del árbol y altura del pecho). Estos análisis iniciales se han realizado con el software estadístico de Excel.

4. Resultados y Discusión

Nuestros resultados indicaron que los costes de construcción de la corteza son mayores que los de la madera en general para todas las procedencias, tanto en la base del árbol como a la altura del pecho (Tabla 2). Como esperábamos, los costes de construcción de la corteza fueron mayores que los costes de construcción de la madera, tanto en la base del árbol ($F = 23,83$, $P = 0,003$; Figura 1) como a la altura del pecho ($F = 7,03$, $P = 0,033$; Figura 2), de forma general para casi todas las procedencias (Tabla 2).

Tabla 2. Costes de construcción de corteza y madera en la base del árbol y a la altura del pecho por procedencias. Error estándar y media global para cada variable.

PROV	CORTEZA BASE		MADERA BASE		CORTEZA PECHO		MADERA PECHO	
	Media	Error Est.	Media	Error Est.	Media	Error Est.	Media	Error Est.
142	1,70	0,14	1,24	0,12	1,42	0,29	1,29	0,10
152	1,74	0,14	1,37	0,13	1,41	0,18	1,27	0,08
154	1,66	0,13	1,41	0,11	1,76	0,18	1,27	0,09
157	1,47	0,13	1,29	0,11	1,92	0,24	1,34	0,14
172	1,84	0,23	1,27	0,13	1,37	0,18	1,15	0,09
211	1,79	0,15	1,47	0,12	1,56	0,41	1,82	0,21
214	1,58	0,15	1,38	0,12	1,50	0,21	1,22	0,09
241	1,46	0,13	1,35	0,11	1,24	0,29	1,25	0,10
MEDIA	1,65	0,15	1,35	0,12	1,52	0,25	1,33	0,11

Las principales diferencias en los costes de madera y corteza en la base del árbol (Figura 1) las encontramos para las procedencias que dedican sus recursos principalmente a tener una reproducción precoz y un elevado grado de serotinia (MARTÍN-SANZ et al., 2017). Como se vio en estudios previos, estas procedencias,

tienen un espesor mínimo de corteza en la base del árbol que les permita sobrevivir a incendios moderados, reduciendo así el riesgo de inmadurez (MARTÍN-SANZ et al., 2019). Nuestros resultados están en línea con esos hallazgos previos ya que son esas procedencias las que más recursos destinan a la corteza en la base del árbol, teniendo por ello más costes de construcción (por ejemplo, la procedencia número 172 procedente del sur de España).

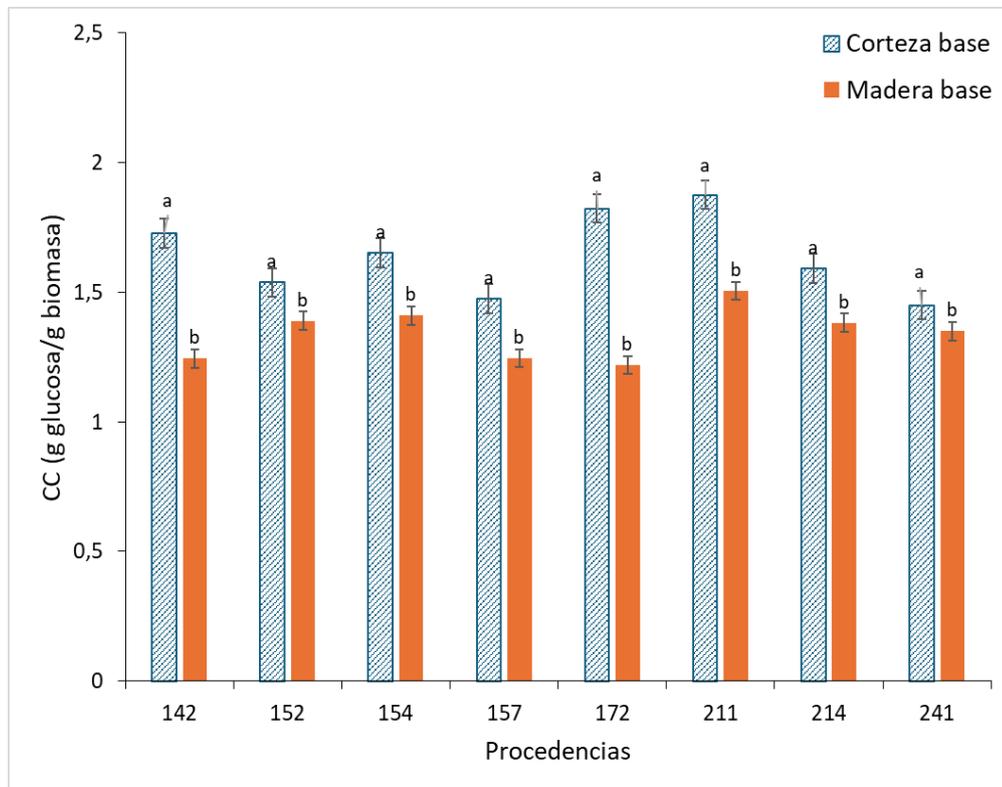


Figura 1. Costes de construcción de corteza y madera en la base del árbol para cada procedencia. Las letras indican diferencias significativas entre grupos.

En cuanto a los costes de corteza y madera a la altura del pecho, los resultados también indican diferencias significativas entre ambas alturas, con variedad de comportamiento en función de la procedencia (Figura 2). En este caso, las procedencias que invierten más en crecimiento y menos en reproducción y serotinia (como las procedencias 154 y 157 del este de España; MARTÍN-SANZ et al., 2018). Esto puede indicar que, debido a que estas procedencias dedican más recursos al crecimiento y por ello, necesitan más tiempo para alcanzar un banco aéreo de semillas suficiente que permita la persistencia de la población en caso de incendio, invierten más recursos en la corteza a la altura del pecho en comparación con la madera, para así tener una mayor protección durante más tiempo.

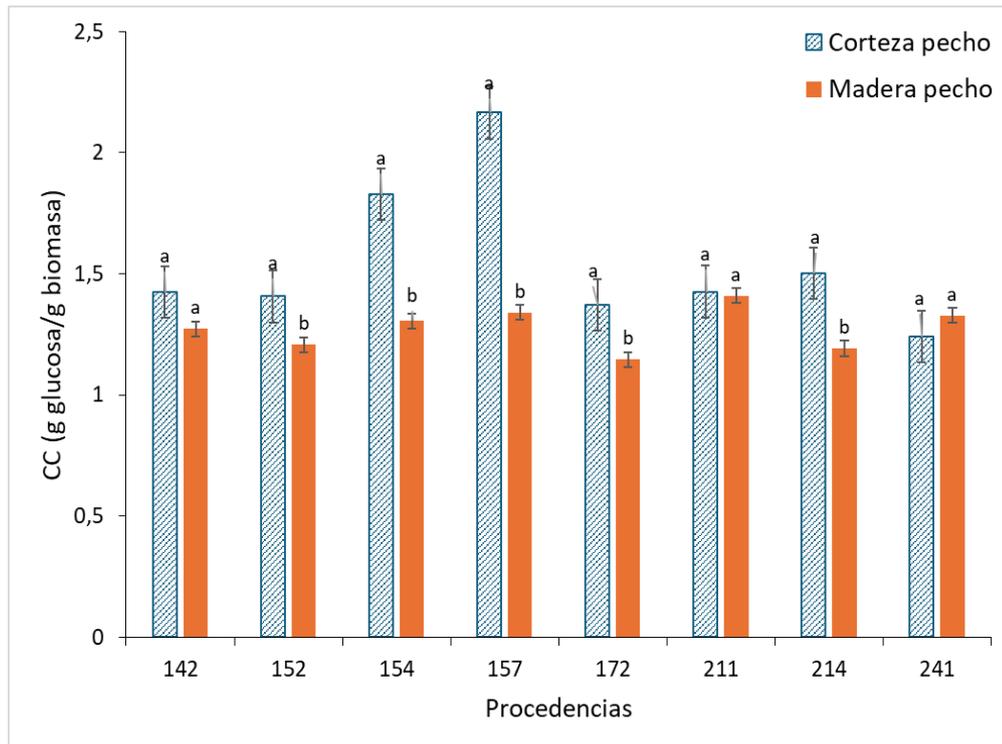


Figura 2. Costes de construcción de corteza y madera a la altura del pecho para cada procedencia. Las letras indican diferencias significativas entre grupos.

Nuestros resultados indicaron también diferencias significativas en los costes de construcción de la corteza entre la base del árbol y la altura del pecho entre procedencias, pero sin un patrón claro (Figura 3). Las procedencias del este de la distribución y del norte de España como la 157, invierten más recursos en la corteza a la altura del pecho que en la base, probablemente debido a lo explicado anteriormente. En cuanto a las procedencias del sur de España, norte de África, asignan más recursos en la base del árbol para reducir el riesgo de inmadurez que pondría en peligro la persistencia de la población (MARTÍN-SANZ, 2018).

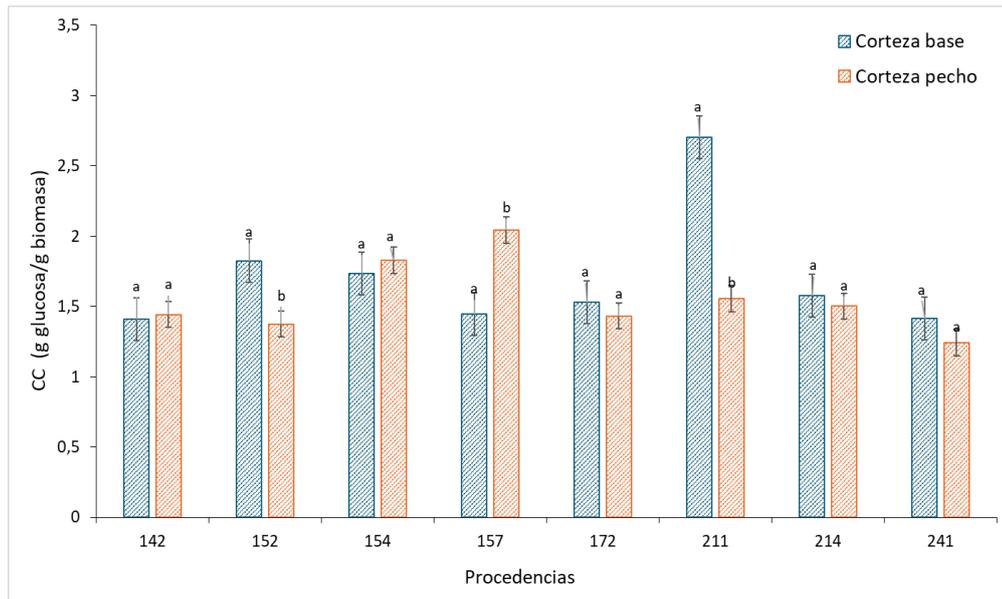


Figura 3. Costes de construcción de la corteza en la base del árbol y a la altura del pecho para cada procedencia. Las letras indican diferencias significativas en los costes a cada una de las dos alturas consideradas para cada procedencia.

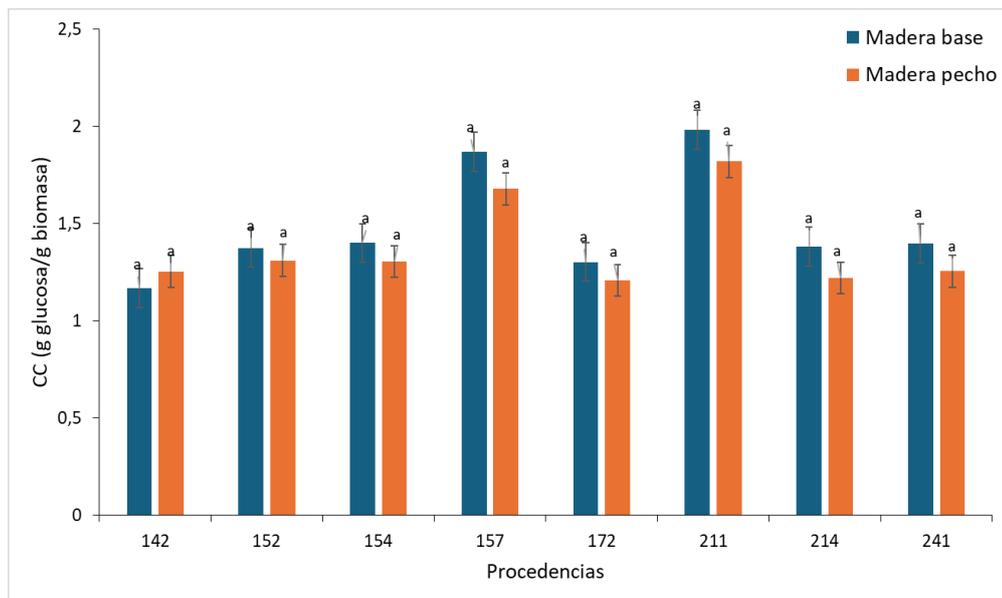


Figura 4. Construcción de la corteza en la base del árbol y a la altura del pecho para cada procedencia. Las letras indican diferencias significativas en los costes a cada una de las dos alturas consideradas para cada procedencia

Por último, los costes de construcción de la madera en la base del árbol y a la altura del pecho no fueron significativamente distintos dentro de las procedencias. Es decir, todas ellas, asignan una misma cantidad de recursos a la construcción de estos dos tejidos a esas dos alturas, algo lógico ya que siendo la misma especie no cabría esperar diferencias grandes en la formación de la madera. Sin embargo, sí vemos que hay diferencias entre procedencias en los costes de construcción de la



madera a las distintas alturas, mostrando menor coste la procedencia 172 (del sur de España) y mayores costes las procedencias 157 y 211 (ver MARTÍN-SANZ, 2018 para más información sobre las procedencias).

5. Conclusiones

Nuestros resultados indican que las poblaciones de *P. halepensis* asignan diferente cantidad de recursos a la corteza en la base del árbol y a la altura del pecho, además de que gastan también más recursos en la formación de la corteza que de la madera. Las poblaciones que más recursos invierten en la corteza, es decir, cuyo coste de construcción es mayor, son aquellas que necesitan reducir el riesgo de inmadurez para asegurar la persistencia de la población. Estos resultados corroboran los hallazgos previos sobre diferencias genéticas y fenotípicas en el espesor de corteza entre poblaciones de esta especie. Estos resultados nos permiten comprender mejor cómo funciona la asignación de recursos entre caracteres de historia vital y pone de manifiesto la importancia de la corteza en una especie cuya estrategia vital frente al fuego es la persistencia de la población mediante serotinia y reproducción temprana. Sin embargo, algunas de sus poblaciones utilizan parte de sus recursos para defenderse del fuego con un espesor crítico de corteza que les permita sobrevivir a incendios superficiales o de baja y media intensidad. Todo esto, es fundamental para las nuevas estrategias de gestión sostenible y conservación de los ecosistemas forestales, y debe tenerse en cuenta a la hora de decidir realizar quemas prescritas, ya que pueden no funcionar como se espera dependiendo de las adaptaciones y estrategias de las distintas poblaciones.

6. Agradecimientos

Este trabajo forma parte del Trabajo Fin de Máster del autor principal para el Máster en Ingeniería de Montes en la Escuela Técnica Superior de Ingenierías Agrarias de Palencia (UVa), se agradece la participación de los profesores. Así mismo, se agradece el apoyo del equipo del proyecto BIOCUMFOREST en la realización del mismo.

7. Bibliografía

- BENNETT, E., ROBERTS, J. A., & WAGSTAFF, C. (2012). Manipulating resource allocation in plants. *Journal of Experimental Botany*, 63(9), 3391-3400.
- BLOOM, A.J., CHAPIN, F.S. AND MOONEY, H.A., 1985. Resource limitation in plants—an economic analogy. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 16: 363-392.
- BUCCI, G., ANZIDEI, M., MADAGHIELE, A., AND VENDRAMIN, G. G. (1998). Detection of haplotypic variation and natural hybridization in halepensis-complex pine species using chloroplast simple sequence repeat (SSR) markers. *Mol. Ecol.* 7, 1633–1643.
- BUDDE, K. B., GONZÁLEZ-MARTÍNEZ, S. C., NAVASCUÉS, M., BURGARELLA, C., MOSCA, E., LORENZO, Z., ... & HEUERTZ, M. (2017). Increased fire frequency promotes stronger spatial genetic structure and natural selection at regional and



- local scales in *Pinus halepensis* Mill. *Annals of Botany*, 119(6), 1061-1072.
- CHAMBEL, M. R., CLIMENT, J., PICHOT, C., & DUCCI, F. (2013). Mediterranean pines (*Pinus halepensis* Mill. and *brutia* Ten.). Forest tree breeding in Europe: current state-of-the-art and perspectives, 229-265.
- CHUVIECO, E., GIGLIO, L., & JUSTICE, C. (2008). Global characterization of fire activity: toward defining fire regimes from Earth observation data. *Global change biology*, 14(7), 1488-1502.
- CLIMENT, J., PRADA, M. A., CALAMA, R., CHAMBEL, M. R., DE RON, D. S., & ALÍA, R. (2008). To grow or to seed: ecotypic variation in reproductive allocation and cone production by young female Aleppo pine (*Pinus halepensis*, *Pinaceae*). *American Journal of Botany*, 95(7), 833-842.
- DE RIGO, D., LIBERTÀ, G., DURRANT, T. H., VIVANCOS, T. A., & SAN-MIGUEL-AYANZ, J. (2017). Forest fire danger extremes in Europe under climate change: variability and uncertainty. Publications Office of the European Union.
- GIL, L. (1996). Regiones de procedencia de *Pinus halepensis* Mill. en España. Organismo Autónomo Parques Nacionales.
- GRACE, J. (1997). Allocation by Plants. *Plant resource allocation*, 279.
- HOFFMANN, W. A., GEIGER, E. L., GOTSCH, S. G., ROSSATTO, D. R., SILVA, L. C., LAU, O. L., HARIDASAN, M., & FRANCO, A. C. (2012). Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. *Ecology letters*, 15(7), 759-768.
- 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. *The American Naturalist*, 153(6), 614-632.
- KEELEY, J. E., & ZEDLER, P. H. (2000). 12 Evolution of life histories in *Pinus*. *Ecology and Biogeography of Pinus*, 219.
- KEELEY, J. E., BOND, W. J., BRADSTOCK, R. A., PAUSAS, J. G., & RUNDEL, P. W. (2011). *Fire in Mediterranean ecosystems: ecology, evolution and management*. Cambridge University Press.
- KEELEY, J. E., PAUSAS, J. G., RUNDEL, P. W., BOND, W. J., & BRADSTOCK, R. A. (2011). Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits. *Trends in plant science*, 16(8), 406-411.
- KINGSTON-SMITH, A. (2001). Resource allocation. *Trends in Plant Science*, 6(2), 48-49.
- KORICHEVA, J., NYKÄNEN, H., & GIANOLI, E. (2004). Meta-analysis of trade-offs among plant antiherbivore defenses: are plants jacks-of-all-trades, masters of all? *The American Naturalist*, 163(4), E64-E75.
- KREBS, C. J. (1972). *Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance*.
- LEV-YADUN, S., & SEDEROFF, R. (2000). Pines as Model Gymnosperms To Study Evolution, WoodFormation, and Perennial Growth. *Journal of Plant Growth Regulation*, 19(3).
- LOVETT-DOUST, J., 1989. Plant reproductive strategies and resource allocation. *Trends Ecol. Evol.*, 8: 230-234.



- MARTÍN-GÓMEZ, S. (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.
- MARTÍN-SANZ, R. C. (2018a). Evolutionary ecology of fire-adaptive traits in a Mediterranean pine species
- MOONEY, H. (1972). The carbon balance of plants. *Annual review of ecology and systematics*, 315-346.
- NE'EMAN, G., GOUBITZ, S., & NATHAN, R. (2004). Reproductive traits of *Pinus halepensis* in the light of fire—a critical review. *Plant Ecology*, 171, 69-79.
- NE'EMAN, G., GOUBITZ, S., WERGER, M. J., & SHMIDA, A. (2011). Relationships between tree size, crown shape, gender segregation and sex allocation in *Pinus halepensis*, a Mediterranean pine tree. *Annals of Botany*, 108(1), 197-206.
- PARCHMAN, T. L., GOMPERT, Z., MUDGE, J., SCHILKEY, F. D., BENKMAN, C. W., & BUERKLE, C. A. (2012). Genome-wide association genetics of an adaptive trait in lodgepole pine. *Molecular ecology*, 21(12), 2991-3005.
- PAUSAS, J. G. (2015). Bark thickness and fire regime. *Functional ecology*, 29(3), 315-327.
- PAUSAS, J. G. (2017). Bark thickness and fire regime: another twist. *New Phytologist*, 213(1), 13-15.
- PENNING DE VRIES, F. W. T., BRUNSTING, A.H.M. & VAN LAAR, H.H. 1974. Products, requirements and efficiency of biosynthetic processes: a quantitative approach. *J. Theor. BioI.*, 45, 339-377
- POORTER, H. (1994). Construction costs and payback time of biomass: a whole plant perspective. A whole plant perspective on carbon-nitrogen interactions, 111-127.
- POORTER, H. (1994). The fate of acquired carbon in plants: chemical composition and construction costs. *Plant resource allocation*, 39-72.
- POORTER, H., & VILLAR, R. (1997). Chemical composition of plants: causes and consequences of variation in allocation of C to different plant constituents. *Plant resource allocation*, 39-72.
- ROFF, D. (1993). *Evolution of life histories: theory and analysis*. Springer Science & Business Media.
- ROSELL, J. A. (2016). Bark thickness across the angiosperms: more than just fire. *New Phytologist*, 211(1), 90-102.
- STEARNS, S. C. (1989). Trade-offs in life-history evolution. *Functional ecology*, 3(3), 259-268.
- TAPIAS, R., CLIMENT, J., PARDOS, J. A., & GIL, L. (2004). Life histories of Mediterranean pines. *Plant Ecology*, 171, 53-68.
- TAPIAS, R., GIL, L., FUENTES-UTRILLA, P., AND PARDOS, J. A. (2001). Canopy seed banks in Mediterranean pines of south-eastern Spain: a comparison between *Pinus*.
- VERTREGT, N. & PENNING DE VRIES, F.W.T. 1987. A rapid method for determining the efficiency of biosynthesis of plant biomass. *J. Theor. BioI.*, 128, 109-119
- WHELAN, R. J. (1995). *The ecology of fire*. Cambridge University Press.



WILLIAMS, K., PERCIVAL, F., MERINO, J. & MOONEY, H.A. 1987. Estimation of tissue construction cost from heat of combustion and organic nitrogen content. *Plant Cell Env.*, 10, 725-734

YANG, J. E., KIM, J. J., SKOGLEY, E. O., & SCHAFF, B. E. (1998). A simple spectrophotometric determination of nitrate in water, resin, and soil extracts. *Soil Science Society of America Journal*, 62(4), 1108-1115.