

Trabajo Fin de Máster

Plasticidad intraespecífica de rasgos funcionales en especies distribuidas en diferentes hábitats en la isla de La Palma



Guillermo Suárez Arencibia

Tutores: Jonay Cubas Díaz y Juana María González Mancebo.

Curso 2023-2024

JUANA MARÍA GONZÁLEZ MANCEBO, Profesora Titular del Departamento de Botánica, Ecología y Fisiología Vegetal y JONAY JESUS CUBAS DIAZ, Contratado Laboral de Interinidad del Departamento de Botánica, Ecología y Fisiología Vegetal,

CERTIFICAN

Que la memoria presentada por el alumno Guillermo Suárez Arencibia, titulada *Plasticidad intraespecífica de rasgos funcionales en especies distribuidas en diferentes hábitats en la isla de La Palma* ha sido realizada bajo nuestra dirección y consideramos que reúne todas las condiciones de calidad y rigor científico para optar a su presentación como Trabajo de Fin de Máster en la titulación del Máster en Biodiversidad Terrestre y Conservación en islas de la Universidad de La Laguna.

Y para que así conste y surta los efectos oportunos, firmamos el presente documento en San Cristóbal de La Laguna, en la fecha que consta al final de este documento.

Fdo.: Jonay Jesús Cubas Díaz

Fdo.: Juana María González Mancebo

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer toda la ayuda recibida por parte del grupo de investigación Plant Conservation and Biography de la Universidad de La Laguna. A Juan José García Alvarado, María Domínguez Santana, Jorge Rey Medina y Víctor Bello Rodríguez que me han apoyado durante todas las etapas de este trabajo tanto en los datos en campo como en facilitarme las variables climáticas necesarias. Y sobre todo quiero agradecer la ayuda a mi tutor Jonay Cubas Díaz, que me ha ayudado en todo el desarrollo de este trabajo además de acompañarme en las jornadas de campo, y a Juana María González Mancebo, que me ha guiado de cara a establecer el rumbo a seguir de este trabajo. Sin ustedes este trabajo nunca habría salido adelante.

Parte de este trabajo ha sido posible también gracias a la financiación por parte del Gobierno de Canarias a través de un Convenio de cooperación para realizar un estudio sobre la vulnerabilidad de las comunidades vegetales de Canarias frente a los riesgos inducidos por el cambio climático y también al Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Convenio de Cooperación entre la Universidad de La Laguna y Consejería de Transición Ecológica, Lucha contra el Cambio Climático y Planificación Territorial del Gobierno de Canarias.

ÍNDICE

1. RESUMEN.....	1
2. INTRODUCCIÓN.....	2
3. MATERIAL Y MÉTODOS	5
3.1 <i>Área de estudio</i>	5
3.2 <i>Selección de especies y método de estudio</i>	6
3.3 <i>Obtención de datos climáticos</i>	8
3.4 <i>Análisis estadístico</i>	9
4. RESULTADOS.....	9
4.1 <i>Diferencias en los rasgos funcionales considerados para las especies, biotipos y grupos de distribución de especies establecidos según su hábitat y amplitud de la distribución.</i>	10
4.2 <i>Influencia de las variables ambientales y del tamaño de las plantas (altura y diámetro) en los rasgos funcionales de las hojas y en el esfuerzo reproductor.</i>	17
4.3 <i>Plasticidad inter-poblacional de las especies y grupos de distribución de especies establecidos según su hábitat y amplitud de la distribución.....</i>	18
4.4 <i>Plasticidad funcional intra-poblacional e inter-poblacional</i>	23
5. DISCUSIÓN	25
6. CONCLUSIÓN	25
7. BIBLIOGRAFÍA	28

1. RESUMEN

El estudio de la variabilidad intraespecífica puede ayudar a mejorar las predicciones sobre la vulnerabilidad de las especies al cambio climático y a conocer qué factores modulan la plasticidad de los rasgos funcionales. En este trabajo, realizado en la isla de La Palma (Canarias), analizamos la plasticidad intra-poblacional e inter-poblacional de rasgos vegetativos foliares y de tamaño de la planta así como el esfuerzo reproductor y su relación con las condiciones climáticas en 76 taxones endémicos. Se comparan los resultados obtenidos para diferentes biotipos, hábitats y grupos de especies según la amplitud de su distribución. Los rasgos analizados variaron mucho según la especie y la población, las variables foliares y el esfuerzo reproductor estuvieron correlacionados con el tamaño de la planta, y se encontraron diferencias significativas en función del biotipo y el hábitat, así como para la plasticidad de algunos rasgos según la amplitud de la distribución. No fue posible obtener un modelo significativo utilizando variables climáticas para predecir los rasgos analizados o su plasticidad en el conjunto de las especies analizadas, y además se obtuvo una mayor variación dentro de las poblaciones que entre poblaciones. Son necesarios más estudios para poder comprender los factores que influyen en los rasgos funcionales y su plasticidad, y así poder entender mejor el comportamiento de las especies frente al cambio climático.

Palabras clave: cambio climático, islas canarias, distribución, hojas, endemismos.

2. INTRODUCCIÓN

El cambio climático está modificando la composición de las comunidades a escala global, en un proceso que conlleva cambios en las distribuciones de las especies, debido a la tendencia migratoria de éstas para mantener las condiciones climáticas del hábitat que ocupan. Así la migración está considerada como una de las respuestas adaptativas más importantes frente al calentamiento global (Foden *et al.* 2019). Entender la vulnerabilidad de las especies al cambio climático conlleva conocer los factores intrínsecos y extrínsecos que pueden restringir su respuesta (Dickson *et al.* 2019). Entre las restricciones a la capacidad adaptativa de las especies una de las más importantes es la tasa de regeneración, que determina las posibilidades de la especie para responder a la velocidad de cambio climático (Bello-Rodríguez *et al.*, 2023). En primera instancia, la capacidad de regeneración de las especies depende de la tasa de floración, la cual, debido a los efectos de las sequías y a los desajustes en la estacionalidad, está sufriendo profundos cambios (Tun *et al.*, 2021; Matesanz y Valladares, 2014). En el área mediterránea esto se está traduciendo en periodos de sequía prolongados que conllevan reducciones en las tasas de floración de las especies (Rosenzweig *et al.*, 2008; Gordo y Sanz, 2010).

Los rasgos funcionales se definen como "cualquier característica morfológica, estructural, bioquímica, fisiológica, fenológica o de comportamiento, medible a nivel individual, que afecta a la supervivencia y competitividad de los organismos, así como a las propiedades del ecosistema" (Violle *et al.*, 2007, Nock *et al.*, 2016).

Tradicionalmente se han clasificado a las especies en grupos funcionales, pero la definición del análisis de los rasgos ha pasado a ser más cuantitativa, lo que permite una ciencia más predictiva dentro de la ecología. Los enfoques basados en rasgos ahora se utilizan para responder preguntas de investigación sobre una amplia variedad de temas, que abarcan desde la composición de las comunidades vegetales y gradientes de diversidad de especies, hasta su capacidad de respuestas al cambio climático, lo que ha aumentado la demanda de datos sobre los rasgos de las plantas (Kattge *et al.*, 2020). Frecuentemente se utilizan datos bibliográficos para este tipo de análisis (Hanz *et al.*, 2023a), dado que la medición directa muchas veces representa muchos costes de trabajos de campo. Sin embargo, las mediciones de campo permiten en muchas ocasiones actualizar estos datos respecto a los bibliográficos y comprender qué rasgos funcionales pueden representar adaptaciones a factores ambientales.

Es sabido que los rasgos funcionales responden a las condiciones climáticas y cambian a lo largo de gradientes ambientales (Bruehlheide *et al.*, 2018; Cornwell & Ackerly, 2009; de Bello, *et al.*, 2005; Diaz *et al.*, 1998; Swenson *et al.*, 2012). Estas variaciones se pueden usar para evaluar variaciones significativas temporales y espaciales (Kattge *et al.*, 2020). Los rasgos funcionales incluyen características morfológicas y fenológicas que pueden vincularse a la autoecología de las especies, lo que abarca desde plantas individuales a propiedades de las comunidades y del conjunto de los ecosistemas, ayudando a comprender las posibles estrategias de respuesta a las variaciones ambientales. Los rasgos que influyen en el establecimiento y la proliferación podrían estar relacionados con la adquisición de recursos o la competitividad, como la altura de la planta, considerada un rasgo clave que diferencia tanto las estrategias ecológicas dentro de las comunidades.

Existe un balance entre los recursos dedicados al crecimiento vegetativo y a la reproducción (Collins *et al.*, 2021; Sporbert *et al.*, 2022, 1992; Piquot *et al.* 1998). Sobre este equilibrio actúan las condiciones ambientales, que pueden contribuir a la selección genética a favor de un comportamiento reproductivo particular en un entorno específico y, por tanto, a adaptaciones locales (Galen *et al.* 1991; Loehle 1987), aunque su evidencia es controvertida (Santamaria *et al.* 2003). Pero la relación entre crecimiento vegetativo y reproducción puede ser muy plástica en respuesta a diferentes condiciones ambientales (Fischer y Fiedler 2002), es decir, un ajuste del rendimiento no relacionado con diferencias genéticas (Bradshaw y Hardwick, 1984). Mejorar nuestro conocimiento sobre la importancia de las variaciones ambientales de las especies en la plasticidad fenotípica y reproductora, así como la relación entre crecimiento vegetativo y reproducción a escala local es de gran importancia para comprender cómo las plantas pueden responder a los cambios en las condiciones ambientales.

A pesar de que el estudio de la relación entre los rasgos funcionales y las condiciones ambientales se lleva realizando desde hace mucho tiempo, en muchas ocasiones la contribución de la variación intraespecífica al total de la variación de los rasgos funcionales en las comunidades ha sido ignorada al considerar que esta era despreciable respecto a la variación entre especies (Heilemier, 2019; Garnier *et al.*, 2001). No obstante, en diversos artículos se ha demostrado empíricamente que la variación intraespecífica puede componer gran parte de la variación de los rasgos funcionales de las comunidades a lo largo de gradientes ambientales (p.e. Albert *et al.*, 2010; Messier *et al.*, 2010; etc, Siefert *et al.*, 2015). La variación intraespecífica depende tanto de la variabilidad genética de la especie en cuestión como de la capacidad de la especie para mostrar diferentes fenotipos en función de las condiciones ambientales (plasticidad fenotípica) (Leimu and Fischer, 2008; Mason *et al.*, 2013; Henn *et al.*, 2018).

Se considera que las especies que presentan una gran variación intraespecífica son capaces de crecer en una mayor variedad de ambientes, aumentando con ello su nicho fundamental y su área de distribución (Fajardo & Siefert, 2019; Violle *et al.*, 2012; Violle & Jiang, 2009), y si esta variación se debe a la plasticidad fenotípica presentarían una mayor capacidad de adaptación a repentinos cambios climáticos (Benito Garzón *et al.*, 2019). En ese sentido, las islas podrían representar, una vez más, auténticos laboratorios para testar los factores que determinan las variaciones fenotípicas, dada su característica elevada diversidad climática y de hábitats en superficies relativamente reducidas. Comparar la plasticidad vegetativa y reproductora de especies con diferentes rangos de distribución, podría contribuir a arrojar luz sobre la pregunta de si las especies restringidas tienen mayor sensibilidad y consecuentemente están peor preparadas para afrontar el cambio climático que las especies de amplia distribución (González-Mancebo *et al.*, 2023).

Las Islas Canarias, consideradas como un punto caliente de biodiversidad en Europa (Myers *et al.* 2000), con cerca de 4000 especies terrestres endémicas (Martín Esquivel *et al.* 2005), son un archipiélago de islas oceánicas situado frente a la costa noroccidental africana que presenta una gran biodiversidad, y alta tasa de endemidad, producto del aislamiento y de activos procesos de especiación insular tras la colonización. Además, cuentan con una gran diversidad topográfica y climática que ha propiciado gran número de hábitats diferentes que han influido decisivamente en los procesos evolutivos conducentes a la especiación (Fernández-Palacios, 1999).

En lo que respecta a su flora, más de 600 especies (aproximadamente el 42% de la flora nativa de las islas) es endémica y desgraciadamente cerca del 30% se encuentra en alguna categoría de amenaza (Beierkuhnlein *et al.*, 2021; Caujapé-Castells, 2010; Reyes-Betancort *et al.*, 2008). Entre los principales factores responsables de esta elevada proporción se encuentran la presencia de herbívoros invasores (conejo europeo, muflón, arruí y ganado asilvestrado) (Garzón-Machado *et al.*, 2010; Irl *et al.*, 2012, Cubas *et al.*, 2018, 2019) y la destrucción y fragmentación de hábitats (Arechavaleta y Martín, 2008; del Arco *et al.*, 2018), a lo que hay que añadir recientemente el cambio climático (González-Mancebo *et al.*, 2023). En las últimas tres décadas, el cambio climático cobra cada vez más relevancia como motor de cambio de las comunidades y rarefacción de especies endémicas, tal como se está observado en la cumbre de la isla de Tenerife (p.e. Martín-Esquivel *et al.*, 2020) y como se espera en un futuro próximo especialmente por el incremento de la aridez (p.e Hanz *et al.*, 2023).

En las Islas Canarias se han desarrollado diversos estudios de rasgos funcionales, algunos utilizan rasgos funcionales categóricos (como la forma de dispersión, la suculencia o suculencia secundaria insular, longevidad, etc.) para relacionarlos con la distribución espacial de las especies (Irl *et al.*, 2020, Arjona *et al.*, 2018) o su vulnerabilidad frente al cambio climático (Hanz *et al.*, 2023). Otros utilizan rasgos generalmente continuos para testar teorías ecológicas, como el tipo de radiación evolutiva que predomina en las islas (Barajas, 2022), comparando la variación intraespecífica e interespecífica para ciertos caracteres funcionales en función de la categoría de origen de las especies (Hanz *et al.*, 2022a, Kühn *et al.*, 2020) y cómo varían éstas en función de la precipitación y temperatura (p.e. Hanz *et al.*, 2022a). Sin embargo, a pesar de la gran diversidad topográfica y climática, no conocemos estudios en Canarias que analicen la influencia de la distribución de las especies en la plasticidad de los rasgos funcionales. Por otro lado, la mayor parte de los estudios de rasgos funcionales se basan en caracteres vegetativos, pero las variaciones en la tasa reproductora están mucho menos estudiadas, incluso a escala global (Collins *et al.*, 2021; Sporbert *et al.*, 2022).

La isla de La Palma (Islas Canarias) presenta el relieve más acusado del archipiélago con respecto a su superficie (2.426 m. s.n.m. y 708 km²), por lo que desarrollar un trabajo a escala poblacional con muchas especies resulta menos costoso. Además, en esta isla se ha demostrado que la variación intraespecífica es más importante que la variación inter-específica en respuesta a factores ambientales limitantes, como las precipitaciones en un ecosistema árido (Hanz *et al.*, 2022a). Por todo lo expuesto anteriormente, este Trabajo de Fin de Máster tiene como objetivo general comprobar si existe relación entre la distribución de las especies y la plasticidad de determinados rasgos funcionales (biotipo, altura y diámetro de la planta, largo, ancho y área foliar y esfuerzo reproductor) en la isla de La Palma.

Para ello, nos proponemos los siguientes objetivos específicos: 1) Analizar si existen diferencias significativas en los rasgos funcionales considerados entre poblaciones para cada una de las especies estudiadas, y si varía para diferentes biotipos, hábitats, o con la amplitud del rango de distribución de las especies. 2) Analizar la influencia de las variables ambientales y del crecimiento de las plantas (altura y diámetro) en los rasgos funcionales de las hojas y en el esfuerzo reproductor 3) Evaluar si la plasticidad de los rasgos funcionales seleccionados varía dependiendo del tipo de hábitat o de la amplitud en la distribución de las especies, así como de las variables climáticas de las localidades analizadas. 4) Comparar la plasticidad funcional intra-poblacional e inter-poblacional.

3. MATERIAL Y MÉTODOS

3.1 Área de estudio

Este estudio se ha llevado a cabo en la isla de La Palma, entre los meses de julio de 2023 y mayo de 2024. Situada en la posición noroccidental del archipiélago, es la segunda isla más joven con unos 1.77 M.A (Carracedo *et al.*, 2001). Desde un punto de vista geológico, la isla puede dividirse en dos zonas: la mitad septentrional, más antigua y con mayor complejidad topográfica, con una amplia red de barrancos profundos, y la mitad meridional, más joven (apenas 0,123 M.A) y en la que se han producido ocho erupciones volcánicas en los últimos 500 años (Carracedo *et al.*, 2001) siendo la última en el año 2021 del volcán Tajogaite. Las temperaturas medias oscilan desde los 9°C en las zonas altas de cumbre hasta los 21°C en las zonas costeras (Garzón-Machado *et al.* 2014). Por su posición geográfica, La Palma es la isla más expuesta a los sistemas de bajas presiones procedentes del océano Atlántico que descargan grandes acumulaciones de lluvia. Debido a ello y a su altitud (2.426 msnm) es la isla canaria que mayores precipitaciones recibe (Garzón-Machado *et al.* 2014). Al igual que ocurre en otras islas Canarias, la mayor parte de la precipitación se concentra en las medianías del sector noreste, expuesta a los vientos alisios, alcanzando unas precipitaciones máximas de 1.500 mm anuales, mientras que en el sector suroeste y las zonas costeras presentan los valores más bajos de precipitación, con un mínimo de 200 mm (Garzón-Machado *et al.* 2014). Al igual que el resto de las islas Canarias, la Palma se caracteriza por presentar un clima mediterráneo.

Su complejidad climática y topográfica genera una gran variabilidad de hábitats para la flora de la isla, lo que se traduce en una gran variedad de comunidades vegetales, así como un gran número de taxones endémicos (53 endemismos insulares, 149 endemismos canarios y 38 endemismos macaronésicos) (BIOCAN,2024). Desde el punto de vista de la vegetación, la isla de La Palma alberga las principales comunidades climatófilas características de las Islas Canarias: matorral costero (*Echio brevirame-Euphorbio balsamiferae* S. y *Echio brevirame-Euphorbio canariensis* S.), bosque termoesclerófilo (*Rhamno crenulatae-Juniperion canariensis* S.), monteverde (*Pruno hixae-Lauretalia novocanariensis*), pinar (*Loto hillebrandi-Pino canariensis* S.) y matorral de cumbre (*Genisto benehoavensis-Adenocarpus spartioidis* S.) (del Arco & Rodríguez-Delgado, 2018). Sin embargo, en la mayoría de los casos, estas comunidades se han visto profundamente alteradas por las perturbaciones generadas de forma directa o indirecta por el ser humano. Los principales factores que han causado este retroceso de la vegetación clímax de estas comunidades son la presencia de herbívoros invasores (cabra, conejo y arruí, Garzón-Machado *et al.* 2010; Cubas *et al.*, 2021), la agricultura en los terrenos más llanos situados en la costa y medianías, las talas y la fragmentación de las zonas costeras debido a las urbanizaciones (del Arco *et al.*, 2018; del Arco *et al.* 2010; Hanz *et al.*, 2022b).

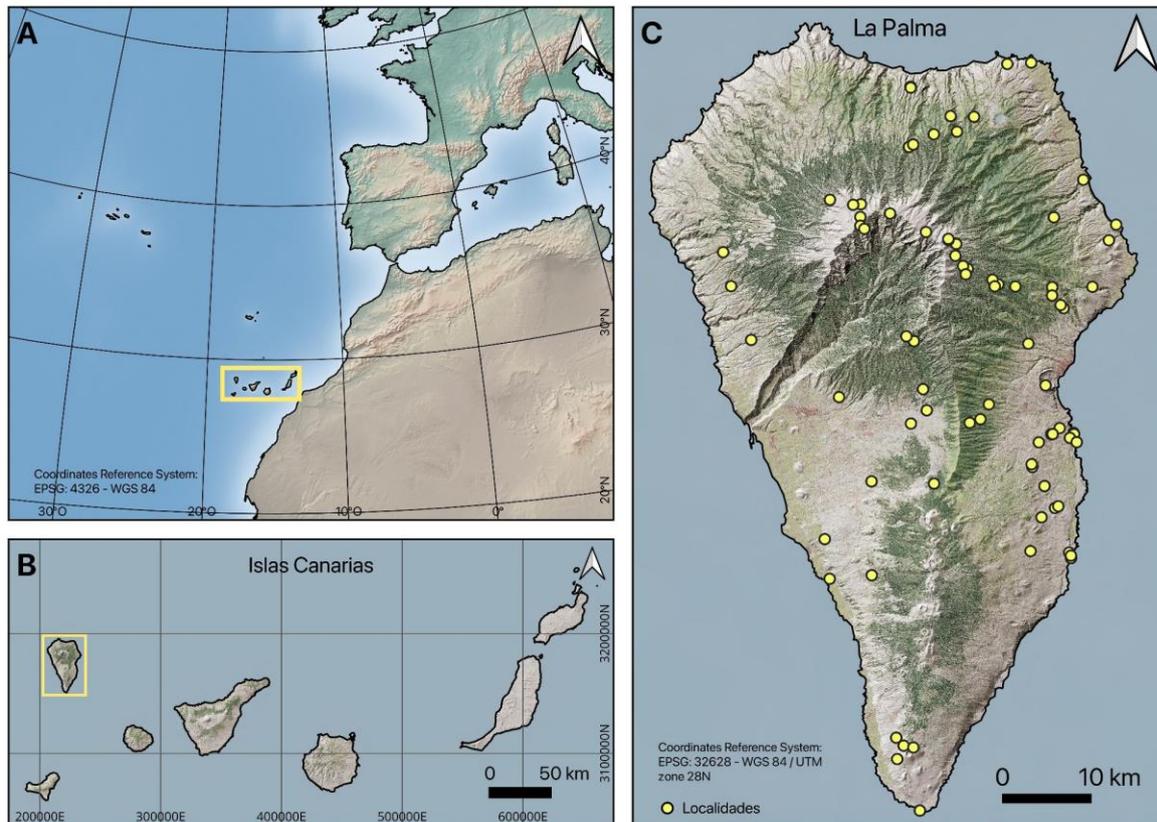


Fig. 1. Localización de las localidades muestreadas en la isla de La Palma. Fuentes: Mapa regional: Capa HYP_50M_SR_W (Cross Blended Hypso with Shaded Relief and Water) obtenida de Natural Earth Data, Capa Coastline obtenida de Natural Earth Data. Mapa de Canarias y La Palma: Modelo Terreno LIDAR (IDECAN GRAFCAN)(<https://idecan1.grafcan.es/ServicioWMS/MTL>).

3.2 Selección de especies y método de estudio

En este trabajo se analizaron diferentes rasgos funcionales de 75 taxones endémicos de la isla de La Palma (23 endemismos insulares, 39 canari0s y 13 macaronésicos), además de una especie nativa segura no endémica (*Cistus monspeliensis*), que fue incluida por su importancia a la hora de caracterizar las comunidades vegetales de la isla. Para ello, se seleccionaron 3 poblaciones de cada especie, aunque en aquellas especies de distribución más restringida se seleccionaron 2 poblaciones o la población entera en el caso de las especies amenazadas (p.ej. *Cheirolophus junoniae*). Las especies fueron seleccionadas por la oportunidad de encontrar las poblaciones en su momento óptimo de floración en el momento de la visita. Se incluyó una especie como *Argyranthemum* sp. distribuida en zonas costeras y que hasta ahora ha sido confundida con *Argyranthemum haouaryterum*, actualmente pendiente de determinación a través de estudios moleculares (Reyes-Betancort com. pers). Pero la selección de las localidades de cada especie fue determinada intentando en la medida posible que hubiera separación espacial y altitudinal entre ellas, así como localidades en diferentes vertientes de la isla en aquellas especies donde su distribución lo permitía.

Para evaluar los rasgos funcionales, en cada población seleccionamos al azar 15 individuos en las tres poblaciones de cada especie. A cada individuo se le midió su altura máxima y dos diámetros perpendiculares entre sí para posteriormente estimar su área (cm²). Para estimar

el éxito reproductor (número de inflorescencias y número de flores), visitamos siempre las poblaciones en el momento óptimo de floración. Todas las flores fueron contabilizadas fácilmente en campo salvo aquellas que era necesario el uso de lupa en el laboratorio debido al reducido tamaño de las inflorescencias (por ejemplo, Asteraceae, Boraginaceae), en las que sólo se contó el número de inflorescencias en el campo y éstas se recogieron, contando el número de flores en el laboratorio (15 inflorescencias/localidad).

Para arbustos grandes, se seleccionaron cinco cuadrículas/individuo (100-2500 cm²) para contar el número de flores en el campo. Luego, fue extrapolado al número total de cuadrículas con flores en cada individuo. A posteriori se obtuvo la altura vegetativa de la planta (excluyendo la altura de las inflorescencias terminales que presentan algunas especies), que se utilizó para obtener la relación altura vegetativa/diámetro (H/D), así como para obtener el biovolumen de la parte vegetativa de la planta. Para ello, siguiendo trabajos previos de esfuerzo reproductivo (p.e. Freeman *et al.*, 92) se estimó el biovolumen como el volumen de un esferoide, a partir de la siguiente fórmula:

$$V = \frac{4 \times \pi}{3} \times \frac{Hveg}{2} \times \frac{D1}{2} \times \frac{D2}{2}$$

Finalmente, para poder comparar los resultados obtenidos, se transformaron los datos a unidad de flores por volumen (cm³), y se multiplicó esta ratio por 100. Esta variable se considerará en adelante como “esfuerzo reproductivo”.

Posteriormente siguiendo a Cornelissen *et al.* (2003), se recolectaron de manera aleatoria 15 hojas por población de cada especie, priorizando las hojas más desarrolladas y sanas y expuestas directamente a la radiación solar durante buena parte del día (Cornelissen *et al.*, 2003). Las hojas fueron almacenadas en sobres y bolsas de papel mantenidas en el frigorífico a bajas temperaturas durante la ejecución del trabajo de campo para ralentizar así su degradación. Posteriormente, y una vez prensadas, las hojas fueron escaneadas y analizadas con el software informático ImageJ (<https://imagej.net/ij/>).

A partir de las hojas escaneadas obtuvimos cuatro variables: a) longitud máxima, b) ancho máximo foliar (cm), c) área foliar (cm²) y relación largo/ancho (L/A). Siguiendo a Cornelissen *et al.* (2003), no se han tenido en cuenta las mediciones de peciolo o raquis, con algunas excepciones donde este no se podía diferenciar claramente (ej: *Sonchus* sp, *Viola palmensis*). En las hojas compuestas, el área foliar se obtuvo a partir de la suma de área de todos los foliolos, mientras que el largo y el ancho se obtuvo a partir del promedio de cada foliolo, excepto en aquellas especies que presentaban un raquis bien definido, así como un número elevado de foliolos (*Bencomia extispulata*, *Pimpinella cumbrae*), en las que se tuvo en cuenta el ancho y largo de la hoja en su totalidad. Para cuantificar la plasticidad se utilizó el coeficiente de variación intra-poblacional (CV_{IP}) y el coeficiente de variación entre poblaciones (CV_{EP}). Éstos se obtuvieron al dividir la desviación estándar de cada variable entre la media y multiplicando por 100 el resultado (Pelabon *et al.*, 2020). Hay que indicar que la producción de flores se cuantificó inicialmente en una primera fase del trabajo, y posteriormente se decidió proceder al estudio de las hojas. Por esta razón no hay coincidencia en todas las poblaciones en la toma de datos foliares y reproductivos, por lo que estos caracteres se han analizado siempre de forma independiente.

Finalmente, las especies seleccionadas fueron clasificadas siguiendo los biotipos de Raunkiaer (1934). Las subdivisiones de este sistema se basan en la localización de las yemas de renuevo de las especies. Los biotipos encontrados en el conjunto de especies son:

- *Fanerófitos*: plantas cuyas yemas de renuevo se localizan a más de 50 cm del nivel del suelo. En función de su tamaño se clasificaron en microfanerófitos (entre 2 y 10 m) y nanofanerófitos (<2m). No se han seleccionado especies con mayor altura en este trabajo.

-*Caméfitos*: plantas cuyas yemas de renuevo permanecen por debajo de los 50 cm.

-*Hemicriptófitos*: plantas cuyas yemas de renuevo subsisten a ras del suelo. En la época desfavorable pierden toda su parte aérea de tal forma que sólo mantienen pequeños brotes al nivel del suelo.

Aunque en este trabajo se pretende utilizar la superficie del área potencial ocupada para analizar la amplitud de distribución de las especies, a fecha de la entrega de este TFM no ha sido posible concluir la modelización de las especies. Así, se ha optado por clasificar las especies en dos grupos (de amplia distribución y restringidas) en función de su área de distribución, dividiendo la isla en 8 sectores: cumbre, caldera de taburiente, noreste, norte, noroeste, suroeste, sureste y sur. Aquellas especies que se encuentran en 1-4 sectores fueron clasificadas como “de distribución restringida”, mientras que aquellas que se encuentran en 5 o más sectores fueron clasificadas como especies “de amplia distribución”. Finalmente, todas las poblaciones muestreadas se clasificaron según el hábitat potencial que les corresponde siguiendo el mapa de vegetación de Canarias (del Arco & Rodríguez-Delgado, 2018). Con ello hemos diferenciado cinco hábitats: matorral costero (incluyendo aquí tabaibales dulces y cardonales), bosque termoesclerófilo, monteverde, pinar (incluyendo pinar mixto y pinar típico) y retamar de cumbre.

El matorral costero en La Palma supone una estrecha franja próxima a la costa, que tiende a desaparecer en la vertiente noreste de la isla y que la mayoría de estas especies forman parte de comunidades de sustitución del bosque termoesclerófilo (*Euphorbia lamarckii*, *Artemisia thuscula*, *Ceballosia fruticosa*, entre otras). Esto explica que se decidiera incluir ambas formaciones dentro de este hábitat excluyendo por tanto de los análisis comparativos el hábitat de zonas costeras (*Kleinia neriifolia* y *Schizogyne sericea*).

3.3 Obtención de datos climáticos

Para relacionar los rasgos funcionales obtenidos de cada especie con las variables climáticas, éstas se han obtenido a partir de las coordenadas de las localidades. A través de los datos de estaciones meteorológicas proporcionados por la Agencia Estatal de Meteorología (AEMET) y de las capas obtenidas por interpolaciones a escala 200 × 200 m que homogeneizamos con el paquete R 'climatol' (Guijarro, 2019) para el periodo 1959-2019, se obtuvieron los datos climáticos de precipitación (P), temperatura media anual (Tmed), temperatura máxima anual (Tmax) y temperatura mínima anual (Tmin).

3.4 Análisis estadístico

Para determinar si había diferencias significativas entre los diferentes grupos (poblaciones de las diferentes especies, biotipos y hábitat) se utilizó un análisis de la varianza (ANOVA) para aquellas variables que seguían una distribución normal (función “lm”; R package *vegan*, Oksanen *et al.* 2018) y que tenían más de dos grupos o en caso contrario, la prueba de la T-Student para comparar dos grupos. Aquellas variables que no seguían una distribución normal incluso previa transformación se aplicó estadística no paramétrica. Para ello, se utilizó el test de Kruskal-Wallis (función “kruskal.test”; R package *vegan*, Oksanen *et al.* 2018) cuando habitan más de dos grupos, comparando posteriormente los diferentes grupos con el test de Dunn (función “Dunn.test”; R package *Dunn*, Dunn 1961). Cuando se compararon dos grupos se aplicó el test de Wilcoxon (función “wilcox.test”; R package *vegan*, Oksanen *et al.* 2018). Los gráficos en cajas fueron realizados con el programa R Studio (función “boxplot”). Para comparar si los coeficiente de variación intrapoblacionales e interpoblaciones se aplicó el test de Welch (función “t.test”; R package *datasets*, Delacre *et al.* (2021)). Este análisis se utiliza para comparar las medias de dos grupos independientes cuando las varianzas de los dos grupos no se pueden suponer iguales.

Se establecieron correlaciones de *Spearman* (rho) mediante la función “rcorr” (R package *vegan* y *Hmisc*, Oksanen *et al.* 2018) utilizando las variables obtenidas (vegetativas y reproductoras) con las variables climáticas. Las variables climáticas se obtuvieron a través de mapas interpolados (1990-2019) a partir de los datos generados del equipo de investigación *Plant Conservation and Biogeography*.

Para determinar los factores más importantes que determinan el modelo a construir con las variables consideradas, y las principales relaciones entre ellas, se utilizó un Análisis de Componentes Principales (en adelante APC) (función “prcomp”; R package *car*).

4. RESULTADOS

Se analizaron los rasgos funcionales de un total de 76 especies de isla de La Palma, (31,7% de la flora endémica de La Palma), de los cuales 58 presentaban al menos 3 poblaciones muestreadas (76%), 8 especies presentaron 2 poblaciones (11%), y 10 especies solamente una localidad (13%). Para el análisis del esfuerzo reproductor (productividad) se analizaron 71 de las especies anteriores. Fueron descartados los árboles debido a la dificultad de analizar su productividad en un corto periodo de tiempo y de producir flores durante una buena parte del año. En total se analizaron 205 poblaciones para los rasgos foliares y 179 poblaciones para el análisis de productividad.

Las especies con mayor altura máxima y vegetativa fueron *Olea cerasiformis* (400 cm) y varias especies del monteverde, como *Gesnouinia arborea* (376,67±105,99 cm) y *Viburnum rugosum* (255,83±123,31 cm). Las especies con mayor diámetro medio fueron *Olea cerasiformis* (397,5 cm) y diversas especies de fabáceas del pinar y matorral de cumbre, como *Chamaecytisus proliferus* (313+84,18 cm) y *Genista beneahovensensis* (287,6±97,73 cm). Las especies de menor altura fueron *Limonium pectinatum* (19,2±2,88 cm), *Aeonium aureum*

(20,71 ±8,39 cm) y *Arrhenatherum calderae* (31,50±6,30 cm) y las especies de menor diámetro fueron *Tolpis lagopoda* (17,55 cm ±0,07 cm), *Todaroa aurea* (32,37±1,08 cm) y *Aeonium spathulatum* (33,07±4,18 cm). No se disponían de datos de alturas y diámetros para *Laurus novocanariensis*, *Persea indica* y *Morella faya*.

En relación a las hojas se obtuvieron datos de 3.000 hojas. Las especies que presentaron mayor área foliar fueron *Sonchus hierrensis* (206,7±75,32 cm²), *Pericallis papyracea* (152,16±81,76 cm²) y *Sonchus palmensis* (77,68±27,79 cm²). Por el contrario, las de menor tamaño fueron *Lotus pyranthus* (0,11±0,03 cm²), *Adenocarpus foliolosus* (0,18±0,04 cm²) y *Genista beneahovensis* (0,21±0,04 cm²). En relación al largo de las hojas, las especies que presentaron mayor tamaño fueron *S. hierrensis* (44,04±9,53 cm²), *Sonchus palmensis* (31,51±11,54 cm) y *Echium perezii* (27,30±0,78 cm) y las de hojas más pequeñas fueron *A. foliolosus* (0,51±0,11 cm), *A. viscosus subsp spartioides* (0,63±0,01 cm) y *Genista benehoavensis* (0,78±0,17 cm), estas dos últimas exclusivas de los pinares de cumbre y retamares. Con respecto al ancho foliar, las especies con hojas más anchas fueron *Todaroa aurea* (21,76±2,94 cm), *P. papyracea* (15,06±1,93 cm) y *S. hierrensis* (10,78±2,76 cm). Por el contrario, las especies con menor ancho fueron *L. pyranthus* (0,12±0,01 cm), *Lobularia canariensis* (0,14±0,04 cm) y *A. viscosus subsp spartioides* (0,14±0,00 cm).

Las especies que dedicaron más recursos a la producción de flores (mayor esfuerzo reproductor) fueron *Echium perezii* (8,23±3,45 flores/cm³), *Argyranthemum* sp. (7,23±11,90 flores/cm³) y *Tolpis calderae* (5,39±6,62 flores/cm³), teniendo esta última aproximadamente el doble de número de flores por cm³ que la siguiente especie de la lista (*Pericallis payracea*). Las especies con menor esfuerzo reproductor fueron *Anagyris latifolia* (0.01 flores/cm³), *Teline splendens* (0,01 flores/cm³) y *Periploca laevigata* (0,03 ±0,05 flores/cm³).

4.1 Diferencias en los rasgos funcionales considerados para las especies, biotipos y grupos de distribución de especies establecidos según su hábitat y amplitud de la distribución.

En la mayoría de las especies se encontraron diferencias significativas entre las poblaciones muestreadas para el área foliar (60,6%), largo (56,1%), ancho (72,7%) y relación L/A (77,3%) (Tabla 1). En conjunto, un 40,9% de las especies tenían diferencias significativas para tres caracteres (largo, ancho y área foliar), siendo la relación largo/ancho el rasgo funcional más diferenciado. La relación largo/ancho fue significativamente diferente en 51 especies, de las cuales 6 no presentaron ninguna otra diferencia en los rasgos foliares.

Tabla 1. Resultados de los tests comparativos de los rasgos foliares entre las diferentes poblaciones muestreadas en cada uno de los taxones con más de una localidad (65 especies). Se muestran con asteriscos el nivel de significancia (*p<0,05, **p<0,001 y ***p<0,0001)

Especie	Largo (cm)	Ancho (cm)	Área foliar (cm²)	L/A
<i>Adenocarpus foliolosus</i>	F ₂ =26,1***	F ₂ =63,3***	F ₂ =35,3***	F ₂ =27,1***
<i>A. viscosus spartioides</i>	-	-	-	-
<i>Aeonium arboreum</i>	χ ² ₂ =10,28**	F ₂ =8,11**	-	χ ² ₂ =24,3***
<i>Aeonium aureum</i>	-	-	-	t ₁₇ =-2,98**
<i>Aeonium davidbramwellii</i>	F ₂ =8,48**	F ₂ =2,74*	χ ² ₂ =7,06*	F ₂ =16,28***
<i>Aeonium spathulatum</i>	-	χ ² ₂ =30,67***	χ ² ₂ =14,98***	χ ² ₂ =10,46**
<i>Argyranthemum haouarytheum</i>	-	-	-	F ₂ =4,28*

<i>Argyranthemum webbii</i>	t ₁₉ =6,13***	U=0,00***	U=0,00***	t ₁₉ =-2,12*
<i>Argyranthemum sp.</i>	F ₃ =22,8***	F ₃ =27,6***	χ ² ₃ =22,9***	F ₃ =10,8***
<i>Arrhenatherum calderae</i>	-	F ₂ =4,81*	-	F ₂ =8,11**
Especie (cont.)	Largo (cm)	Ancho (cm)	Área foliar (cm²)	L/A
<i>Artemisia thuscula</i>	χ ² ₂ =15,93***	F ₂ =5,45*	χ ² ₂ =10,92**	χ ² ₂ =6,28*
<i>Bencomia exstipulata</i>	F ₂ =4,54*	χ ² ₂ =7,28*	-	χ ² ₂ =7,17*
<i>Bethencourtia palmensis</i>	-	F ₂ =4,46*	-	-
<i>Bosea yerbamora</i>	F ₂ =3,76*	F ₂ =4,18*	-	-
<i>Carlina falcata</i>	F ₂ =30,49***	F ₂ =9,06***	F ₂ =20,56***	F ₂ =8,66**
<i>Ceballosia fruticosa</i>	-	F ₂ =48,53***	F ₂ =21,89***	χ ² ₂ =30,6***
<i>Cedronella canariensis</i>	F ₂ =7,55**	F ₂ =11,03**	χ ² ₂ =9,29**	-
<i>Chamaecytisus proliferus</i>	F ₂ =5,78*	F ₂ =10,68**	F ₂ =9,12**	F ₂ =5,53*
<i>Cistus monspeliensis</i>	χ ² ₃ =27,86***	-	χ ² ₃ =17,01***	χ ² ₃ =20,68***
<i>Cistus symphytifolius</i>	-	F ₂ =4,29*	F ₂ =4,20*	-
<i>Cytisus supranubius</i>	-	F ₂ =5,81*	χ ² ₂ =9,32**	-
<i>Descurainia gilva</i>	-	-	-	-
<i>Dorycnium eriophthalmum</i>	-	t ₂₁ =-2,23*	-	t ₂₁ =3,45**
<i>Echium brevirame</i>	-	F ₂ =50,80***	F ₂ =14,99***	F ₂ =82,74***
<i>Echium gentianoides</i>	-	χ ² ₂ =11,85**	-	F ₂ =11,67***
<i>Echium perezii</i>	-	-	-	F ₂ =6,27**
<i>Echium webbii</i>	-	F ₂ =5,51**	-	F ₂ =10,22***
<i>Erysimum scoparium</i>	χ ² ₂ =10,74**	-	-	F ₂ =14,54***
<i>Euphorbia lamarckii</i>	F ₂ =3,60*	χ ² ₂ =20,7***	χ ² ₂ =13,4**	χ ² ₂ =22,9***
<i>Genista benehoavensis</i>	F ₂ =37,00***	F ₂ =65,40***	χ ² ₂ =19,1***	F ₂ =42,1***
<i>Gesnouinia arborea</i>	F ₂ =21,77***	-	F ₂ =7,28**	F ₂ =32,22***
<i>Globularia salicina</i>	-	-	-	F ₂ =10,52***
<i>Gonospermum canariense</i>	F ₂ =19,9***	F ₂ =18,1***	χ ² ₂ =20,9***	χ ² ₂ =16,2***
<i>Gymnosporia cassinioides</i>	-	t ₂₅ =3,24**	-	t ₂₅ =-5,01***
<i>Hypericum grandifolium</i>	F ₂ =35,43***	F ₂ =43,65***	χ ² ₂ =18,9***	χ ² ₂ =18,6***
<i>Jasminun odoratissimum</i>	-	-	-	-
<i>Kleinia neriifolia</i>	-	χ ² ₂ =39,0***	χ ² ₂ =26,8***	χ ² ₂ =40,6***
<i>Laurus novocanariensis</i>	F ₂ =8,97**	χ ² ₂ =6,14*	F ₂ =3,84*	F ₂ =20,20***
<i>Lavandula canariensis</i>	-	-	χ ² ₂ =7,43*	-
<i>Limonium pectinatum</i>	χ ² ₂ =11,00**	F ₂ =30,11***	F ₂ =19,00***	F ₂ =4,38*
<i>Lobularia canariensis palmensis</i>	F ₂ =33,8***	F ₂ =11,2***	F ₂ =21,9***	χ ² ₂ =24,7***
<i>Lotus campylocladus</i>	F ₂ =39,94***	F ₂ =42,56***	F ₂ =34,25***	-
<i>Lotus pyranthus</i>	t ₂₄ =2,87**	t ₂₄ =-2,55*	-	t ₂₄ =5,89***
<i>Morella faya</i>	χ ² ₂ =9,08*	F ₂ =8,01**	χ ² ₂ =12,06**	χ ² ₂ =7,25**
<i>Paronychia canariensis</i>	-	χ ² ₃ =10,34*	χ ² ₃ =12,34**	χ ² ₃ =19,68***
<i>Pericallis papyracea</i>	-	-	-	χ ² ₂ =8,80*
<i>Periploca laevigata</i>	F ₂ =23,2***	χ ² ₂ =35,7***	χ ² ₂ =33,9***	χ ² ₂ =19,5***
<i>Persea indica</i>	-	F ₃ =3,18*	-	F ₃ =5,85**
<i>Phyllis nobla</i>	F ₂ =8,83**	-	-	F ₂ =21,08***
<i>Pimpinella cumbrae</i>	F ₂ =4,33*	-	-	F ₂ =4,28*
<i>Plantago webbii</i>	F ₂ =36,87***	F ₂ =10,64***	F ₂ =26,89***	-
<i>Pterocephalus porphyranthus</i>	F ₂ =30,42***	F ₂ =11,93***	F ₂ =28,12***	F ₂ =9,09**
<i>Reichardia ligulata</i>	F ₃ =23,57**	F ₃ =18,6***	χ ² ₃ =32,5***	F ₃ =9,61***
<i>Rhamnus crenulata</i>	F ₂ =32,84***	F ₂ =15,34***	F ₂ =24,18***	F ₂ =9,77***
<i>Rumex lunaria</i>	χ ² ₂ =15,5*	χ ² ₂ =15,7***	χ ² ₂ =17,9***	χ ² ₂ =11,4**
<i>Rumex maderensis</i>	F ₂ =12,01***	F ₂ =7,17**	F ₂ =7,05**	-
<i>Schizogyne sericea</i>	F ₂ =8,54**	F ₂ =21,30***	F ₂ =11,35***	χ ² ₂ =17,3***
<i>Silene pogonocalyx</i>	-	t ₂₅ =-3,52**	t ₂₅ =-2,07*	t ₂₅ =3,31**
<i>Sonchus hierrensis</i>	F ₂ =19,24***	χ ² ₂ =18,9***	χ ² ₂ =13,9***	-
<i>Sonchus palmensis</i>	F ₂ =52,95***	F ₂ =15,97***	F ₂ =24,04***	-

<i>Teline stenopetala sericea</i>	-	$\chi^2_2=10,41^{**}$	-	$F_2=12,82^{***}$
<i>Teline stenopetala stenopetala</i>	-	$F_2=10,47^{***}$	$\chi^2_2=8,97^*$	$F_2=8,06^{**}$
<i>Todaroa aurea</i>	-	-	$t_{27}=2,31^*$	$t_{27}=-2,08^*$
Especie (cont.)	Largo (cm)	Ancho (cm)	Área foliar (cm²)	L/A
<i>Tolpis lagopoda</i>	$t_{19}=-2,23^*$	-	-	$t_{19}=-2,11^*$
<i>Viburnum rugosum</i>	-	-	-	-
<i>Viola palmensis</i>	-	-	-	$F_2=14,92^{***}$

En cuanto a los rasgos asociados a la productividad, el 58% de las especies presentaron diferencias significativas para las dos variables de altura estudiadas (altura total y altura vegetativa) y para la relación altura/diámetro. Con respecto al diámetro medio, el 40,3% de las especies presentaron diferencias entre poblaciones y un alto porcentaje de las especies (69,4%) mostraron diferencias para el esfuerzo reproductor (Tabla 2).

Tabla 2. Resultados de los tests comparativos de los rasgos foliares entre las diferentes poblaciones muestreadas en cada uno de los taxones con más de una localidad (61 especies). Se muestran con asteriscos el nivel de significancia (* $p<0,05$, ** $p<0,001$ y *** $p<0,0001$)

Especie	Altura total	Altura vegetativa	Diámetro medio	Relación altura/diám.	Esf. Reprod.
Ade.fol	$\chi^2_2=10,22^{**}$	$\chi^2_2=10,22^{**}$	-	$\chi^2_2=11,71^{**}$	$\chi^2_2=18,26^{***}$
Aeo.arb	-	-	-	-	$\chi^2_2=9,03^*$
Aeo.dav	$F_2=11,27^{***}$	$F_2=11,28^{***}$	-	-	-
Aeo.spa	-	-	-	$F_2=4,39^*$	$\chi^2_2=25,97^{***}$
Arg.hao	$F_3=70,12^{***}$	$F_3=70,12^{***}$	-	$\chi^2_3=30,3^{***}$	$\chi^2_3=34,2^{***}$
Arg.web	$t_{27}=-3,85$	$t_{27}=-3,86$	-	$U=47^*$	$U=52^*$
Arg.sp	$t_2=5,08^*$	$t_2=5,08^*$	-	$t_2=10,77^{***}$	$\chi^2_2=31,5^{***}$
Arr.cal	$\chi^2_2=28,94^{***}$	$\chi^2_2=28,94^{***}$	-	$\chi^2_2=26,31^{***}$	$\chi^2_2=8,9^*$
Art.thu	$F_2=4,92^*$	$F_2=4,92^*$	$F_2=15,94^{***}$	$\chi^2_2=9,09^*$	$\chi^2_2=17,41^{***}$
Ben.exs	-	-	-	$U=14^{**}$	-
Bet.pal	$\chi^2_2=9,59^{**}$	$\chi^2_2=9,59^{**}$	$\chi^2_2=14,28^{***}$	-	$\chi^2_2=10,13^{**}$
Bos.yer	-	-	-	-	-
Car.fal	-	-	-	-	$\chi^2_2=19,06^{***}$
Ceb.fru	$F_2=34,8^{***}$	$F_2=34,8^{***}$	$\chi^2_2=9,83^{**}$	-	$F_2=15,9^{**}$
Ced.can	-	-	-	-	-
Cha.pro	$t_{28}=-2,11^*$	$t_{28}=-2,11^*$	$t_{28}=3,5^{**}$	$U=6^{***}$	$U=60^*$
Cis.mo	$F_2=17,82^{***}$	$F_2=17,82^{***}$	-	$\chi^2_2=17,5^{***}$	$\chi^2_2=17,6^{***}$
Cis.sym	$F_2=4,59^*$	$F_2=4,59^*$	$F_2=35,11^{***}$	$F_2=37,92^{***}$	$\chi^2_2=31,9^{***}$
Cyt.sup	-	-	-	-	-
Des.gil	$F_2=4,48^*$	$F_2=4,48^*$	$F_2=6,13$	$\chi^2_2=9,08^{**}$	-
Dor.eri	-	-	-	-	-
Ech.bet	-	-	-	-	$t_{28}=3,67^{**}$
Ech.bre	$\chi^2_2=12,4$	$\chi^2_2=12,5$	$\chi^2_2=12,6$	-	$F_2=6,6^{**}$
Ech.gen	$F_2=8,95^{**}$	$F_2=8,95^{**}$	$F_2=3,65^*$	-	$\chi^2_2=8,49^*$
Ech.per	$\chi^2_2=14,01^{***}$	$\chi^2_2=14,01^{***}$	-	-	-
Ech.str	-	-	-	-	$t_7=3,03^*$
Ech.web	-	-	-	-	-
Ery.sco	$F_2=11,48^{***}$	$F_2=8,13^{**}$	-	-	$\chi^2_2=15,34^{***}$
Eup.lam	$F_2=4,37^*$	$F_2=4,37^*$	-	-	$\chi^2_2=21,41^{***}$

Gen.ben	F ₂ =4,23*	F ₂ =4,23*	F ₂ =21,98***	χ ² ₂ =10,7**	χ ² ₂ =13,5**
Ges.arb	-	-	-	-	-
Gim.cas	U=0.0***	U=0.0***	t ₁₇ =-2,34*	t ₁₇ =-3,45**	-
Especie (Cont.)	Altura total	Altura vegetativa	Diámetro medio	Relación altura/diám.	Esf. Reprod.
Glo.sal	χ ² ₂ =18,96***	χ ² ₂ =18,96***	χ ² ₂ =19,49***	χ ² ₂ =9,81**	χ ² ₂ =23,64***
Gon.can	-	-	-	U=38.0**	t ₂₈ =3,21**
Jas.odo	-	-	-	F ₂ =7,79**	χ ² ₂ =31,5***
Kle.ner	F ₂ =7,81**	F ₂ =7,81**	F ₂ =8,34**	χ ² ₂ =12,5**	χ ² ₂ =26,9***
Lav.can	-	-	-	-	F ₂ =11,56***
Lim.pec	F ₂ =9,05***	F ₂ =9,05***	-	χ ² ₂ =7,16*	χ ² ₂ =28,12***
Lob.can	-	-	F ₂ =4,99*	χ ² ₂ =8,91*	χ ² ₂ =6,87*
Lot.cam	χ ² ₂ =21,02***	χ ² ₂ =21,02***	χ ² ₂ =6,98*	χ ² ₂ =16,2***	χ ² ₂ =15,82***
Lot.pyr	-	-	U=26,5***	t ₂₇ =2,93**	-
Par.can	F ₃ =19,41***	F ₃ =19,41***	-	χ ² ₃ =24,2***	χ ² ₃ =11,9**
Per.lae	F ₂ =5,75**	F ₂ =5,75**	F ₂ =11,47**	F ₂ =4,73*	χ ² ₂ =38,6***
Per.pap	-	-	-	-	-
Phy.nob	F ₂ =12,1***	F ₂ =12,1***	χ ² ₂ =20,2***	F ₂ =16,1***	χ ² ₂ =33,7***
Pim.cum	χ ² ₂ =10,33**	χ ² ₂ =10,33**	-	F ₂ =4,48*	-
Pla.web	χ ² ₂ =9,28*	χ ² ₂ =9,28*	χ ² ₂ =10,69**	-	χ ² ₂ =10,52**
Pte.por	-	-	-	χ ² ₂ =12,59**	-
Rei.lig	F ₂ =9,13***	F ₂ =9,13***	χ ² ₂ =16,14***	χ ² ₂ =9,13*	-
Rha.cre	F ₂ =5,14*	F ₂ =5,14*	F ₂ =6,19*	F ₂ =7,07*	F ₂ =33,87***
Rum.lun	-	-	F ₂ =34,39***	χ ² ₂ =22,6***	F ₂ =15,91***
Rum.mad	F ₂ =4,72*	F ₂ =4,72*	χ ² ₂ =28,7***	χ ² ₂ =28***	χ ² ₂ =30,3***
Sch.ser	χ ² ₂ =27,3***	χ ² ₂ =27,3***	F ₂ =4,1*	χ ² ₂ =21,0***	F ₂ =23,97***
Sil.pog	-	-	-	-	U=36,0*
Son.hie	-	-	-	-	χ ² ₂ =29,16***
Son.pal	-	-	F ₂ =6,33*	F ₂ =7,54*	χ ² ₂ =14,5***
Tel.ste.ser	F ₂ =43,5***	F ₂ =43,5***	-	χ ² ₂ =24,6***	χ ² ₂ =16,8***
Tod.aur	-	-	-	-	-
Tol.cal	t ₂₈ =3,22**	t ₂₈ =3,22**	-	-	-
Tol.lag	t ₂₅ =-2,23*	t ₂₅ =-2,23*	-	U=43,5*	U=16,0***
Vib.rug	-	-	-	-	-
Vio.pal	-	-	F ₂ =4,89*	χ ² ₂ =9,51**	χ ² ₂ =6,51*

Respecto al análisis entre biotipos, la mayoría de los taxones analizados correspondieron a fanerófitos (47 especies, 32,9%), seguido de caméfitos (25 especies, 61,8%) y sólo 4 taxones fueron hemicriptófitos (5,3%).

Si atendemos al estudio de las hojas, el largo fue significativamente diferente entre los biotipos seleccionados ($\chi^2_{2}=30,89$; $p<0,001$) siendo los hemicriptófitos los que presentaron hojas más largas seguido de fanerófitos y caméfitos (Fig. 2). *Pericallis papyracea* (12,82±1,73 cm) y *Todaroa aurea* (14,17±0,71 cm) presentan hojas de gran tamaño (lo que explica la elevada media obtenida en el análisis para los hemicriptófitos). Respecto al ancho de las hojas hemicriptófitos y fanerófitos presentaron hojas significativamente más anchas que los caméfitos ($\chi^2_{2}=15,52$; $p<0,001$) (Fig 2). El área foliar sigue el mismo patrón que el ancho de

la hoja ($\chi^2=38,16$; $p<0,001$). La altura total y vegetativa, así como el diámetro medio como era de esperar es significativamente superior en fanerófitos (altura máxima: $\chi^2=112,49$, $p<0,001$; altura vegetativa: $\chi^2=110,11$, $p<0,001$), a pesar de la abundancia de nanofanerófitos en el grupo e especies, ($\chi^2=38,16$; $p<0,001$). (Fig. 2). Sin embargo, el esfuerzo reproductor fue significativamente inferior en los fanerófitos ($\chi^2=42,47$; $p<0,001$) (Fig. 2).

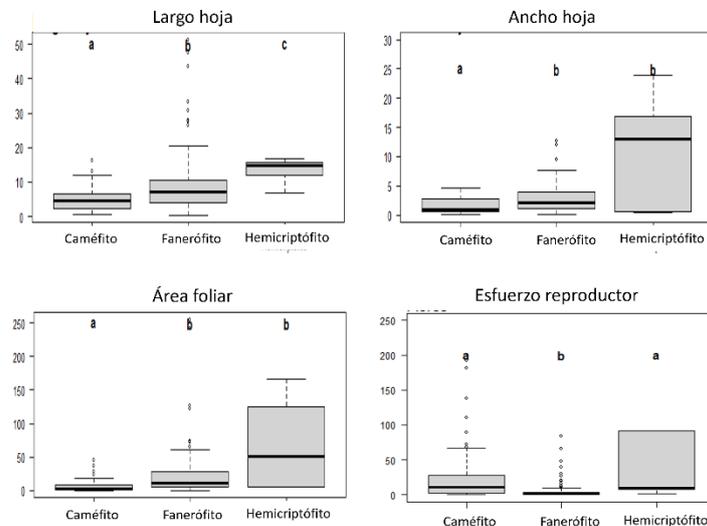


Fig. 2. Media y desviación estándar de las variables vegetativas y reproductoras entre los biotipos analizados. Se muestran en letras minúsculas las diferencias significativas entre grupos a través de un análisis *post-hoc*.

Con respecto a los hábitats, el análisis comparativo realizado para los rasgos foliares incluye 46 poblaciones en el retamar de cumbre, 47 poblaciones en pinar, 45 en monteverde y 57 en el bosque termoesclerófilo. En relación al esfuerzo reproductor, el número de poblaciones varió con respecto al caso anterior siendo en el retamar de cumbre 44 poblaciones 41 en pinar, 28 en monteverde y 55 en el bosque termoesclerófilo.

En relación a los rasgos foliares las diferencias fueron significativas entre los hábitats seleccionados: largo: $\chi^2_3=36,41$; $p<0,001$, ancho: $\chi^2_2=40,54$; $p<0,001$, área foliar: $\chi^2_3=49,47$; $p<0,001$ y relación largo/ancho: $\chi^2_3=12,0$; $p<0,01$. Este último mostró ciertas diferencias en el retamar de cumbre con respecto al resto de hábitats aunque similar al pinar. Con respecto al área foliar el monteverde fue el hábitat que presentó mayores valores significativamente con respecto al resto de hábitats (Fig. 3). El mismo patrón se cumple para el largo y ancho de las hojas analizadas siendo mayores en este ecosistema forestal.

Para el resto de variables vegetativas, las diferencias fueron significativas entre los hábitats para: altura total: $\chi^2_3=12,63$; $p<0,01$, altura vegetativa: $\chi^2_2=16,47$; $p<0,001$ y relación altura/diámetro: $\chi^2_3=45,25$; $p<0,001$, a excepción del diámetro medio que no presentó diferencias significativas ($p>0,05$). La altura vegetativa fue significativamente inferior en el retamar de cumbre, pero no hubo variaciones significativas para la altura total o el diámetro, aunque si para la relación altura/diámetro que fue significativamente superior en el monteverde e inferior en el retamar de cumbre. Por último, en relación al esfuerzo reproductor, las diferencias entre los hábitats no fueron significativas ($p>0,05$) (Fig.3).

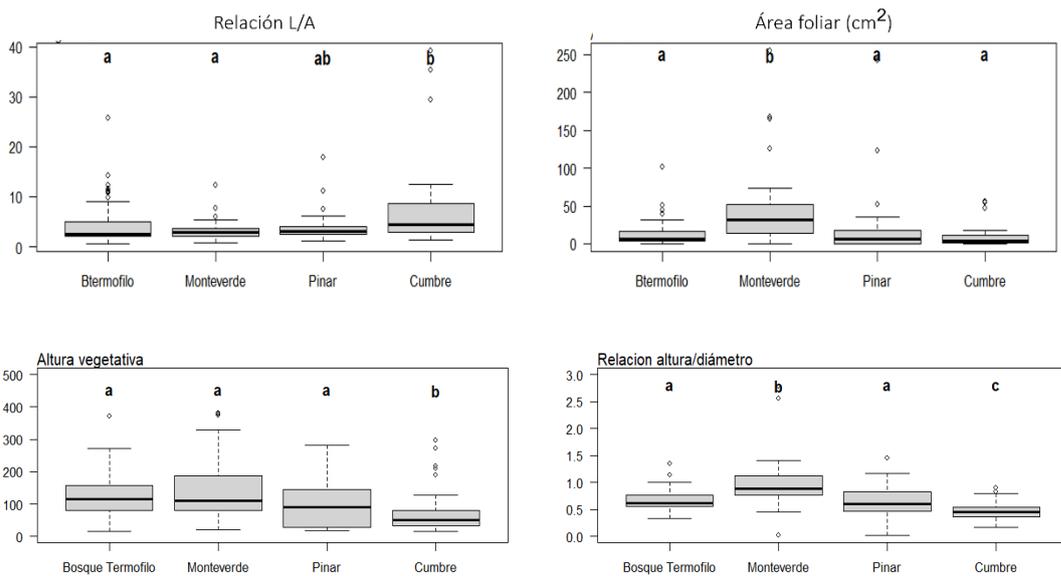


Fig. 3. Media y desviación estándar de las variables vegetativas (relación largo/ancho área foliar, altura vegetativa y relación altura/diámetro según el hábitat para el conjunto de especies. Se muestran en letras minúsculas las diferencias significativas entre grupos a través de un análisis *post-hoc*.

Si atendemos exclusivamente a las variables vegetativas de los fanerófitos sólo la relación altura/diámetro fue significativamente diferente ($\chi^2_3=35,70$; $p<0,001$) siendo la mayor en el monteverde y la menor en el retamar de cumbre. Con respecto a los rasgos foliares se obtuvieron diferencias significativas en las tres variables analizadas (largo: $\chi^2_3=20,57$; $p<0,001$, ancho: $\chi^2_2=21,12$; $p<0,001$ y área foliar: $\chi^2_3=28,27$; $p<0,001$) destacando de manera significativa en el monteverde (Fig. 4). Por último, en relación al esfuerzo reproductor no obtuvimos diferencias significativas ($p>0,05$) al igual que en el análisis general.

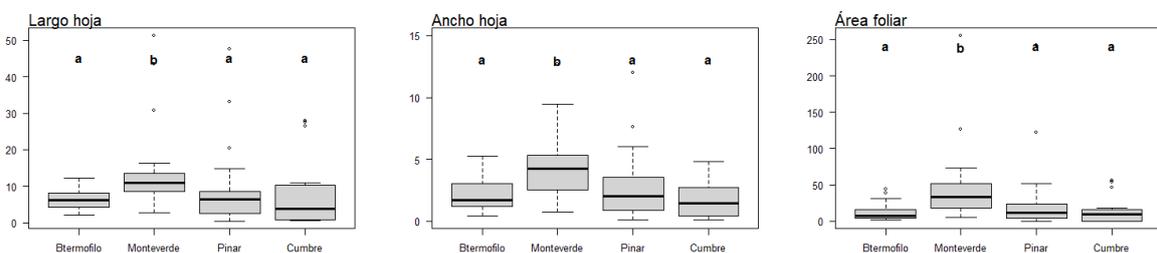


Fig. 4. Media y desviación estándar de los rasgos foliares (largo, ancho y área foliar) de los fanerófitos en los diferentes hábitats. Se muestran en letras minúsculas las diferencias significativas entre grupos a través de un análisis *post-hoc*.

Las variables vegetativas de caméfitos no fueron significativamente diferentes entre los hábitats ($p>0,05$), salvo para la relación altura/diámetro ($\chi^2_3=35,70$; $p<0,001$) que fue inferior en la cumbre respecto al resto de hábitats (Fig. 5). En relación a las variables foliares sólo se obtuvieron diferencias significativas para el largo ($\chi^2_3=13,23$; $p<0,001$) y el área foliar ($\chi^2_3=10,75$; $p<0,05$), presentando ambas variables valores más altos en el monteverde que en el resto de ecosistema. Sin embargo, no obtuvimos diferencias significativas con respecto al ancho de las hojas ($p>0,05$) (Fig. 5). Por último, tal y como ocurre en el caso anterior, no obtuvimos diferencias significativas en el esfuerzo reproductor ($p>0,05$).

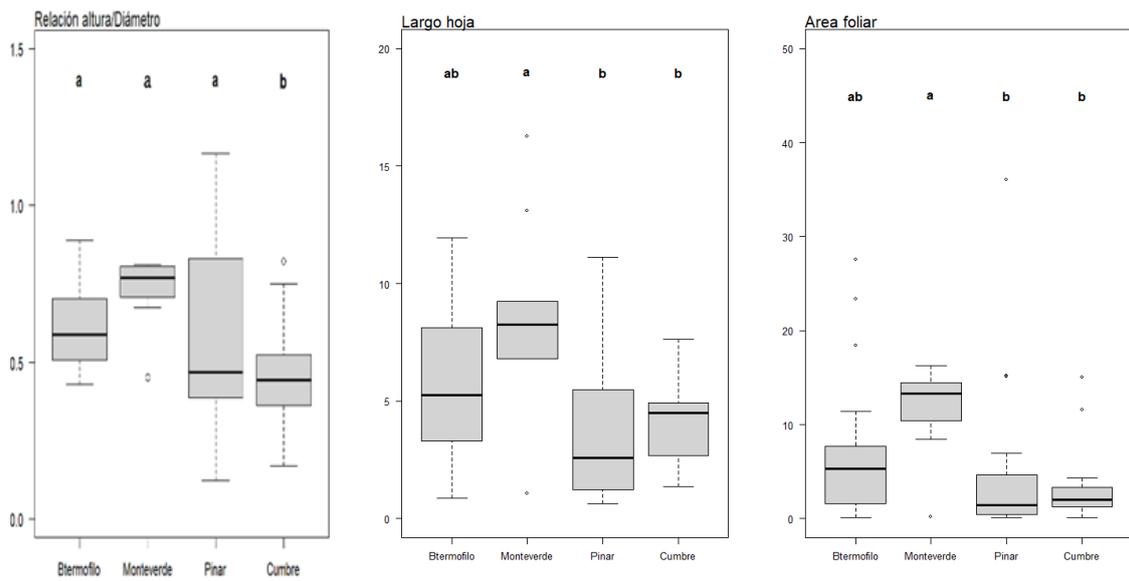


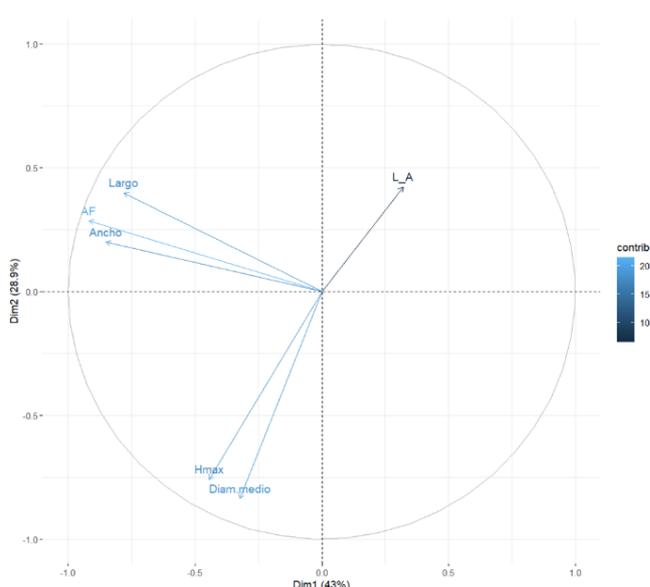
Fig. 5. Media y desviación estándar de las variables vegetativas (relación altura/diámetro, largo y área foliar) de los caméfitos en los diferentes hábitats. Se muestran en letras minúsculas las diferencias significativas entre grupos a través de un análisis *post-hoc*.

No se obtuvieron diferencias significativas cuando se compararon los grupos de distribución amplia y restringida para ninguno de los rasgos funcionales vegetativos y reproductores considerados ($p > 0,05$).

4.2 Influencia de las variables ambientales y del tamaño de las plantas (altura y diámetro) en los rasgos funcionales de las hojas y en el esfuerzo reproductor.

Para ver las relaciones entre los caracteres vegetativos analizados se realizó un análisis de componentes principales. Este análisis extrajo dos componentes cuya varianza total explicada fue del 71,91% (tabla 3, Fig. 6). El primero de los componentes está negativamente correlacionado con las distintas variables informativas sobre las hojas; ancho, largo y área foliar. El segundo componente está correlacionado negativamente con la altura y el diámetro medio de las plantas y positivamente con la relación largo/ancho de las hojas.

Tabla 3: Carga factorial de las variables vegetativas de las localidades estudiadas.



Variables	ACP1	ACP2
Altura (cm)	-0,276	-0,576
Diámetro medio	-0,201	-0,634
Largo hoja (cm)	-0,485	0,302
Ancho hoja (cm)	-0,529	0,151
Relación largo/ancho	0,199	0,321
Área foliar	-0,571	0,216
Valor propio	1,606	1,316
Variabilidad (%)	43,01	28,90
Porcentaje acumulado (%)	43,01%	71,91%

Fig. 6. Análisis de componentes principales (ACP) en el que se muestran las variables asociadas a cada uno de los dos primeros componentes.

El análisis de correlación realizado entre las variables climáticas y los dos componentes principales obtenidos (*sample score*). El ACP 1 (variables relacionadas con las hojas) está correlacionado negativamente con la temperatura media ($\rho = -0,153$; $p < 0,05$), y temperatura mínima ($\rho = -0,162$; $p < 0,05$). Por el contrario, el CP2 (altura y diámetro) no se correlacionó significativamente con ninguna variable climática.

Las correlaciones de Spearman muestran que la altura total de la planta (incluyendo la inflorescencia) está correlacionada con el conjunto de rasgos funcionales vegetativos, pero no con las variables climáticas y la elevación. Sin embargo, la altura vegetativa, a pesar de estar correlacionada con la altura total ($\rho = 0,948$; $p < 0,001$), muestra un patrón diferente, ya que está correlacionada con las variables de temperatura ($\rho_{tmed} = 0,159$; $p < 0,05$, $\rho_{tmax} = 0,158$; $p < 0,05$, $\rho_{tmin} = 0,168$; $p < 0,05$). Es interesante ver que no se obtuvieron correlaciones significativas para el diámetro medio de la planta con las variables climáticas y los caracteres vegetativos considerados ($p > 0,05$) salvo la relación largo/ancho de las hojas.

($\rho = -0,166$; $p < 0,05$). Sin embargo, la relación altura/diámetro obtuvo correlaciones significativas con las variables de temperatura ($\rho_{tmed} = 0,289$; $p < 0,001$, $\rho_{tmax} = 0,288$; $p < 0,001$, $\rho_{tmin} = 0,284$; $p < 0,05$) y la elevación ($\rho = -0,285$; $p < 0,05$) pero no con la precipitación ($p > 0,05$). Los caracteres foliares también estuvieron significativamente correlacionados con la temperatura y elevación, tanto para el largo ($\rho_{tmed} = 0,181$; $p < 0,001$, $\rho_{tmin} = 0,189$; $p < 0,001$ y $\rho_{elevación} = 0,194$; $p < 0,01$), ancho ($\rho_{tmed} = 0,205$; $p < 0,01$, $\rho_{tmax} = 0,167$; $p < 0,05$, $\rho_{tmin} = 0,216$; $p < 0,01$ y $\rho_{elevación} = -0,224$; $p < 0,01$) y área foliar ($\rho_{tmed} = 0,167$; $p < 0,05$, $\rho_{tmin} = 0,179$; $p < 0,05$ y $\rho_{elevación} = -0,186$; $p < 0,01$). Para la relación largo/ancho no se obtuvieron diferencias significativas en relación a las variables climáticas ($p > 0,05$). Tampoco se encontró correlación entre el esfuerzo reproductor y las variables abióticas, pero si con la altura total de la planta ($\rho_{tmax} = 0,163$; $p < 0,05$, $\rho_{tmin} = 0,147$; $p < 0,05$ y $\rho_{elevación} = -0,149$; $p < 0,05$). Finalmente, la precipitación no estuvo correlacionada significativamente con ninguna variable ($p > 0,05$).

Los modelos lineares generalizados (GLMs) para ver la relación entre los rasgos foliares y los rasgos asociados al tamaño de la planta (altura, diámetro medio y relación altura/diámetro) así como con las variables climáticas, no ofrecieron modelos significativos con un R^2 superior a 0,1. El mismo resultado se obtuvo para las variables reproductoras.

4.3 Plasticidad inter-poblacional de las especies y grupos de distribución de especies establecidos según su hábitat y amplitud de la distribución

La plasticidad dentro de las poblaciones fue muy variable en el conjunto de especies analizadas. En el caso de las variables foliares, el largo varió entre un coeficiente de variación del 5,7% hasta el 55,5%, el ancho tuvo un coeficiente de variación entre 3,0% y 50,5 %, el área entre 9,6% y 79,7% y la relación largo/ancho entre 4,1% y 67,4%. En el resto de las variables vegetativas, el coeficiente de variación estuvo entre 10,4% y 69,8% para las variables de altura vegetativa y altura máxima de la planta, entre 8,1% y 175,9% para el diámetro medio, y entre el 8,5% y el 93% para la relación altura/diámetro. Por último, el esfuerzo reproductor fue el carácter más plástico, variando entre un 12,2% y un 254,9% entre los individuos dentro de las poblaciones estudiadas.

En relación a la plasticidad entre poblaciones, las especies que presentaron mayor plasticidad inter-poblacional en el área foliar fueron *Lotus campylocladus* subsp *hillebrandii* (78,8%) y *Argyranthemum webbii* (75,1%), mientras que las que presentaron menor variación en el área foliar fueron *Lotus pyranthus* (0,63%) y *Arrhenatherum calderae* (4,3%). Las especies *Lobularia canariensis* (42,5%) y *L. campylocladus hillebrandii* (40,1%) presentaron las mayores plasticidades inter-poblacionales en el largo de la hoja, dándose los valores más bajos en *Gymnosporia cassinioides* (0,98%) y *Dorychnium eriophthalmum* (1,22%). Las especies con mayor plasticidad para el ancho fueron, *D. eriophthalmum* (106,74%) y *Kleinia neriifolia* (55,16%), y las de menor plasticidad fueron *Erysimum scoparium* (2,1%) y *Phyllis nobla* (3,1%). Por último, para la relación largo/ancho, *Ceballosia fruticosa* (68,0%) y *K. neriifolia* (55,9%) presentaron la mayor variación entre sus poblaciones, mientras que *Lavandula canariensis* (1,03%) y *Descurainia gilva* (2,31%) presentaron la menor variación inter-poblacional.

En cuanto a las variables vegetativas, las especies con mayor plasticidad entre poblaciones para las dos variables de altura de la planta fueron *Teline stenopetala* subsp. *sericea* (56,1%) y *Arrenatherum calderae* (49,6%), siendo *Gesnounia arborea* (0,4%) y *Dorycnium eriophthalmum* (0,9%) las especies con menor coeficiente de variación. Las especies con mayor variación para el diámetro medio fueron *Rumex maderensis* (95,9%) y *Lotus pyranthus* (75,3%), siendo *Tolpis lagopoda* (0,4%) y *Cedronella canariensis* (1,0%) las de menor plasticidad inter-poblacional. En cuanto a la relación altura/diámetro, las especies con mayor variación fueron *R. maderensis* (159,7%) y *Rumex lunaria* (51,8%), y las de menor *Cytisus supranubius* (0,4%) y *Echium strictum* (0,8%).

Por último, en cuanto a la plasticidad inter-poblacional para el esfuerzo reproductor, las especies con mayor plasticidad fueron *Jasminum odoratissimum* (172,8%) y la especie indeterminada del género *Argyranthemum* (164,5%), mientras que las especies con menor variación fueron *Cytisus supranubius* (6,0%) y *Aeonium davidbramwellii* (13,9%).

La plasticidad intra-poblacional en los biotipos solo fue significativamente diferente para la relación altura/diámetro de la planta ($\chi^2_3=10,65$; $p<0,001$), siendo mayor en hemicriptófitos y caméfitos que en fanerófitos (Fig. 7).

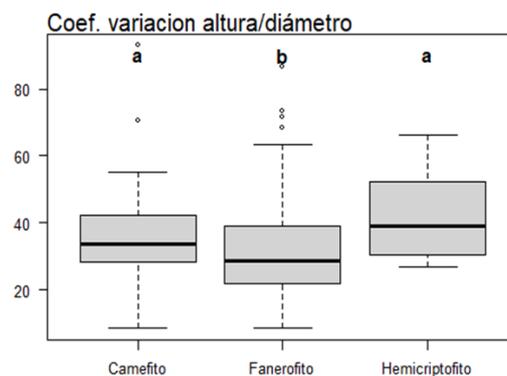


Fig. 7. Media y desviación estándar de la plasticidad intra-poblacional (relación altura/diámetro) de los diferentes biotipos. Se muestran en letras minúsculas las diferencias significativas entre grupos a través de un análisis *post-hoc*.

Si atendemos al hábitat, hubo diferencias significativas en la plasticidad intra-poblacional de los rasgos vegetativos para el diámetro medio ($\chi^2_3=9,47$; $p<0,05$) y para el esfuerzo reproductor ($\chi^2_3=9,66$; $p<0,05$), destacando en ambos casos la plasticidad de las poblaciones de la cumbre respecto al resto de hábitats (Fig 8). En relación a los rasgos foliares, sólo mostraron diferencias significativas para el área foliar ($\chi^2_3=8,46$; $p<0,05$), obteniendo mayor plasticidad las poblaciones del bosque termoesclerófilo y la cumbre.

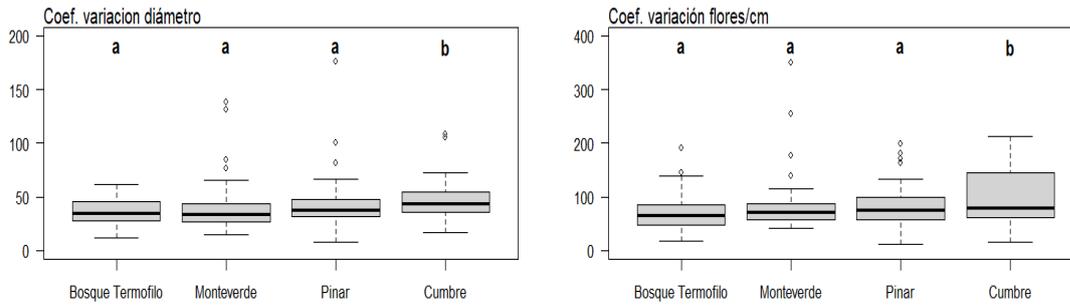


Fig. 8. Media y desviación estándar de la plasticidad intra-poblacional (diámetro y esfuerzo reproductor) de los diferentes hábitat seleccionados. Se muestran en letras minúsculas las diferencias significativas entre grupos a través de un análisis *post-hoc*.

Si atendemos exclusivamente a la plasticidad intra-poblacional obtenida para las variables vegetativas de los fanerófitos ninguna fue significativa ($p > 0,05$). La plasticidad intra-poblacional de los caméfitos sólo fue significativamente diferente en el diámetro medio ($\chi^2_3 = 10,95$; $p < 0,01$) presentando menor plasticidad en el monteverde que en el resto de ecosistemas analizados (Fig 9). En relación a las variables foliares sólo se obtuvieron diferencias significativas para el área foliar ($\chi^2_3 = 9,51$; $p < 0,05$), presentando menor plasticidad las poblaciones del retamar de cumbre y siendo las poblaciones del termófilo las que presentaron mayor plasticidad (Fig 9). Para el resto de variables no obtuvimos diferencias significativas respecto a su plasticidad ($p < 0,05$).

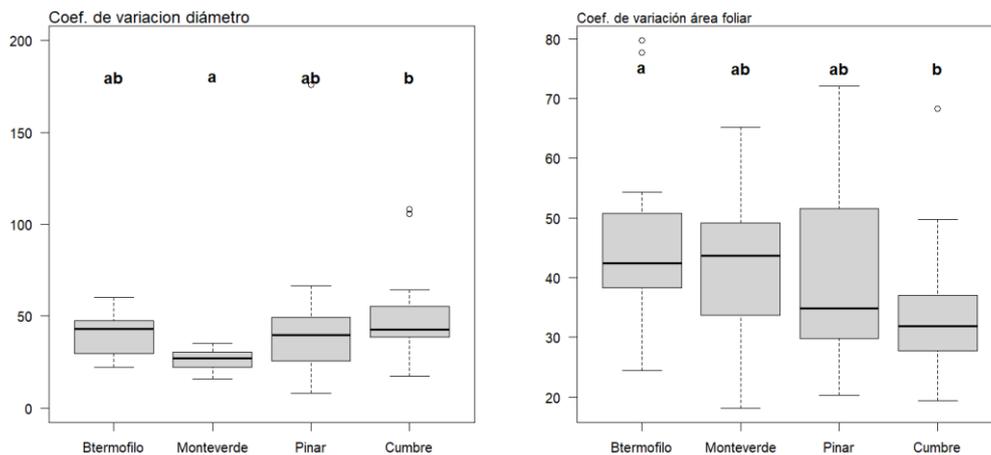


Fig. 9. Media y desviación estándar de la plasticidad (diámetro y área foliar) de los diferentes hábitat seleccionados para los caméfitos. Se muestran en letras minúsculas las diferencias significativas entre grupos a través de un análisis *post-hoc*.

En cuanto al análisis de la distribución de las especies (amplia y restringida) la plasticidad presentó diferencias significativas entre ambos tratamientos para el área foliar ($U = 289$, $p < 0,001$) y el esfuerzo reproductor ($U = 319$, $p < 0,05$) siendo en ambos casos las especies de amplia distribución las que presentaron mayor plasticidad (Fig. 10).

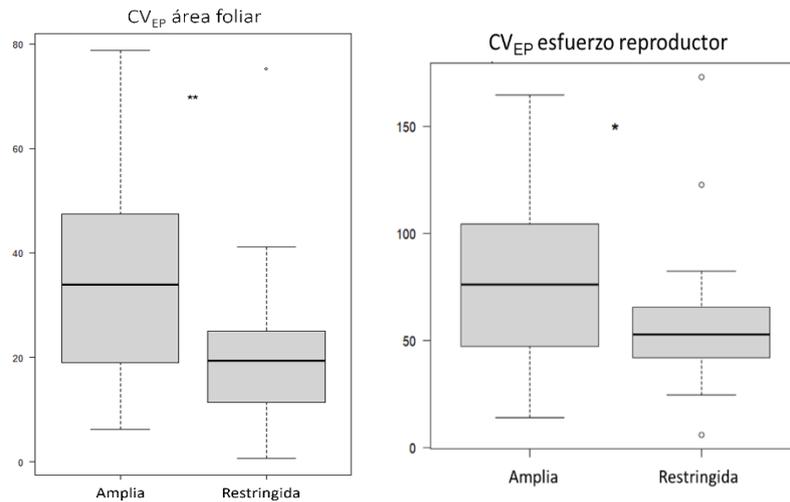


Fig. 10. Media y desviación estándar de la plasticidad (área foliar y esfuerzo reproductor) de los diferentes grupos de especies según su distribución (amplia y restringida). Se muestran en asteriscos las diferencias significativas entre grupos.

Las variables de plasticidad intra-poblacional para los caracteres foliares (largo, ancho y área foliar) mostraron correlación significativa en todos los casos (Tabla 4).

Tabla 4. Correlaciones de *spearman* obtenidas entre la plasticidad de las variables foliares (largo, ancho y área foliar).

	Largo	Ancho	Área foliar
Ancho	0,499***	—	
Relación Largo/ancho	0,321***	0,220**	—
Área foliar	0,791***	0,779***	0,200**

Si atendemos a las variables climáticas y de elevación, obtenemos que la precipitación estuvo correlacionada de forma negativa con el coeficiente de variación para el largo ($\rho=-0,256$; $p<0,001$), ancho ($\rho=-0,192$; $p<0,001$) y área foliar ($\rho=-0,250$; $p<0,001$). Estas tres variables foliares estuvieron correlacionadas de forma positiva con las variables de temperatura (ver Tabla 5). Con respecto a la elevación, los rasgos foliares también presentaron diferencias significativas en el coeficiente de variación del largo ($\rho=-0,170$; $p<0,05$), ancho ($\rho=-0,144$; $p<0,05$) y área foliar ($\rho=-0,207$; $p<0,01$). La plasticidad intra-poblacional de la relación largo/ancho no se correlacionó con ninguna variable climática ni de elevación ($p>0,05$).

Tabla 5. Correlaciones de *spearman* obtenidas entre la plasticidad de las variables foliares (largo, ancho y área foliar) con las variables climáticas de temperatura y precipitación.

	Largo	Ancho	Área foliar
Temperatura media	0,195**	0,160*	0,228***
Temperatura máxima	0,194**	0,156*	0,227**
Temperatura mínima	0,176*	0,146*	0,213**
Precipitación	-0,256***	-0,192**	-0,250***

La plasticidad de las variables vegetativas (altura total, altura vegetativa, diámetro medio y relación altura/diámetro) así como el esfuerzo reproductor se correlacionaron entre sí siendo significativa en todos los casos (Tabla 6).

Tabla 6. Correlaciones de *spearman* obtenidas entre la plasticidad de las variables vegetativas (altura máxima, vegetativa, diámetro medio y relación altura/diámetro) y reproductoras (esfuerzo reproductor).

	Altura total	Diámetro medio	Relación altura/diámetro	Esfuerzo reproductor
Altura total	1***	—		
Diámetro medio	0,481***	0,481***	—	
Relación altura/diámetro	0,270***	0,270***	0,520***	—
Esfuerzo reproductor	0,400***	0,400***	0,425***	0,431***

Las variables climáticas y de elevación se correlacionaron con la plasticidad intra-poblacional de las variables vegetativas y reproductoras y se obtuvieron diferencias significativas en algunos casos. La temperatura media, fue significativamente diferente para el diámetro medio ($\rho=-0,184$; $p<0,05$) y el esfuerzo reproductor ($\rho=-0,197$; $p<0,01$). Las temperaturas mínimas y máximas siguieron el mismo patrón (Tabla 7). Además, la temperatura mínima se correlacionó negativamente con la relación altura/diámetro ($\rho=-0,148$; $p<0,05$). La precipitación estuvo correlacionada positivamente con el esfuerzo reproductor ($\rho=0,193$; $p<0,05$). Con respecto a la elevación, los únicos rasgos que presentaron diferencias significativas fueron el diámetro medio ($\rho=0,197$; $p<0,01$) y el esfuerzo reproductor ($\rho=0,199$; $p<0,01$). La plasticidad intra-poblacional de la altura total de la planta y la altura vegetativa no se correlacionaron con ninguna variable climática ni de elevación ($p>0,05$).

Tabla 7. Correlaciones de *spearman* obtenidas entre la plasticidad de las variables vegetativas (altura máxima, diámetro medio y relación altura/diámetro) y las variables climáticas de temperatura y precipitación con las variables climáticas de temperatura y precipitación.

	Altura total	Diámetro medio	Relación altura/diámetro	Esfuerzo reproductor
Temperatura media	n.s	-0,184*	n,s	-0,197**
Temperatura máxima	n.s	-0,174*	n,s	-0,192*
Temperatura mínima	n.s	-0,194**	-0,148*	-0,201**
Precipitación	n.s	n,s	n,s	0,193*

No fue posible obtener modelos lineares generalizados que tuvieran un R^2 superior a 0,1 para explicar la plasticidad intra-poblacional de los rasgos foliares, pero sí para el esfuerzo reproductor (Tabla 8). A pesar de que el R^2 es bajo ($R^2=0,21$) el modelo que mejor explica la relación del coeficiente intra-poblacional del esfuerzo reproductor es el coeficiente de variación del diámetro medio intra-poblacional ($Z=6,94$; $p<0,001$), es decir, la plasticidad del tamaño de la planta. Sin embargo, si incorporamos la precipitación como otro factor a testar unido al coeficiente de variación del diámetro medio el R^2 incrementa aunque ligeramente ($R^2=0,25$) siendo mayor significativamente para el diámetro medio ($Z=6,77$; $p<0,001$) seguido de la precipitación ($Z=3,03$; $p<0,01$). El resto de combinaciones realizadas incluyendo la

temperatura media y otras variables vegetativas como la altura obtuvieron R^2 muy bajo por lo que no se muestran.

Tabla 8: Modelos lineares generalizados con las variables más significativas.

glm (Coef. variación intra-poblacional de las flores ~ coef. Variación diámetro)				
	Estimate	Z	p-value	R^2
Intercept	40,66	5,70	-.	0,21
Coef. variación diámetro	1,05	6,94	$p < 0,001$	

glm (Coef. variación intra-poblacional de las flores ~ coef. Variación diámetro + Precipitación)				
	Estimate	Z	p-value	R^2
Intercept	8,80	0,69	-.	0,25
Coef. variación diámetro	1,00	6,77	$p < 0,001$	
Precipitación	0,04	3,03	$p < 0,01$	

4.4 Plasticidad funcional intra-poblacional o inter-poblacional

El coeficiente de variación intra-poblacional (CV_{IP}) fue significativamente superior al coeficiente de variación entre poblaciones (CV_{EP}), es decir, existe mayor plasticidad dentro de las poblaciones que entre poblaciones, a pesar de las diferencias significativas ya comentadas en los objetivos anteriores. Esto se cumple para el largo de la hoja, donde las variaciones intra-poblacionales fueron significativamente más altas (T de Welch: $t_{87,1} = -4,75$; $p < 0,001$), en el área foliar ($t_{86,8} = -4,12$; $p < 0,001$), el esfuerzo reproductor ($t_{125,6} = -2,27$; $p < 0,05$) y todas las variables asociadas al tamaño de la planta (ver tabla 9, Fig. 11. La plasticidad intra-poblacional media (CV_{IP} media) de los rasgos foliares fue superior que la variación entre poblaciones de la misma especie (CV_{EP}) para el 72,7% de las especies analizadas respecto al largo de la hoja, 74,2% para el área y 66,7% para la relación largo/ancho. Por otra parte, el 78,7% de las especies presentaron mayor plasticidad intra-poblacional que inter-poblacional para la altura vegetativa y altura total de la planta, el 86,9% para el diámetro, 80,3% para el H/D y 63,9% para el esfuerzo reproductor.

Tabla 9. Resultados de las comparaciones estadísticas (T de welch) entre los CV_{EP} y los CV_{IP} para el conjunto de las especies. En todos ellos $CV_{IP} > CV_{EP}$.

CV Altura total	CV Altura vegetativa	CV Diámetro medio	CV relación altura/diámetro
$t_{91,5} = -5,05^{***}$	$t_{91,5} = -5,05^{***}$	$t_{116,3} = -6,39^{***}$	$t_{77,2} = -3,46^{***}$

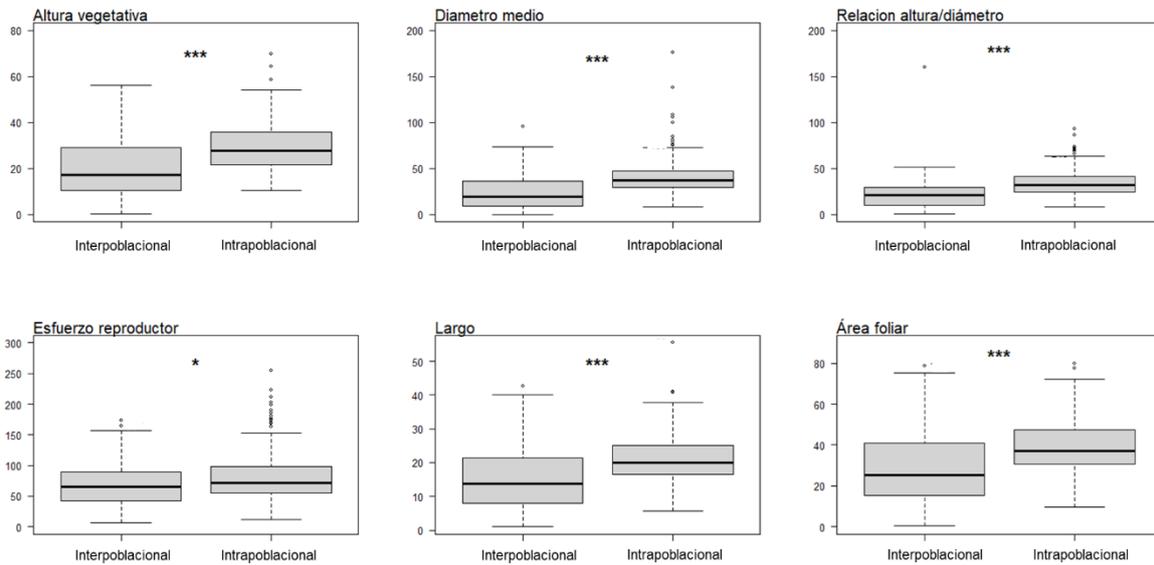


Fig. 11. Media y desviación estándar de la plasticidad inter e intra poblacional de las variables analizadas. Se muestra en asteriscos las diferencias significativas entre CV_{EP} y los CV_{IP} para el conjunto de las especies.

Al realizar este análisis comparativo sólo con las especies de distribución restringida, las diferencias fueron significativas para todas las variables (Tabla 10). Sin embargo, en el análisis realizado sólo con especies de distribución amplia, las diferencias fueron significativas para menos variables, solamente para el largo ($t_{52,4}=-2,7$; $p<0,05$), altura total y vegetativa ($t_{57,9}=-4,3$; $p<0,001$) y diámetro medio ($t_{61,2}=-3,57$; $p<0,001$). En todos los casos significativos obtenidos en ambos análisis la variación intra-poblacional fue superior que la inter-poblacional.

Tabla 10. Resultados de las comparaciones estadísticas (T de welch) entre los CV_{EP} y los CV_{IP} para las especies de distribución restringida.

Largo	Área foliar	Altura total	Diámetro medio	Relación altura/diámetro	Esfuerzo reproductor
$t_{34,6}=-4,88^{***}$	$t_{35,6}=-5,1^{***}$	$t_{34,3}=-3,03^{**}$	$t_{61,7}=-6,04^{***}$	$t_{41,2}=-4,53^{***}$	$t_{64,8}=-3,75^{***}$

5. DISCUSIÓN

En este trabajo queda de manifiesto que los rasgos funcionales además de tener una amplia variabilidad en el conjunto de la flora endémica estudiada, presentan una gran variabilidad intra-poblacional que puede llegar a ser incluso superior a la plasticidad existente entre poblaciones. Además, hemos demostrado que la plasticidad intra-poblacional de las hojas y el esfuerzo reproductor se ve influenciada por el clima y la plasticidad de otros rasgos funcionales (tamaño de la planta), aunque existirán otros factores que dificultan la posibilidad de predecirla con un modelo simple. Por otro lado, comprobamos que la plasticidad inter-poblacional del tamaño de las hojas y del esfuerzo reproductor se ve influenciada por la amplitud de la distribución de las especies. También comprobamos que el clima, el hábitat y el biotipo afectan a los rasgos funcionales, observando algunos patrones generales que ya han sido observados en estudios previos.

Los rasgos funcionales estudiados foliares y reproductivos estuvieron en general relacionados con el tamaño de la planta. La altura de la planta estuvo relacionada de forma positiva con el área de la hoja al igual que en otros estudios previos, que encontraron relaciones significativas pero que explican poca variación de los datos (p.e. Cutts *et al.*, 2023). Que el esfuerzo reproductor decaiga con el tamaño de la planta puede tener relación con que algunos fanerófitos de gran tamaño que han sido estudiados presentaron una productividad muy baja (p.e. *Anagyris latifolia*), así como a otras variables ambientales y bióticas, como es la cobertura de la vegetación circundante (Samson y Werk, 1986) que afectan a la productividad. De hecho, en trabajos previos se han encontrado resultados diferentes respecto a la relación entre la altura y el esfuerzo reproductor, siendo en algunos casos negativa, y en otros positiva (Samson y Werk, 1986). Esta relación entre los rasgos analizados y el tamaño de la planta también se detectó en cierta medida por medio del análisis entre biotipos, llamando la atención por otra parte los valores más altos encontrados en los hemicriptófitos, aunque puede no ser un resultado representativo por el bajo número de especies de hemicriptófitos estudiadas. Por otra parte, que el largo y el ancho de las hojas esté correlacionado con el área no supone ninguna sorpresa, ya que el producto de ambas variables se ha utilizado para estimar el área foliar de manera efectiva independientemente de la morfología de la hoja (Shi *et al.*, 2019; Cutts *et al.*, 2021).

El esfuerzo reproductor fue la variable con mayor plasticidad dentro de las poblaciones y entre poblaciones. La gran variación intra-poblacional se explica en parte por el sesgo de muestreo que supone la medición de plantas con diferente edad y tamaños, ya que el esfuerzo reproductor depende del tamaño de la planta (“plasticidad aparente”) (Wang *et al.*, 2006, Hautier *et al.* 2009). Quizás por ello, el diámetro de la planta fue la variable que más ayudó en el modelo a predecir la plasticidad del esfuerzo reproductor. Además, la plasticidad del esfuerzo reproductor también varía de manera diferente en relación con la variación de tamaño dentro de una especie (Reekie 1998; Welham y Setter 1998; Cheplick 2001).

En cuanto a la hipótesis de la relación entre la plasticidad y la distribución, tal como esperábamos, las especies de distribución más amplia presentaron mayor plasticidad inter-poblacional que las especies de distribución restringida, a pesar de la pequeña cantidad de especies que hemos analizado (N=65 para los rasgos foliares y N=61 para la productividad) y de que la categoría de distribución utilizada no ha sido la ideal. No obstante, no se confirmó esta hipótesis para todos los rasgos funcionales analizados. El hecho de que no se hayan

encontrado diferencias en la plasticidad inter-poblacional para el largo y en el ancho pero sí en el área puede estar relacionado con que no todas las hojas de las especies estudiadas se comportan igual a lo largo de su gradiente climático y altitudinal, es decir, algunas especies sufren cambios en el ancho de la hoja, otras en el largo, y algunas en ambas variables, lo cual coincide con otros trabajos anteriores (p.e. McDonald *et al.*, 2003).

A diferencia de algunos estudios previos (p.e. Albert *et al.*, 2010) y en contra de lo esperado, obtuvimos una mayor la plasticidad intra-poblacional que la inter-poblacional para casi todos los rasgos que hemos muestreado. Esto podría deberse quizás a algunos errores de muestreo, como una selección inadecuada de las localidades que no recoja suficiente heterogeneidad ambiental y fenotípica, así como la inclusión de datos de hojas con diferente estado de desarrollo (plasticidad de los individuos) y de individuos de diferente edad y tamaño para la productividad. No obstante, apenas se han hecho estudios que incluyeran al mismo tiempo la variación intra-poblacional e inter-poblacional como para poder explicar esta tendencia.

Nuestros resultados confirman que las condiciones climáticas extremas, tanto en ambientes cálidos secos (termoesclerófilo en nuestro trabajo) como en ambientes fríos (matorral de cumbre) limitan el crecimiento de las plantas y de las hojas (p.e. Wright *et al.*, 2017, Körner, 2012). En el matorral de cumbre de La Palma, a pesar de tener unos valores altos de precipitación (>800 mm anuales) esta reducción en el tamaño es más notable que en la costa y se debería a una alta irradiación solar buena parte del año, así como al efecto negativo del hielo y las bajas temperaturas en el crecimiento de las plantas y de las hojas (Halloy y Mark, 1996, Körner *et al.*, 1989, Wright *et al.*, 2017), lo cual coincide con el hecho de que existe una correlación positiva de estos rasgos con la temperatura media y una correlación negativa con la elevación, al igual que trabajos previos (Wright *et al.*, 2017, Kappelle *et al.* 1995; Liui y Qi, 2020). Asimismo, la limitación en el crecimiento vertical de las plantas explica que la relación altura/diámetro sea menor en la cumbre que en el resto de los hábitats (Körner, 2012). En las zonas bajas de la isla, el factor más importante sería la aridez además de la alta evapotranspiración, sobre todo en la mitad suroccidental de la isla, limitando el crecimiento vegetal (Wright *et al.*, 2017; Garzón-Machado *et al.*, 2014, Hanz *et al.*, 2022a). Sin embargo, no obtuvimos relación entre el esfuerzo reproductor y las variables climáticas. Además, llama la atención la ausencia de correlación entre los rasgos estudiados y la precipitación. Esto puede deberse a la influencia de otros factores como la evapotranspiración y la temperatura en algunos hábitats (p.e. matorral de cumbre), entre otros factores que no se han considerado en este trabajo.

A pesar de que en general las variables ambientales estaban relacionadas con nuestros rasgos funcionales y su plasticidad, no pudimos explicar mediante un modelo ni los valores ni la plasticidad de los rasgos funcionales utilizados. puede deberse en parte a que, como se ha visto en trabajos previos, el clima influye de forma intrínseca según la especie, evitando poder detectar un patrón general (p.e. Albert *et al.*, 2010; Gerdol, 2005). En cuanto a la influencia del clima en la plasticidad de los rasgos analizados, hubo dos tendencias opuestas. La plasticidad de los rasgos foliares aumentó con un aumento de la temperatura y disminución de la precipitación, mientras que la plasticidad del tamaño de la planta (diámetro en este caso) y del esfuerzo reproductor siguieron la tendencia contraria, es decir, disminuyeron con la temperatura, siendo superiores en el matorral de cumbre. Algunos estudios previos han observado que la plasticidad fenotípica puede ser inferior en las poblaciones situadas a mayor

altitud (p.e. Halliday, 2023; de Villemereuil, 2018), y esto tendría sentido para las hojas, que en el matorral de cumbre se puede considerar que se encuentran sometidas a un gran estrés ambiental. Sin embargo, cómo evoluciona la plasticidad en entornos extremos y cómo afecta esto a las respuestas de las poblaciones a los cambios medioambientales, es algo que todavía sigue siendo desconocido hasta cierto punto.

Existen multitud de factores que no han sido considerados en este trabajo y habrían servido para mejorar significativamente el ajuste del modelo respecto a las variables climáticas, así como la relación entre los rasgos analizados, como son las perturbaciones (p.e. herbivoría), variables climáticas (evapotranspiración), variables edáficas (p.e. pH, % de materia orgánica), genéticas o la competencia entre especies (p.e. cubierta vegetal) (p.e. Albert *et al.*, 2010, Samson y Werk, 1986; Wang *et al.*, 2019). La inclusión de estos factores en el diseño experimental habría ayudado a explicar mejor los patrones que determinan los valores obtenidos de los rasgos funcionales analizados y su plasticidad a nivel de población y entre poblaciones. No obstante, utilizando un diseño experimental sencillo hemos sido capaces de obtener resultados novedosos que justifican una mayor investigación sobre las causas de la variabilidad intra-específica.

6. CONCLUSIÓN

La flora de la isla de la Palma presenta unos rasgos funcionales muy variables entre las especies. Analizar la variabilidad de dichos rasgos a nivel intraespecífico y su relación con el clima para un conjunto de especies no resulta del todo sencillo, ya que los rasgos funcionales se comportan de manera intrínsecamente diferente y dependen también de otros factores. Con la metodología empleada hemos podido comprobar algunas relaciones establecidas en la bibliografía, como la existencia de una mayor plasticidad inter-poblacional en las especies de distribución más amplia. No obstante, llama la atención la mayor plasticidad que hemos encontrado dentro de las poblaciones respecto a la variabilidad existente entre poblaciones, así como que esta variabilidad intra-poblacional siga patrones diferentes en función de los rasgos analizados. Hacen falta más estudios sobre este tema para poder comprender mejor cómo se comporta la plasticidad de las especies en función del clima y de otras causas intrínsecas, sobre todo de cara a entender su capacidad de respuesta ante el cambio climático.

7. BIBLIOGRAFÍA

Albert, Cécile & Thuiller, Wilfried & Yoccoz, Nigel & Soudant, Alex & Boucher, Florian & Saccone, Patrick & Lavorel, Sandra. (2010). Intraspecific functional variability: Extent, structure and sources of variation. *Journal of Ecology*, 98: 604–613.

Arechavaleta, Manuel & Martín Esquivel, José. (2008). La perspectiva archipelágica: Canarias. Servicio de Biodiversidad, Consejería de Medio Ambiente y Ordenación Territorial, Gobierno de Canarias. Centro de Planificación Ambiental, La Laguna, Santa Cruz de Tenerife, España. 129-145 pp.

Arjona, Francisco & de Baaij, Jeroen. (2018). Rebuttal from Francisco J. Arjona and Jeroen H. F. de Baaij: CrossTalk. *The Journal of Physiology*, 596(5): 753-754

Barajas Barbosa, M. Paola & Craven, Dylan & Weigelt, Patrick & Denelle, Pierre & Otto, Rüdiger & Diaz, Sandra & Price, Jonathan & Fernández-Palacios, José & Kreft, Holger. (2022). Assembly of functional diversity in an oceanic island flora. *Nature*, 619 (7970), 545– 550.

Beierkuhnlein, Carl & Nogales, Manuel & Field, Richard & Vetaas, Ole & Walentowitz, Anna & Weiser, Frank & Stahlmann, Reinhold & Guerrero-Campos, María & Jentsch, Anke & Medina, Felix & Chiarucci, Alessandro. (2023). Volcanic ash deposition as a selection mechanism towards woodiness. *Biodiversity*, 2, 14.

Bello-Rodríguez, V., Hamann, A., Martín-Esquivel, J. L., Cubas, J., Del Arco, M. J., & González-Mancebo, J. M. (2023). Habitat loss and biotic velocity response to climate change for alpine plant species in Atlantic oceanic islands. *Diversity*, 15(7), 864.

Benito Garzón, M., Robson, T. M., & Hampe, A. (2019). Δ TraitSDMs: species distribution models that account for local adaptation and phenotypic plasticity. *The New Phytologist*, 222(4), 1757-1765.

Biocan. (s. f.). Biodiversidadcanarias.es. Consultado el 4 de julio de 2024, de <https://www.biodiversidadcanarias.es>.

Bradshaw, A. D., & Hardwick, K. (1989). Evolution and stress-genotypic and phenotypic components. *Biological Journal of the Linnean Society*. *Linnean Society of London*, 37(1-2), 137-155.

Bruelheide, H., Dengler, J., Purschke, O., Lenoir, J., Jiménez-Alfaro, B., Hennekens, S. M., Botta-Dukát, Z., Chytrý, M., Field, R., Jansen, F., Kattge, J., Pillar, V. D., Schrod, F., Mahecha, M. D., Peet, R. K., Sandel, B., van Bodegom, P., Altman, J., Alvarez-Dávila, E., ... Jandt, U. (2018). Global trait–environment relationships of plant communities. *Nature Ecology & Evolution*, 2(12), 1906-1917.

Carracedo, Juan & Badiola, Eduardo & Guillou, Hervé & Pestana, Julio & Torrado, Francisco & Mar, Facultad & radiación-materia, Interacción. (2001). Geology and Volcanology of the Western Canaries: La Palma and El Hierro. *Estudios Geológicos*. v. 57 (5-6), pp. 175-273. 57.

Caujapé-Castells, Juli & Tye, Alan & Crawford, Daniel & Santos-Guerra, Arnaldo & Sakai, Ann & Beaver, Katy & Lobin, Wolfram & Florens, Francois & Moura, Mónica & Jardim, Roberto & Gomes, Isildo & Kueffer, Christoph. (2010). Conservation of oceanic island floras: Present and future global challenges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 12. 107-129.

Cheplick, Gregory. (2001). Quantitative Genetics of Mass Allocation and the Allometry of Reproduction in *Amaranthus albus* : Relation to Soil Nutrients. *International Journal of Plant Sciences - INT J PLANT SCI.* 162.

Collins, C. G., Elmendorf, S. C., Hollister, R. D., Henry, G. H. R., Clark, K., Bjorkman, A. D., Myers-Smith, I. H., Prevéy, J. S., Ashton, I. W., Assmann, J. J., Alatalo, J. M., Carbognani, M., Chisholm, C., Cooper, E. J., Forrester, C., Jónsdóttir, I. S., Klanderud, K., Kopp, C. W., Livensperger, C., ... Suding, K. N. (2021). Experimental warming differentially affects vegetative and reproductive phenology of tundra plants. *Nature Communications*, 12(1), 1-12.

Cornelissen, Johannes & Lavorel, Sandra & Garnier, Erin & Diaz, Sandra & Buchmann, Nina & Gurvich, Diego & Reich, Peter & ter Steege, Hans & Morgan, H.D.G. & Van der Heijden, Marcel & Pausas, J.G.H. & Poorter, Hendrik. (2003). Handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, v.51, 335-380 (2003).

Cornwell, William & Ackerly, David. (2009). Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*. 79.

Cubas, J., Irl, S. D. H., Villafuerte, R., Bello-Rodríguez, V., Rodríguez-Luengo, J. L., del Arco, M., Martín-Esquivel, J. L., & González-Mancebo, J. M. (2019). Endemic plant species are more palatable to introduced herbivores than non-endemics. *Proceedings. Biological Sciences*, 286(1900), 20190136.

Cubas, J., Kluge, J., Bello-Rodríguez, V., del Arco, M. J., Cooke, B., & González-Mancebo, J. M. (2021). Can habitat type predict the abundance of the European rabbits on oceanic islands? *Community Ecology: CE*, 22(1), 93-105.

Cubas, J., Martín-Esquivel, J. L., Nogales, M., Irl, S. D. H., Hernández-Hernández, R., López-Darias, M., Marrero-Gómez, M., del Arco, M. J., & González-Mancebo, J. M. (2018). Contrasting effects of invasive rabbits on endemic plants driving vegetation change in a subtropical alpine insular environment. *Biological Invasions*, 20(3), 793-807.

Cutts, Vanessa & Hanz, Dagmar & Barajas Barbosa, M. Paola & Schrod, Franziska & Steinbauer, Manuel & Beierkuhnlein, Carl & Denelle, Pierre & Fernández-Palacios, José & Gaüzère, Pierre & Grenié, Matthias & Irl, Severin & Kraft, Nathan & Kreft, Holger & Maitner, Brian & Munoz, François & Thuiller, Wilfried & Violle, Cyrille & Weigelt, Patrick & Field, Richard & Algar, Adam. (2023). Links to rare climates do not translate into distinct traits for island endemics. *Ecology Letters*. 26, 504–515.

de Bello, F., Lepš, J., & Sebastià, M.-T. (2005). Predictive value of plant traits to grazing along a climatic gradient in the Mediterranean. *The Journal of Applied Ecology*, 42(5), 824-833.

de Villemereuil, P., Mouterde, M., Gaggiotti, O. E., & Till-Bottraud, I. (2018). Patterns of phenotypic plasticity and local adaptation in the wide elevation range of the alpine plant *Arabis alpina*. *The Journal of Ecology*, 106(5), 1952-1971.

del Arco Aguilar, M. J., & Rodríguez Delgado, O. (2018). Vegetation of the canary islands. En *Vegetation of the Canary Islands* (pp. 83-319). Springer International Publishing.

del Arco Aguilar, M.-J., González-González, R., Garzón-Machado, V., & Pizarro-Hernández, B. (2010). Actual and potential natural vegetation on the Canary Islands and its conservation status. *Biodiversity and Conservation*, 19(11), 3089-3140.

Delacre, M., Lakens, D., Ley, C., Liu, L., & Leys, C. (2021). Why Hedges' g*s based on the non-pooled standard deviation should be reported with Welch's t-test. *PsyArXiv*.

Díaz, S., Cabido, M., & Casanoves, F. (1998). Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science: Official Organ of the International Association for Vegetation Science*, 9(1), 113-122.

Dunn, O. J. (1961) Multiple comparisons among means. *Journal of the American Statistical Association*. 56, 52--64.

Fernández-Palacios. (1999). El marco ecológico de las Islas Canarias. In: *Ecología y Cultura en Canarias*. JM Fernández-Palacios, Bacallado, JJ, Belmonte, JA ,(eds.), Museo de la Ciencia y el Cosmos, S.C. de Tenerife, pp.83-105.

Fischer, K., & Fiedler, K. (2002). Reaction norms for age and size at maturity in response to temperature: a test of the compound interest hypothesis. *Evolutionary Ecology*, 16(4), 333-349.

Foden, W. B., Young, B. E., Akçakaya, H. R., Garcia, R. A., Hoffmann, A. A., Stein, B. A., Thomas, C. D., Wheatley, C. J., Bickford, D., Carr, J. A., Hole, D. G., Martin, T. G., Pacifici, M., Pearce-Higgins, J. W., Platts, P. J., Visconti, P., Watson, J. E. M., & Huntley, B. (2019). Climate change vulnerability assessment of species. *Wiley Interdisciplinary Reviews. Climate Change*, 10(1).

Freeman, D. C., McArthur, E. D., Sanderson, S. C., & Tiedemann, A. R. (1993). The influence of topography on male and female fitness components of *Atriplex canescens*. *Oecologia*, 93(4), 538-547.

Galen, C., Shore, J. S., & Deyoe, H. (1991). ECOTYPIC DIVERGENCE IN ALPINE *POLEMONIUM VISCOSUM*: GENETIC STRUCTURE, QUANTITATIVE VARIATION, AND LOCAL ADAPTATION. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, 45(5), 1218-1228.

Garnier, E., Laurent, G., Bellmann, A., Debain, S., Berthelier, P., Ducout, B., Roumet, C., & Navas, M.-L. (2001). Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *The New Phytologist*, 152(1), 69-83.

Garzón-Machado, V., González-Mancebo, J. M., Palomares-Martínez, A., Acevedo-Rodríguez, A., Fernández-Palacios, J. M., Del-Arco-Aguilar, M., & Pérez-de-Paz, P. L. (2010). Strong negative effect of alien herbivores on endemic legumes of the Canary pine forest. *Biological Conservation*, 143(11), 2685-2694.

Garzón-Machado, Víctor, Otto, R., & del Arco Aguilar, M. J. (2013). Bioclimatic and vegetation mapping of a topographically complex oceanic island applying different interpolation techniques. *International Journal of Biometeorology*.

Gerdol, R. (2005). Growth performance of two deciduous *Vaccinium* species in relation to nutrient status in a subalpine heath. *Flora*, 200(2), 168-174.

Gordo, O., & Sanz, J. J. (2010). Impact of climate change on plant phenology in Mediterranean ecosystems. *Global Change Biology*, 16(3), 1082-1106.

Guerra, Arnoldo & Reyes-Betancort, Jorge & Carine, Mark & Humphries, Christopher & Guma, I.. (2008). Diversity, rarity and the evolution and conservation of the Canary Islands endemic flora. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*. 65. 25-45.

Halliday, F. W., Czyżewski, S., & Laine, A.-L. (2023). Intraspecific trait variation and changing life-history strategies explain host community disease risk along a temperature gradient. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 378(1873).

Halloy, Stephan & Mark, Alan. (1996). Comparative leaf morphology spectra of plant communities in New Zealand, the Andes and the European Alps. *Journal of The Royal Society of New Zealand*, 26. 41-78.

Hanz, D. M., Cutts, V., Barajas-Barbosa, M. P., Algar, A. C., Beierkuhnlein, C., Fernández-Palacios, J.-M., Field, R., Kreft, H., Steinbauer, M. J., Weigelt, P., & Irl, S. D. H. (2022b). Climatic and biogeographical drivers of functional diversity in the flora of the Canary Islands. *Global Ecology and Biogeography: A Journal of Macroecology*, 31(7), 1313-1331.

Hanz, Dagmar & Beloiu Schwenke, Mirela & Wipfler, Raja & Beierkuhnlein, Carl & Field, Richard & Jentsch, Anke & Vetaas, Ole & Irl, Severin. (2022a). High species turnover and low intraspecific trait variation in endemic and non-endemic plant species assemblages on an oceanic island. *Journal of Vegetation Science*. 33.

Hanz, Dagmar & Cutts, Vanessa & Barajas Barbosa, M. Paola & Algar, Adam & Beierkuhnlein, Carl & Collart, Flavien & Fernández-Palacios, José & Field, Richard & Karger, Dirk Nikolaus & Kienle, David & Kreft, Holger & Patiño, Jairo & Schrod, Franziska & Steinbauer, Manuel & Weigelt, Patrick & Irl, Severin. (2023). Effects of climate change on the distribution of plant species and plant functional strategies on the Canary Islands. *Diversity and Distributions*, 29, 1157–1171.

Hautier, Y., Randin, C. F., Stocklin, J., & Guisan, A. (2009). Changes in reproductive investment with altitude in an alpine plant. *Journal of Plant Ecology*, 2(3), 125-134.

Heilmeier, H. (2019). Functional traits explaining plant responses to past and future climate changes. *Flora*, 254, 1-11.

Henn, J. J., Buzzard, V., Enquist, B. J., Halbritter, A. H., Klanderud, K., Maitner, B. S., Michaletz, S. T., Pötsch, C., Seltzer, L., Telford, R. J., Yang, Y., Zhang, L., & Vandvik, V. (2018). Intraspecific trait variation and phenotypic plasticity mediate alpine plant species response to climate change. *Frontiers in plant science*, 9.

Irl, S. D. H., Steinbauer, M. J., Babel, W., Beierkuhnlein, C., Blume-Werry, G., Messinger, J., Palomares Martínez, Á., Strohmeier, S., & Jentsch, A. (2012). An 11-yr enclosure experiment in a high-elevation island ecosystem: introduced herbivore impact on shrub species richness, seedling recruitment and population dynamics. *Journal of Vegetation Science: Official Organ of the International Association for Vegetation Science*, 23(6), 1114-1125.

Irl, Severin & Obermeier, Alexander & Beierkuhnlein, Carl & Steinbauer, Manuel. (2020). Climate controls plant life-form patterns on a high-elevation oceanic island. *Journal of Biogeography*. 47.

José A. Guijarro, José A. López, Enric Aguilar and Javier Sigró (2019) Package 'climatol' MULTITEST project. (s. f.). Climatol.eu. Recuperado 6 de julio de 2024, de <https://www.climatol.eu/MULTITEST/>.

Kappelle, M., Kennis, P. A. F., & de Vries, R. A. J. (1995). Changes in diversity along a successional gradient in a Costa Rican upper montane Quercus Forest. *Biodiversity and Conservation*, 4(1), 10-34.

Kattge, Jens & Bönisch, Gerhard & Diaz, Sandra & Lavorel, Sandra & Prentice, Iain & Leadley, Paul & Tautenhahn, Susanne & Werner, Gijbert & Aakala, Tuomas & Abedi, Mehdi & Acosta, Alicia & Adamidis, George & Adamson, Kairi & Aiba, Masahiro & Albert, Cécile & Alcántara, Julio & Alcázar Caicedo, Carolina & Aleixo, Izabela & Ali,

Hamada & Wirt, Christian. (2020). TRY plant trait database – enhanced coverage and open access. *Global Change Biology*. 26. 119-188.

Körner, C. (2012). Treelines will be understood once the functional difference between a tree and a shrub is. *Ambio*, 41(S3), 197-206.

Körner, C., Neumayer, M., Menendez-Riedl, S. P., & Smeets-Scheel, A. (1989). Functional Morphology of Mountain Plants1) Dedicated to Prof. H. Meusel, on the occasion of his 80th birthday. *Flora*, 182(5-6), 353-383.

Kühn, Paul & Ratier Backes, Amanda & Römermann, Christine & Bruelheide, Helge & Haider, Sylvia. (2020). Contrasting patterns of intra-specific trait variability in native and non-native plant species along an elevational gradient on Tenerife, Canary Islands. *Annals of botany*. 127. 10.

Leimu-Brown, Roosa & Fischer, Markus. (2008). A Meta-Analysis of Local Adaptation in Plants. *PLoS one*. 3. e4010.

Liu, Wensheng & Zheng, Li & Qi, Danhui. (2020). Variation in leaf traits at different altitudes reflects the adaptive strategy of plants to environmental changes. *Ecology and Evolution*. 10.

Loehle C. Hypothesis testing in ecology: psychological aspects and the importance of theory maturation. *Q Rev Biol*. 1987 Dec;62(4):397-409.

Martín Esquivel, José & Marrero Gómez, Manuel V. & González Mancebo, Juana María. (2021). Efectos del cambio climático en la vegetación de la alta montaña de Tenerife. *Ecosistemas*. 30.

Martín Esquivel, José & Mrrero, MC & Zurita, N & Arechavaleta, M & Izquierdo, I. (2005). Biodiversidad en gráficas. Especies silvestres de las Islas Canarias. Consejería de Medio Ambiente y Ordenación Territorial. 56 pp.

Mason, Greg & Rutar Shuman, Teodora & Cook, K.E.. (2013). Comparing the Effectiveness of an Inverted Classroom to a Traditional Classroom in an Upper-Division Engineering Course. *Education, IEEE Transactions on*. 56. 430-435.

Matesanz, S., & Valladares, F. (2014). Ecological and evolutionary responses of Mediterranean plants to global change. *Environmental and Experimental Botany*, 103, 53-67.

Mcdonald, Paul & Fonseca, Carlos & Overton, J. & Westoby, M.. (2003). Leaf-size divergence along rainfall and soil-nutrient gradients: Is the method of size reduction common among clades?. *Functional Ecology*. 17. 50 - 57.

Messier, Julie & McGill, Brian & Lechowicz, Martin. (2010). How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecology letters*. 13. 838-48.

Myers, Norman & Mittermeier, Russell & Mittermeier, Cristina & Fonseca, Gustavo & Kent, Jennifer. (2000). Biodiversity hotspot for conservation priorities. *Nature*. 403.

Nock, Charles & Vogt, Richard & Beisner, Beatrix. (2016). Functional Traits. eLS,. 1–8.

Oksanen *et al.* 2018. Guillaume-Blanchet, F., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E. & Wagner, H. (2018). vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-1.

Pélabon, Christophe & Høyvik Hilde, Christoffer & Einum, Sigurd & Gamelon, Marlène. (2020). On the use of the coefficient of variation to quantify and compare trait variation. *Evolution Letters*, 4: 180–188.

Reekie, E. G. (1998). An explanation for size-dependent reproductive allocation in *Plantago major*. *Canadian Journal of Botany. Journal Canadien de Botanique*, 76(1), 43-50.

Rosenzweig, C., Karoly, D., Vicarelli, M., Neofotis, P., Wu, Q., Casassa, G., Menzel, A., Root, T. L., Estrella, N., Seguin, B., Tryjanowski, P., Liu, C., Rawlins, S., & Imeson, A. (2008). Attributing physical and biological impacts to anthropogenic climate change. *Nature*, 453(7193), 353-357.

Samson, D. A., & Werk, K. S. (1986). Size-dependent effects in the analysis of reproductive effort in plants. *The American Naturalist*, 127(5), 667-680.

Santamaria, Jacobo & Gomez, Maria & Vicent, J. & Krishnan, Kannan & Schuller, Ivan. (2003). Santamaria *et al.* Reply:. *Physical Review Letters*. 91.

Shi, Peijian & Liu, Mengdi & Yu, Xiaojing & Gielis, Johan & Ratkowsky, David. (2019). Proportional Relationship between Leaf Area and the Product of Leaf Length and Width of Four Types of Special Leaf Shapes. *Forests*. 10.

Siefert, Andrew & Violle, Cyrille & Chalmandrier, Loïc & Albert, Cécile & Taudiere, Adrien & Fajardo, Alex & Aarssen, Lonnie & Baraloto, Chris & Carlucci, Marcos & Cianciaruso, Marcus & Dantas, Vinícius & Bello, Francesco & Duarte, Leandro & Fonseca, Carlos & Freschet, Grégoire & Gaucherand, Stéphanie & Gross, Nicolas & Hikosaka, Kouki & Jackson, Benjamin & Wardle, David. (2015). A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters*. 18. 1406-1419.

Sporbert, M., Jakubka, D., Bucher, S. F., Hensen, I., Freiberg, M., Heubach, K., König, A., Nordt, B., Plos, C., Blinova, I., Bonn, A., Knickmann, B., Koubek, T., Linstädter, A., Mašková, T., Primack, R. B., Rosche, C., Shah, M. A., Stevens, A.-D., ... Römermann, C. (2022). Functional traits influence patterns in vegetative and reproductive plant phenology – a multi-botanical garden study. *The New Phytologist*, 235(6), 2199-2210.

Swenson, N. G., Enquist, B. J., Pither, J., Kerkhoff, A. J., Boyle, B., Weiser, M. D., Elser, J. J., Fagan, W. F., Forero-Montaña, J., Fyllas, N., Kraft, N. J. B., Lake, J. K., Moles, A. T., Patiño, S., Phillips, O. L., Price, C. A., Reich, P. B., Quesada, C. A., Stegen, J. C., ... Nolting, K. M. (2012). The biogeography and filtering of woody plant functional diversity in North and South America. *Global Ecology and Biogeography: A Journal of Macroecology*, 21(8), 798-808.

Tun, W., Yoon, J., Jeon, J.-S., & An, G. (2021). Influence of climate change on flowering time. *Journal of Plant Biology*, 64(3), 193-203.

Violle, Cyrille & Jiang, Lin. (2009). Towards a trait-based quantification of species niche. *Journal of Plant Ecology*. 2. 87-93.

Violle, Cyrille & Navas, Marie-Laure & Vile, Denis & Kazakou, Elena & Fortunel, Claire & Hummel, Irène & Garnier, Eric. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*. *Oikos*. 116. 882 - 892.

Wang, T., Zhou, D., Wang, P., & Zhang, H. (2006). Size-dependent reproductive effort in *Amaranthus retroflexus*: the influence of planting density and sowing date. *Canadian Journal of Botany. Journal Canadien de Botanique*, 84(3), 485-492.

Wang, Z., Townsend, P. A., Schweiger, A. K., Couture, J. J., Singh, A., Hobbie, S. E., & Cavender-Bares, J. (2019). Mapping foliar functional traits and their uncertainties across three years in a grassland experiment. *Remote Sensing of Environment*, 221, 405-416.

Wright, Ian & Dong, Ning & Maire, Vincent & Prentice, I. & Westoby, Mark & Diaz, Sandra & Gallagher, Rachael & Jacobs, Bonnie & Kooyman, Robert & Law, Elizabeth & Leishman, Michelle & Niinemets, Ülo & Reich, Peter & Sack, Lawren & Villar, Rafael & Wang, Han & Wilf, Peter. (2017). Global climatic drivers of leaf size. *Science*. 357. 917-921.