



UNIVERSITY OF THE
ΑΕΓΕΑΝ

DEPARTMENT OF ENVIRONMENT

**Διακύμανση λειτουργικών χαρακτηριστικών
Μεσογειακών φυτικών ειδών
κατά μήκος περιβαλλοντικών βαθμίδων**

(Functional traits variation in Mediterranean vegetation along environmental gradients)



Χρυσάνθη Μιχελάκη (Chrysanthi Michelaki)

Περιβαλλοντολόγος (Environmental scientist)

Διδακτορική Διατριβή (Doctoral Thesis)

Μυτιλήνη (Mytilene) **2020**

Επταμελής εξεταστική επιτροπή

Παναγιώτης Δημητρακόπουλος Καθηγητής, Τμήμα Περιβάλλοντος, Πανεπιστήμιο Αιγαίου, *Επιβλέπων*

Μαργαρίτα Αριανούτσου-Φαραγγιτάκη Καθηγήτρια, Τμήμα Βιολογίας, Ε.Κ.Π.Α., *Μέλος τριμελούς συμβουλευτικής επιτροπής*

Νικόλαος Φύλλας Επίκουρος Καθηγητής, Τμήμα Περιβάλλοντος, Πανεπιστήμιο Αιγαίου, *Μέλος τριμελούς συμβουλευτικής επιτροπής*

Ελένη Καζάκου Αναπληρώτρια Καθηγήτρια, Department of Biology and Ecology, Montpellier SupAgro, Centre d' Ecologie Fonctionnelle et Evolutive Montpellier, France, *Μέλος*

Άρης Κυπαρίσσης Αναπληρωτής Καθηγητής, Τμήμα Γεωπονίας Φυτικής Παραγωγής και Αγροτικού Περιβάλλοντος Πανεπιστήμιο Θεσσαλίας, *Μέλος*

Τριαντάφυλλος Ακριώτης Επίκουρος Καθηγητής, Τμήμα Περιβάλλοντος, Πανεπιστήμιο Αιγαίου, *Μέλος*

Γεώργιος Κόκκορης Αναπληρωτής Καθηγητής, Τμήμα Ωκεανογραφίας και Θαλασσίων Βιοεπισημών, Πανεπιστήμιο Αιγαίου, *Μέλος*

“Let it also be borne in mind how infinitely complex and close-fitting are the mutual relations of all organic beings to each other and to their physical conditions of life; and consequently what infinitely varied diversities of structure might be of use to each being under changing conditions of life.”

— Charles Darwin, *On the Origin of Species* 1859

To Alex, for his unyielding support with all things great and small.

Acknowledgments

I wish to thank my teachers and mentors for their trust and guidance throughout this academic journey.

My mom for raising me to be driven and methodical, my dad for introducing me to the wonders of the natural world, and my sister for teaching me patience.

My family, the one that I was born into and the one that I made for myself, for giving me the resources, space, and support I needed to grow.

While this thesis was being written relentless fires savaged SE Australia. The cause of these fires can be traced back to our inability to take drastic action and tackle the climate emergency that we have created. The beginning of 2020 finds us in a world where children skip school to demand for their basic rights to clean air and water. What a future awaits us indeed... I sincerely hope that the shared global COVID-19 epidemic that we are facing, will cement our faith in science-based advice and the need to respond as one multicellular organism to overcome our shared challenges.

Abstract

Vascular plants have been found to align along globally recognised economic spectra that determine their distribution, productivity and performance. Plant functional traits define how plants acquire and use resources and through their interactions they influence ecosystems function. At the same time they determine the frequency and severity of fires. While conspecific plants have often been described as identical regarding their functional traits, intraspecific variation facilitates species coexistence and evolutionary potential (i.e. phenotypic plasticity). Genetic constraints and environmental pressures limit the spectrum of viable resource-use strategies and flammability syndromes employed by plant species throughout geological time. However, small attention has been given in identifying links among flammability and plant economics. Ambiguity comes from the fact that flammability is a multidimensional trait. Different flammability attributes (i.e. ignitibility, sustainability, combustibility and consumability) have been used to classify species, but no widely-accepted relationships exist between attributes. This thesis tests the following hypotheses:

1. seasonal variation in water availability and frequent fires have selected for tight phenotypic integration patterns that shape Mediterranean vegetation,
2. coexisting species with distinct life histories that experience strong resource-competition employ alternative resource-use strategies,
3. flammability attributes are highly intercorrelated, forming a spectrum of alternative flammability syndromes that can be captured by species' resource-allocation trade-offs,
4. since flammability syndromes define species' fitness, they are likely adaptive strategies that ensure persistence in the post-fire community.

A large, systematic protocol was designed for the measurement of functional traits reflecting whole-plant economics and the estimation of all four flammability attributes, and was applied on nine dominant, thermo-Mediterranean species across a range of environmental conditions along Greece. Moreover, a soil study was conducted across this range and long-term climatological data were extracted for each sampling site. The interdependence among functional traits and flammability attributes was assessed, as well as their variation across five ecological scales (i.e. genus, species, individual, sampling site

and geographical region). The effect of different ecological and evolutionary pressures was estimated by partitioning functional traits' and flammability attributes' variation among the different ecological scales. Furthermore, the functional and climatic hypervolumes of each studied species were delineated, in order to test for climatic niche overlap and functional distinctiveness. Finally, the effect of functional traits, edaphic, climatic, and topographic characteristics on each flammability attribute was quantified.

The studied functional traits collectively formed an integrated space of viable resource-allocation strategies. The first axis of variation describes the leaf economic spectrum and distinguishes correlates with functional traits that offer tolerance to stress (positive correlation) and disturbances (negative correlation). While the second axis of variation, the size and shape spectrum, reveals a trade-off between photosynthetic efficiency (positive correlation) and water balance (negative correlation). These two plant functional traits spectra have been recognised for all vascular plants on a global scale, admitting the adaptive strategy that they follow. A third axis of variation exposes an additional trade-off among functional traits that affect the survival of coexisting individuals in a community. Variation in leaf thickness and length as well as stem wood density offers qualitative differences (i.e. alternative solutions to the same problem) to functionally similar species that allow them equivalent fitness. Significant phenotypic plasticity enables functionally similar species to succeed complementary in a given set of environmental conditions. Flammability in thermo-Mediterranean vegetation is a continuous two-dimensional spectrum. Heat release rate (combustibility vs. sustainability) is driven by leaf shape and size, while ignition delay and total heat release (i.e. consumability) are controlled by leaf economics. Alternative flammability syndromes can increase fitness in fire-prone communities by offering qualitative differences in survival or reproduction. Trade-offs and constraints that control the distribution of resource-use strategies across environmental gradients appeared to drive leaf flammability syndromes as well. Taxonomic differences (ecological scales "*Genus*" and "*Species*"), phenotypic plasticity ("*Individual*") among coexisting individuals, and environmental disparity ("*Site*" and "*Region*") explain the observed functional diversity and flammability variation among the studied species.

As we enter the Anthropocene there is pressing need to understand how the impending environmental changes will impact ecosystems structure and function on a global scale. The results of this thesis contribute to the development of predictive vegetation dynamic

models that would explain the general patterns that underlie community assembly, and improve our understanding on the interactive effects of climate and land-use changes on biodiversity and ecosystem services, in order to drive more informed policy choices.

Περίληψη

Τα ανώτερα φυτά έχει βρεθεί ότι τοποθετούνται κατά μήκος παγκοσμίως αναγνωρισμένων αξόνων διακύμανσης των λειτουργικών χαρακτηριστικών τους που προσδιορίζουν την κατανομή, την παραγωγικότητα και την απόδοσή τους στα εκάστοτε οικοσυστήματα που διαβιούν. Τα λειτουργικά χαρακτηριστικά των φυτικών οργανισμών καθορίζουν τα πρότυπα επιμερισμού των διαθέσιμων πόρων μεταξύ των διεργασιών της αύξησης, της επιβίωσης και της αναπαραγωγής τους, και μέσω των αλληλεπιδράσεών τους κατευθύνουν τη λειτουργία των οικοσυστημάτων. Ταυτόχρονα επηρεάζουν τη συχνότητα και τη δριμύτητα των πυρκαγιών. Ενώ ομοειδή άτομα συστηματικά αντιμετωπίζονται ως ταυτόσημα όσον αφορά στα λειτουργικά τους χαρακτηριστικά, η ποικιλότητα που παρατηρείται ανάμεσα στα άτομα ενός είδους (δηλ. η φαινοτυπική πλαστικότητα) αποτελεί την πρώτη ύλη της φυσικής επιλογής και επιτρέπει τη συνύπαρξη λειτουργικά ομόλογων ειδών (niche segregation). Γενετικοί περιορισμοί και περιβαλλοντικές πιέσεις διαμορφώνουν τόσο τις προσαρμοστικές στρατηγικές των φυτών όσο και την ευφλεκτότητά τους σε βάθος εξελικτικού χρόνου. Παρ' όλα αυτά, λίγες έρευνες έχουν επιχειρήσει να αναγνωρίσουν συσχετίσεις ανάμεσα στο φάσμα επιμερισμού των πόρων των φυτών και την ευφλεκτότητά τους. Το πρόβλημα έγκειται στο γεγονός πως η ευφλεκτότητα είναι ένα πολυδιάστατο λειτουργικό χαρακτηριστικό. Διαφορετικά χαρακτηριστικά της ευφλεκτότητας (δηλ. η ταχύτητα ανάφλεξης, η διάρκεια και ο ρυθμός της καύσης, καθώς και η συνολική θερμότητα που εκλύεται κατά τη καύση) έχουν χρησιμοποιηθεί για την κατάταξη των φυτικών ειδών σε καταλόγους με περισσότερο και λιγότερο εύφλεκτα είδη, αλλά έως τώρα δεν έχουν αναγνωριστεί ευρέως αποδεκτές σχέσεις μεταξύ των χαρακτηριστικών της ευφλεκτότητας. Οι υποθέσεις που ελέγχθηκαν σε αυτή τη διατριβή είναι:

1. η καταπόνηση που προκαλεί η εποχική διακύμανση της διαθεσιμότητας του νερού και η επαναλαμβανόμενη διαταραχή της φωτιάς έχουν οδηγήσει σε ισχυρή φαινοτυπική συνδιακύμανση στη θερμόφιλη μεσογειακή βλάστηση,
2. συνυπάρχοντα είδη με διαφορετικές στρατηγικές κύκλου ζωής υπό καθεστώς ισχυρού ανταγωνισμού έχουν αναπτύξει εναλλακτικές στρατηγικές επιμερισμού των πόρων,

3. τα τέσσερα χαρακτηριστικά της ευφλεκτότητας αλληλοσυσχετίζονται οριοθετώντας ένα φάσμα εναλλακτικών συνδρόμων ευφλεκτότητας, το οποίο συµμεταβάλλεται µε το φάσμα επιµερισµού των πόρων των φυτών,

4. αφού τα σύνδροµα ευφλεκτότητας καθορίζουν τη αρµοστικότητα των ειδών, κατά πάσα πιθανότητα, αποτελούν προσαρµοστικές στρατηγικές που διασφαλίζουν την επιβιωσιµότητα τους στην µεταπυρική κοινότητα.

Ένα ενιαίο πρωτόκολλο µετρήσεων λειτουργικών χαρακτηριστικών που αντικατοπτρίζουν το φάσμα των οικονοµικών ολόκληρου του φυτού και εκτίµησης των τεσσάρων συνιστωσών της ευφλεκτότητας σχεδιάστηκε και εφαρµόστηκε σε εννέα, κυρίαρχα, θερµόφιλα, µεσογειακά φυτικά είδη, από ένα εύρος περιβαλλοντικών συνθηκών κατά µήκος της Ελλάδας. Για κάθε θέση δειγματοληψίας συλλέχτηκαν τοπογραφικά, εδαφολογικά και κλιµατολογικά δεδοµένα. Εξετάστηκαν η αλληλοσυσχέτιση µεταξύ λειτουργικών χαρακτηριστικών και συνιστωσών της ευφλεκτότητας, και η διακύµανσή τους κατά µήκος διαφορετικών οικολογικών κλιµάκων (δηλ. γένος, είδος, άτοµα, θέση δειγματοληψίας, γεωγραφική περιοχή). Διαχωρίζοντας το ποσοστό της διακύµανσης που παρατηρείται σε κάθε οικολογική κλίµακα, εκτιµήθηκε η επίδραση διαφορετικών οικολογικών και εξελικτικών πιέσεων στα λειτουργικά χαρακτηριστικά των φυτών και στις συνιστώσες της ευφλεκτότητάς τους. Επιπλέον, οι λειτουργικοί και κλιµατικοί υπερόγκοι των υπό µελέτη ειδών οριοθετήθηκαν ώστε να ελεγχθεί η αλληλοεπικάλυψη των κλιµατικών τους οικοθέσεων και η λειτουργική τους διακριτότητα. Τέλος, ποσοτικοποιήθηκε η επίδραση λειτουργικών, εδαφολογικών, κλιµατολογικών και τοπογραφικών χαρακτηριστικών σε κάθε µια από τις συνιστώσες της ευφλεκτότητας.

Τα υπό µελέτη λειτουργικά χαρακτηριστικά οριοθετούν έναν πολυδιάστατο, ισχυρά αλληλοσυσχετιζόµενο χώρο βιώσιµων στρατηγικών επιµερισµού των πόρων. Ο πρώτος άξονας διακύµανσης περιγράφει το φάσμα των οικονοµικών του φύλλου και σχετίζεται µε λειτουργικά χαρακτηριστικά που προσφέρουν ανοχή στην καταπόνηση (θετική συσχέτιση) και τη διαταραχή (αρνητική συσχέτιση). Ο δεύτερος άξονας διακύµανσης περιγράφει το φάσμα του µεγέθους και του σχήµατος των φύλλων, αναδεικνύοντας µια αντιστάθµιση ανάµεσα στη φωτοσυνθετική αποδοτικότητα (θετική συσχέτιση) και το υδατικό ισοζύγιο (αρνητική συσχέτιση). Αυτά τα δύο φάσµατα λειτουργικών χαρακτηριστικών έχουν αναγνωριστεί για όλα τα ανώτερα φυτά σε παγκόσµιο επίπεδο επιτρέποντας την κατάταξή τους βάσει των εναλλακτικών προσαρµοστικών στρατηγικών που υιοθετούν. Ένας τρίτος

άξονας διακύμανσης αποκαλύπτει μια επιπλέον αντιστάθμιση ανάμεσα σε λειτουργικά χαρακτηριστικά τα οποία επηρεάζουν την επιβιωσιμότητα συνυπαρχόντων οργανισμών σε μια κοινότητα. Διακύμανση στο πάχος και στο μήκος των φύλλων και στην πυκνότητα του βλαστού δημιουργεί ποιοτικές διαφοροποιήσεις στην πραγμάτωση των οικοσυστημικών διεργασιών (δηλ. διαφορετικές λύσεις για το ίδιο πρόβλημα), και προσφέρει ισοδύναμη αρμοστικότητα (equivalent fitness) σε λειτουργικά ομόλογα είδη. Η ύπαρξη σημαντικής φαινοτυπικής πλαστικότητας επιτρέπει τη συνύπαρξη λειτουργικά ομόλογων ειδών σε κοινές περιβαλλοντικές συνθήκες μέσω της συμπληρωματικής χρήσης των πόρων. Η ευφλεκτότητα της θερμόφιλης μεσογειακής βλάστησης είναι ένα συνεχόμενο, δισδιάστατο φάσμα όπου η διάρκεια και ο ρυθμός της καύσης ελέγχονται από το φάσμα του μεγέθους και του σχήματος των φύλλων, ενώ η ταχύτητα ανάφλεξης και η συνολική έκλυση θερμότητας κατά την καύση εξαρτώνται από το φάσμα οικονομικών του φύλλου. Εναλλακτικά σύνδρομα ευφλεκτότητας προσφέρουν ποιοτικές διαφοροποιήσεις που αυξάνουν την επιβίωση ή την αναπαραγωγή ενός οργανισμού. Αντισταθμίσεις και θεμελιώδεις περιορισμοί ελέγχουν την κατανομή των εναλλακτικών στρατηγικών επιμερισμού των πόρων κατά μήκος περιβαλλοντικών βαθμίδων και φαίνεται πως ορίζουν και τα σύνδρομα ευφλεκτότητας των ειδών. Ταξινομικές διαφοροποιήσεις (οικολογικές κλίμακες «γένος» και «είδος»), φαινοτυπική πλαστικότητα («άτομο») ανάμεσα σε συνυπάρχοντα άτομα, αλλά και περιβαλλοντική ετερογένεια («θέση δειγματοληψίας» και «γεωγραφική περιοχή») εξηγούν την παρατηρούμενη λειτουργική ποικιλότητα και διακύμανση στην ευφλεκτότητα των υπό μελέτη ειδών.

Καθώς εισερχόμαστε στην Ανθρωπόκαινο υπάρχει επιτακτική ανάγκη να αποσαφηνίσουμε πως οι επικείμενες περιβαλλοντικές αλλαγές θα επηρεάσουν τη δομή και τη λειτουργία των οικοσυστημάτων σε παγκόσμιο επίπεδο. Τα αποτελέσματα της παρούσας διατριβής βοηθούν στη παραμετροποίηση προγνωστικών μοντέλων απόκρισης της βλάστησης και στην αποσαφήνιση των γενικών σχέσεων που διέπουν τη συνάθροιση των ειδών στις κοινότητες, και τις συνδυαστικές επιπτώσεις των αλλαγών του κλίματος και των χρήσεων γης στη βιοποικιλότητα και στις οικοσυστημικές υπηρεσίες, για τη λήψη διαχειριστικών αποφάσεων.

Περιεχόμενα

List of Tables.....	xiv
List of Figures.....	xv
List of Abbreviations.....	xvii
Γλωσσάρι.....	xix
1. Εισαγωγή.....	1
2. Βιβλιογραφική ανασκόπηση.....	6
2.1 Φαινοτυπική συνδιακύμανση.....	6
2.2 Εναλλακτικές στρατηγικές επιμερισμού των πόρων.....	10
2.3 Ευφλεκτότητα.....	13
2.4 Οικολογικές και εξελικτικές πιέσεις στην ευφλεκτότητα.....	15
3. An integrated phenotypic trait-network in thermo-Mediterranean vegetation describing alternative, coexisting resource-use strategies.....	17
Highlights.....	17
Keywords.....	17
Abstract.....	18
3.1 Introduction.....	19
3.2 Material and methods.....	22
3.2.1 Study location and species.....	22
3.2.2 Sampling design.....	23
3.2.3 Functional traits.....	23
3.2.4 Functional traits measurements.....	25
3.2.5 Statistical analysis.....	26
3.3 Results.....	28
3.3.1 Phenotypic integration in thermo-Mediterranean vegetation.....	28
3.3.2 Sources of phenotypic variation.....	31
3.3.3 Climatic niche overlap and functional distinctiveness.....	33
3.4 Discussion.....	35
3.4.1 Plant economics dictate for phenotypic integration in thermo-Mediterranean vegetation.....	35
3.4.2 A spectrum of alternative resource-use strategies.....	35
3.4.3 Ecological and evolutionary drivers of functional trait variation.....	36
3.5 Conclusions.....	38
4. Adaptive flammability syndromes in thermo-Mediterranean vegetation, captured by alternative resource-use strategies.....	40
Highlights.....	40

Keywords	40
Abstract.....	41
4.1. Introduction.....	42
4.2. Materials and methods.....	45
4.2.1 Study location and species.....	45
4.2.2 Sampling design.....	46
4.2.3 Flammability estimation.....	47
4.2.4 Functional traits	48
4.2.5 Soil properties.....	48
4.2.6 Climate data	49
4.2.7 Statistical analysis	49
4.3. Results.....	51
4.3.1 Leaf flammability syndromes and resource allocation trade-offs.....	51
4.3.2 Leaf flammability variation across ecological scales	58
4.4. Discussion.....	58
4.4.1 Flammability is a continuous spectrum defined by its attributes.....	58
4.4.2 Resource-use strategies reflect alternative leaf flammability syndromes.....	59
4.4.3 Ecological and evolutionary drivers of leaf flammability variation.....	62
4.5. Conclusions.....	64
5. Συζήτηση.....	65
5.1 Φαινοτυπική συνδιακύμανση στη θερμοφιλή μεσογειακή βλάστηση.....	65
5.1.1 Το φάσμα επιμερισμού των πόρων	65
5.1.2 Το φάσμα της ευφλεκτότητας.....	66
5.2 Εναλλακτικές προσαρμοστικές στρατηγικές συνυπαρχόντων, θερμοφίλων μεσογειακών φυτών.....	68
5.2.1 Τα οικονομικά των φυτών αντικατοπτρίζουν την ευφλεκτότητά τους.....	68
5.2.2 Οικολογικές και εξελικτικές πιέσεις.....	69
6. Συμπεράσματα.....	74
Παράστημα 1. Πρωτόκολλο πεδίου / Appendix 1. Field protocol.....	76
Παράρτημα 2. Πρωτόκολλο εργαστηρίου / Appendix 2. Laboratory protocol.....	78
Παράρτημα 3. Πρωτόκολλο μέτρησης περιεκτικότητας αζώτου και άνθρακα / Appendix 3. Nitrogen and carbon estimation protocol.....	80
Παράρτημα 4. Πρωτόκολλο μέτρησης περιεκτικότητας φωσφόρου / Appendix 4. Phosphorus estimation protocol	81
Παράρτημα 5. Πρωτόκολλο εκτίμησης ευφλεκτότητας / Appendix 5. Flammability estimation protocol.....	84

Παράρτημα 6. Περιβαλλοντική ετερογένεια ανάμεσα στις θέσεις δειγματοληψίας και κατά μήκος των κατανομών των υπό μελέτη ειδών στην Ελλάδα / Appendix 6. Environmental heterogeneity among sampling sites and along species' distributions in Greece	85
Παράρτημα 7. Έντεκα λειτουργικά χαρακτηριστικά εννέα κυρίαρχων θερμόφιλων μεσογειακών ειδών κατά μήκος της Ελλάδας / Appendix 7. Eleven functional traits of nine dominant thermo-Mediterranean species, measured across Greece	89
Παράρτημα 8. Σημαντικές συσχετίσεις ανάμεσα στα 11 λειτουργικά χαρακτηριστικά / Appendix 8. Significant bivariate relationships among the 11 functional traits, measured in Mediterranean lowland thermophilous vegetation along Greece.....	91
Παράρτημα 9. Χαρακτηριστικά ευφλεκτότητας των φύλλων εννέα κυρίαρχων θερμόφιλων μεσογειακών ειδών κατά μήκος της Ελλάδας / Appendix 9. Leaf flammability attributes of nine dominant thermo-Mediterranean species, measured across Greece	96
Βιβλιογραφία	97

List of Tables

Table 1: The studied species.....	22
Table 2: Description of the first three principal components produced by an analysis performed on 11 functional traits, measured in Mediterranean lowland thermophilous vegetation along Greece, with “ <i>species</i> ”, “ <i>life history strategy</i> ”, and “ <i>site</i> ” as supplementary, categorical variables.	31
Table 3: Species functional 9-dimensional and climatic 4-dimensional hypervolumes’ volumes, obtained quantile (τ), and variance importance	34
Table 4: Description of the first two principal components produced by an analysis performed on the four leaf flammability attributes measured in Mediterranean lowland thermophilous vegetation along Greece, with 10 leaf functional traits measured on the same individuals as supplementary, continuous variables and “ <i>species</i> ”, “ <i>fire-response strategy</i> ” and “ <i>site</i> ” as supplementary, categorical variables	55
Table 5: Significant Partial Least Squares Regressions’ coefficients presenting the effect of leaf functional traits and environmental characteristics on the four leaf flammability attributes measured in Mediterranean lowland thermophilous vegetation along Greece.....	55

List of Figures

Figure 1: The two plant functional trait spectra that have been recognised on a global scale: leaf economic spectrum and the spectrum of size of whole plants and their parts.	8
Figure 2: The twin-filter model of community assembly	11
Figure 3: Graphical abstract - An integrated phenotypic trait-network in thermo-Mediterranean vegetation describing alternative, coexisting resource-use strategies	17
Figure 4: Sampling sites along Greece	23
Figure 5: Correlations among 11 functional traits measured in Mediterranean lowland thermophilous vegetation along Greece (a.) for the full dataset and (b. through e.) among alternative life history strategies	28
Figure 6: Traits' correlation networks graphically represent in a two-dimensional plane the coordination among the 11 functional traits, measured in Mediterranean lowland thermophilous vegetation along Greece (a.) for the full dataset and (b. through e.) among alternative life history strategies.....	29
Figure 7: Principal components analysis performed on 11 leaf functional traits measured in Mediterranean, lowland, thermophilous vegetation along Greece, with "species" and "life history strategy" as supplementary, categorical variables..	30
Figure 8: Traits' Kernel distribution density aggregated at the species level for nine dominant thermo-Mediterranean species, along with the results of the Kruskal-Wallis one-way analysis of variance among the different species, life history strategies, and sampling sites.....	32
Figure 9: Variance partitioning for each of the 11 functional traits measured in Mediterranean lowland thermophilous vegetation along Greece, across five ecological scales: between genera and species, within-species, among sites, and across regions	32
Figure 10.a: Species functional 9-dimensional and climatic 4-dimensional hypervolumes' volumes . b: Climatic and functional hypervolumes' overlaps for each species' pair. c: Species' functional and climatic hypervolumes fitted with an SMA line.....	33
Figure 11: Graphical abstract - Adaptive flammability syndromes in thermo-Mediterranean vegetation, captured by alternative resource-use strategies.....	40
Figure 12: Kernel distribution density for each leaf flammability attribute measured across Greece, aggregated at the species level, for nine dominant thermo-Mediterranean species following alternative resource-use strategies. For each flammability attribute the results of the Kruskal-Wallis one-way analysis of variance among the different species, life history strategies, fire-response strategies, and sampling sites are given.....	52
Figure 13: Correlations among the four leaf flammability attributes measured in Mediterranean lowland thermophilous vegetation along Greece	53
Figure 14: Significant bivariate relationships among the four leaf flammability attributes measured in Mediterranean lowland thermophilous vegetation along Greece.....	53

Figure 15: Principal components analysis performed on the four leaf flammability attributes measured in Mediterranean lowland thermophilous vegetation along Greece, with 10 leaf functional traits measured on the same individuals as supplementary, continuous variables and “species” and “*fire-response strategy*” as supplementary, categorical variables..... 54

Figure 16-Lollipop plots: Normalised Partial Least Squares Regressions’ coefficients presenting the relative importance of leaf functional traits and environmental characteristics on leaf flammability attributes. **Bar plots:** Variance partitioning for each leaf flammability attribute measured in Mediterranean lowland thermophilous vegetation along Greece, across five ecological scales: between genera and species, within-species, among sites, and across regions. 57

List of Abbreviations

Abbr.	Term	Όρος
A.a.	<i>Arbutus unedo</i>	Κουμαριά
A.u.	<i>Arbutus andrachne</i>	Γλιστροκουμαριά
Asp	Aspect	Προσανατολισμός
C.c.	<i>Cistus creticus</i>	Λαδανιά
C.s.	<i>Cistus salviifolius</i>	Λαδανιά
C.V.	Coefficient of Variation	Συντελεστής μεταβλητότητας
e.d.	edge density	πυκνότητα αιχμών δικτύου
EC	Electrical Conductivity	Ηλεκτρική αγωγιμότητα
Elev	Elevation	Υψόμετρο
frs	fire response strategy	στρατηγική απόκρισης στη φωτιά
HL	Heat Load	Θερμικό φορτίο
L _A	Leaf Area	Επιφάνεια φύλλου
L _A :B _A	Leaf Area Basal Area ratio	Ποσότητα φυλλικής επιφάνειας ανά μονάδα διατομής του βλαστού
Lat	Latitude	Γεωγραφικό πλάτος
LCC	Leaf Carbon Content	Περιεκτικότητα άνθρακα στο φύλλο
LDMC	Leaf Dry Matter Content	Περιεχόμενη ξηρή μάζα φύλλου
LES	Leaf Economic Spectrum	Φάσμα οικονομικών του φύλλου
lhs	life history strategy	στρατηγική κύκλου ζωής
L _L	Leaf Length	Μήκος φύλλου
LNC	Leaf Nitrogen Content	Περιεκτικότητα αζώτου στο φύλλο
Lon	Longitude	Γεωγραφικό μήκος
LPC	Leaf Phosphorus Content	Περιεκτικότητα φωσφόρου στο φύλλο
L _{Th}	Leaf Thickness	Πάχος φύλλου
L _w	Leaf Width	Πλάτος φύλλου
n.s.	not significant	μη σημαντική
P.b.	<i>Pinus brutia</i>	Τραχεία Πεύκη
P.h.	<i>Pinus halepensis</i>	Χαλέπιος Πεύκη
P.la.	<i>Phillyrea latifolia</i>	Φιλλύκι
P.le.	<i>Pistacia lentiscus</i>	Σχίνος
PC	Principal Component	Κύρια συνιστώσα
Prec ^{an}	total annual Precipitation	Συνολική ετήσια βροχόπτωση
Prec ^{season}	Precipitation seasonality	Εποχικότητα της βροχόπτωσης
Prec ^{wq}	Precipitation of the warmest quarter	Βροχόπτωση του θερμότερου τριμήνου του έτους
Q.c.	<i>Quercus coccifera</i>	Πουρνάρι
S.D.	Standard Deviation	Τυπική απόκλιση
SKC	Soil potassium Content	Περιεκτικότητα καλίου στο έδαφος
SLA	Specific Leaf Area	Ειδική επιφάνεια φύλλου
SMA	Standardized Major Axis regression	Τυποποιημένη παλινδρόμηση κυρίων αξόνων

Abbr.	Term	Όρος
SMgC	Soil Magnesium Content	Περιεκτικότητα μαγνησίου στο έδαφος
SNC	Soil Nitrogen Content	Περιεκτικότητα αζώτου στο έδαφος
SOM	Soil Organic Matter	Οργανική ύλη του εδάφους
sp	species	είδη
SPC	Soil Phosphorus Content	Περιεκτικότητα φωσφόρου στο έδαφος
SSS	Size & Shape Spectrum	Φάσμα του μεγέθους και του σχήματος των φύλλων
st	sampling sites	Θέσεις δειγματοληψίας
SWD	Stem Wood Density	Πυκνότητα βλαστού
$T_{\text{mean}^{\text{an}}}$	mean annual Temperature	Μέση ετήσια θερμοκρασία
$T_{\text{mean}^{\text{wq}}}$	mean Temperature of the warmest quarter	Μέση θερμοκρασία του θερμότερου τριμήνου του έτους
T_{season}	Temperature seasonality	Εποχικότητα της θερμοκρασίας
WHC	Water Holding Capacity	Ικανότητα κατακράτησης νερού του εδάφους
WUI	Wildland-Urban Interface	Διεπιφάνεια φυσικών και αστικών περιοχών

Γλωσσάρι

Ελληνικός όρος	Μετάφραση	Ορισμός
ανταγωνισμός	competition	Η διαδικασία κατά την οποία γειτονικοί οργανισμοί προσπαθούν να δεσμεύσουν τους ίδιους πόρους (Grime and Pierce 2012).
διαταραχές	disturbances	Όλοι οι παράγοντες που οδηγούν σε, μερική ή ολική απώλεια της υπάρχουσας βιομάζας (Grime and Pierce 2012).
προσαρμοστικές στρατηγικές	adaptive strategies	Ομαδοποιήσεις όμοιων ή ανάλογων γενετικών χαρακτηριστικών που επαναλαμβάνονται ευρέως μεταξύ ειδών ή πληθυσμών και προκαλούν ομοιότητες στην οικολογία τους (Grime 2006).
αντιστάθμιση	trade-off	Γενετικές προσαρμογές ενός είδους, οι οποίες προσφέρουν αύξηση της αρμοστικότητά του σε ορισμένες περιπτώσεις και αναπόφευκτα οδηγούν σε μείωσή της σε κάποιες άλλες (Grime 2006).
ευφλεκτότητα	flammability	Η ευκολία με την οποία η φυτική βιομάζα καίγεται. Πρόκειται για ένα πολυδιάστατο λειτουργικό χαρακτηριστικό με τέσσερεις συνιστώσες (Anderson 1970; Martin et al. 1994):
	ignitibility	την ταχύτητα με την οποία η φυτική βιομάζα αναφλέγεται
	sustainability	τη διάρκεια της καύσης
	combustibility	τον ρυθμό καύσης και διασποράς της φωτιάς
	consumability	τη συνολική θερμότητα που εκλύεται κατά την καύση.
καθεστώτος πυρκαγιάς	fire regime	Ο τύπος, η συχνότητα και η δριμύτητα της φωτιάς.
λειτουργικό σύνδρομο	trait syndrome	Το σύνολο των λειτουργικών χαρακτηριστικών ενός οργανισμού.
λειτουργικό χαρακτηριστικό	functional trait	Κάθε μορφολογικό, φυσιολογικό ή φαινολογικό γνώρισμα, μετρήσιμο από το επίπεδο του κυττάρου μέχρι και ολόκληρου του ατόμου, το οποίο έχει σημαντική έμμεση επίδραση στην εγκατάσταση, την επιβίωση, την αύξηση και την προσαρμοστικότητα ενός οργανισμού (Violle et al. 2007).
οικοσυστημικές διεργασίες	ecosystem processes	Οι φυσικοί, χημικοί και βιολογικοί κύκλοι που συνδέουν τους οργανισμούς με το περιβάλλον τους.
καταπόνηση	stress	Όλοι οι παράγοντες που περιορίζουν τη δημιουργία νέας βιομάζας (Grime and Pierce 2012).
σύνδρομο ευφλεκτότητας	flammability syndrome	Το σύνολο των χαρακτηριστικών της ευφλεκτότητας ενός οργανισμού.

Ελληνικός όρος	Μετάφραση	Ορισμός
φαινοτυπική συνδιακύμανση	phenotypic integration	Η συνδιακύμανση λειτουργικά σχετικών χαρακτηριστικών σε έναν οργανισμό (Pigliucci 2003).
φάσμα	spectrum	Όλο το εύρος στο οποίο μπορεί να ποικίλει με ένα συνεχή τρόπο μια μετρήσιμη ιδιότητα ενός φυσικού συστήματος.

1. Εισαγωγή

Ως λειτουργικό χαρακτηριστικό ορίζεται κάθε μορφολογικό, φυσιολογικό ή φαινολογικό γνώρισμα, μετρήσιμο από το επίπεδο του κυττάρου μέχρι και ολόκληρου του ατόμου, το οποίο έχει σημαντική επίδραση στην εγκατάσταση, την επιβίωση, την αύξηση και την προσαρμοστικότητα ενός οργανισμού (Violle et al. 2007). Τα λειτουργικά χαρακτηριστικά καταδεικνύουν και εξηγούν τις αποκρίσεις των οργανισμών, το εύρος των κατανομών τους, τις αλληλεπιδράσεις με τα γειτονικά τους άτομα και την επίδρασή τους στο βιοτικό και αβιοτικό τους περιβάλλον (Reich 2014). Αναπόφευκτες αντισταθμίσεις (trade-offs) ανάμεσα στις λειτουργίες της αύξησης, της επιβίωσης και της αναπαραγωγής, στις οποίες υπόκεινται όλοι οι οργανισμοί (ακόμη και οι ιοί που δεν έχουν μεταβολισμό), προϋποθέτουν την ύπαρξη προβλέψιμων συνδυασμών λειτουργικών χαρακτηριστικών για κάθε καθεστώς καταπόνησης, διαταραχής και ανταγωνισμού (Grime and Pierce 2012). Ομαδοποιήσεις όμοιων ή ανάλογων χαρακτηριστικών που επαναλαμβάνονται ευρέως μεταξύ ειδών ή πληθυσμών και προκαλούν ομοιότητες στην οικολογία τους αποκαλούνται προσαρμοστικές στρατηγικές (Grime 2006). Η δομή και η δυναμική των οικοσυστημάτων καθορίζονται σε μεγάλο βαθμό από την επικράτηση εναλλακτικών ανταγωνιστικών (C-selected), ανεκτικών στην καταπόνηση (S-selected) και τη διαταραχή (R-selected) προσαρμοστικών στρατηγικών. Η πρόβλεψη των οικοσυστημικών διεργασιών από τα λειτουργικά χαρακτηριστικά των ειδών έναντι των ταξινομικών τους ταυτοτήτων έχει χαρακτηριστεί ως το «Ιερό δισκοπότηρο» της οικολογίας (Lavorel and Garnier 2002).

Οι οικοσυστημικές διεργασίες (όπως η πρωτογενής παραγωγικότητα, η ανακύκλωση θρεπτικών, η αποδόμηση και η ανθεκτικότητα στις διαταραχές) μπορούν να προβλεφθούν από τις προσαρμοστικές στρατηγικές των πρωτογενών παραγωγών, δηλαδή των φυτών στα χερσαία οικοσυστήματα. Σε παραγωγικές οικοθέσεις, κυριαρχούν ανταγωνιστικοί φυτικοί οργανισμοί με λειτουργικά χαρακτηριστικά που αυξάνουν την ταχεία δέσμευση και τον έλεγχο των διαθέσιμων πόρων (competitors, C-selected). Όμως μειωμένη διαθεσιμότητα πόρων (stress) και ήπιες διαταραχές δημιουργούν μια ποικιλία διαθέσιμων οικοθέσεων επιτρέποντας την εισαγωγή περισσότερων ειδών σε μια κοινότητα. Σε συνθήκες υψηλής καταπόνησης ή δριμειών διαταραχών (ή συνδυασμού και των δύο) οι φυτοκοινότητες κυριαρχούνται από είδη με ανεκτικούς στην καταπόνηση προστατευμένους ιστούς (stress-tolerants, S-selected) και/ή διαταραχοφίλα είδη με ταχείς κύκλους ζωής που επενδύουν σε

μεγάλο βαθμό στην αναπαραγωγή τους και αποφεύγουν τις δριμείες περιόδους υπό τη μορφή σπερμάτων (ruderals, R-selected). Σε επίπεδο οικοσυστήματος, η διαβάθμιση μεταξύ των εναλλακτικών προσαρμοστικών στρατηγικών ελέγχει το ρυθμό με τον οποίο οι πόροι προσλαμβάνονται, μετατρέπονται σε βιομάζα, διέρχονται κατά μήκος των τροφικών αλυσίδων και τελικά απελευθερώνονται (resource economics).

Οι προσαρμοστικές στρατηγικές των φυτών επηρεάζουν την ποικιλότητα των προσαρμοστικών στρατηγικών των ζωικών κοινοτήτων που εξαρτώνται άμεσα και έμμεσα από αυτές, τόσο μέσω των τροφικών σχέσεων, όσο και μέσω της διαμόρφωσης της τοπογραφίας του τύπου ενδιαιτήματος (δηλ. τη διαθεσιμότητα καταφυγίων, την ποιότητα των πληροφοριών που μπορούν να αποκτήσουν τα ζώα σχετικά με τη διαθεσιμότητα των πόρων κ.λπ.). Τα λειτουργικά χαρακτηριστικά των ειδών εξελίσσονται σε σχέση με τους γειτονικούς τους οργανισμούς και τις περιβαλλοντικές συνθήκες στις οποίες διαβιούν (Miller et al. 2007). Ως εκ τούτου, τα λειτουργικά χαρακτηριστικά των φυτών επηρεάζουν τα λειτουργικά χαρακτηριστικά των φυτοφάγων οργανισμών, των επικονιαστών και των αποδομητών μιας κοινότητας (Grime and Pierce 2012). Επιπλέον, καθορίζουν την ποιότητα της φυλλοστρωμνής και την απελευθέρωση θρεπτικών στοιχείων, με αποτέλεσμα να ελέγχουν τη δομή των μικροβιακών κοινοτήτων του εδάφους. Επομένως τα λειτουργικά χαρακτηριστικά των φυτών που ελέγχουν τους ρυθμούς της αύξησης και της αποδόμησης, τη διάρκεια ζωής των φυτικών ιστών, τους κύκλους των ανόργανων θρεπτικών στοιχείων και τις άμυνες των οργανισμών, επηρεάζουν ταυτόχρονα τη λειτουργία των μεμονωμένων ατόμων, αλλά και ολόκληρων των οικοσυστημάτων (Charin 1980; Grime and Pierce 2012).

Η ανάλυση εκτενών βάσεων δεδομένων φυτικών λειτουργικών χαρακτηριστικών από όλο τον πλανήτη έχει συμβάλλει στην κατανόηση του τρόπου με τον οποίο τα φυτικά είδη επιλέγουν να επενδύουν τους πόρους που δεσμεύουν ανάμεσα στις διαφορετικές λειτουργίες που επιτελούν οι ιστοί τους, καθώς και της επίδρασης που έχουν οι συγκεκριμένες επιλογές στην κατανομή των τύπων βλάστησης παγκοσμίως (Wright et al. 2004; Díaz et al. 2004, 2016; Pierce et al. 2013, 2017). Τα φυτικά είδη, παρά την εντυπωσιακή τους μορφολογική και λειτουργική ποικιλότητα, έχει βρεθεί ότι τοποθετούνται κατά μήκος κοινών αξόνων διακύμανσης των λειτουργικών χαρακτηριστικών τους, οι συνδυασμοί των οποίων εκφράζουν ένα συνεχές βιώσιμων προσαρμοστικών στρατηγικών (Σχήμα 1). Το φάσμα οικονομικών του φύλλου (Leaf Economic Spectrum), καταδεικνύει μια αντιστάθμιση ανάμεσα σε φύλλα με μικρή διάρκεια

ζωής αλλά υψηλή αποδοτικότητα των επενδυμένων πόρων που αξιοποιούν αποτελεσματικότερα τις περιοδικά ευνοϊκές περιόδους (acquisitive, R-selected), και φύλλα με καλά προστατευμένους ιστούς, ανεκτικά στην καταπόνηση που ακολουθούν στρατηγικές διαχείρισης και αποθήκευσης των περιοδικά διαθέσιμων πόρων (conservative, S-selected) (Reich et al. 1997; Wright et al. 2004). Όμως το φάσμα οικονομικών του φύλλου αποτελεί ένα μέρος μόνο του φάσματος των οικονομικών ολόκληρου του φυτού. Το φυσικό μέγεθος των οργανισμών καθορίζει την ικανότητά τους να ανταγωνίζονται τα γειτονικά τους άτομα για την πρόσληψη των διαθέσιμων πόρων και συσχετίζεται με το υδατικό ισοζύγιο (water balance) των φυτών (Corner's rules) (Sun et al. 2006; Grime and Pierce 2012; Díaz et al. 2016). Το μέγεθος των φύλλων καθορίζει τη φωτοδεσμευτική τους ικανότητα και σχετίζεται θετικά με την ποιότητα του ενδιαιτήματος, δηλαδή τις συγκεντρώσεις θρεπτικών στο έδαφος, τη διαθεσιμότητα του νερού, την ευνοϊκότητα του κλίματος, και τα υπόλοιπα χαρακτηριστικά του μεγέθους των φυτών, όπως το ύψος τους και συχνά το μέγεθος των σπερμάτων τους (Díaz et al. 2016; Hodgson et al. 2017). Οργανισμοί που φέρουν μεγαλύτερα φύλλα ακολουθούν ανταγωνιστικές στρατηγικές (C-selected), όμως φυτά με μικρότερα φύλλα αποκρίνονται γρηγορότερα στη θερμοκρασιακή μεταβλητότητα επιτυγχάνοντας αποδοτικότερη διαχείριση του νερού (Niinemets et al. 2007; Cerabolini et al. 2010; Pierce et al. 2013, 2017).

Τα δομικά και χημικά λειτουργικά χαρακτηριστικά των φυτών που καθορίζουν τα πρότυπα επιμερισμού των πόρων και μέσω των αλληλεπιδράσεών τους κατευθύνουν την λειτουργία των οικοσυστημάτων (Reich et al. 1997; Lavorel and Garnier 2002; Wright et al. 2004; Díaz et al. 2016), ταυτόχρονα καθορίζουν και την απαιτούμενη ενέργεια για την εκκίνηση της πυρόλυσης, καθώς και τη διαθέσιμη επιφάνεια καυσίμου που θα αλληλεπιδράσει με το ατμοσφαιρικό οξυγόνο κατά τη διάρκεια μιας πυρκαγιάς. Ως εκ τούτου, επηρεάζουν την ευφλεκτότητα των φυτών και μέσω αυτής την πιθανότητα εμφάνισης και τον τύπο των πυρκαγιών (Cornwell et al. 2015; Zylstra et al. 2016). Η ευφλεκτότητα είναι ένα σύνθετο, πολυδιάστατο λειτουργικό χαρακτηριστικό με τέσσερις συνιστώσες: α) την ταχύτητα με την οποία η φυτική βιομάζα αναφλέγεται μετά την έκθεση σε μια πηγή θερμότητας (ignitibility), β) τη διάρκεια της καύσης, κατά την οποία η φλεγόμενη βιομάζα συνεισφέρει ως πηγή θερμότητας, θερμαίνοντας και αποξηραίνοντας τη γειτονική βιομάζα (sustainability), γ) τον ρυθμό με τον οποίο η φυτική βιομάζα καίγεται διασπείροντας τη φωτιά στα γειτονικά άτομα (combustibility), και δ) το ποσοστό των

καυσίμων που καταναλώνονται, ως ένδειξη της συνολικής θερμότητας που εκλύεται κατά την καύση (consumability) (Anderson 1970; Martin et al. 1994; Gill and Zylstra 2005; Pausas et al. 2017). Αρκετοί ερευνητές έχουν επιχειρήσει να ταξινομήσουν τα φυτικά είδη βάσει της ευφλεκτότητάς τους λαμβάνοντας υπόψη κάποια ή κάποιες από τις συνιστώσες της (π.χ. Scarff and Westoby 2006; Saura-Mas et al. 2010; Magalhães and Schwilk 2012; van Altena et al. 2012; Grootemaat et al. 2015; Simpson et al. 2016), αλλά λίγοι έχουν επιχειρήσει να αναγνωρίσουν σχέσεις ανάμεσα στις διαφορετικές συνιστώσες της ευφλεκτότητας και μεταξύ συνιστωσών και λειτουργικών χαρακτηριστικών ενδεικτικών του φάσματος των οικονομικών του φυτού. Εάν τόσο η ευφλεκτότητα όσο και οι στρατηγικές επιμερισμού των πόρων ποικίλουν μεταξύ και εντός των ειδών ως απόκριση στις περιβαλλοντικές πιέσεις, τότε τα ίδια βασικά λειτουργικά χαρακτηριστικά που καθορίζουν τις προσαρμοστικές στρατηγικές των φυτών θα μπορούσαν επίσης να σχετίζονται και με την ευφλεκτότητά τους. Η αναγνώριση ενός φάσματος ευφλεκτότητας το οποίο συσχετίζεται με το φάσμα επιμερισμού των πόρων θα βοηθήσει στη παραμετροποίηση μοντέλων πρόβλεψης μελλοντικών καθεστώτων πυρκαγιάς και οικοσυστημικών λειτουργιών, και θα μας επιτρέψει να αναγνωρίσουμε οικολογικές και εξελικτικές πιέσεις στην ευφλεκτότητα.

Στην παρούσα διατριβή εξετάζονται τα αίτια και οι επιπτώσεις της ενδοειδικής και διαειδικής διακύμανσης και της αλληλοσυσχέτισης φυτικών λειτουργικών χαρακτηριστικών κατά μήκος περιβαλλοντικών βαθμίδων. Οι υποθέσεις που ελέγχθηκαν είναι:

1. Η καταπόνηση που προκαλεί η εποχική διακύμανση της διαθεσιμότητας του νερού και η επαναλαμβανόμενη διαταραχή της φωτιάς έχουν οδηγήσει σε ισχυρή φαινοτυπική συνδιακύμανση στη θερμόφιλη μεσογειακή βλάστηση.

2. Ωστόσο, συνυπάρχοντα είδη με διαφορετικές στρατηγικές κύκλου ζωής υπό καθεστώς ισχυρού ανταγωνισμού έχουν αναπτύξει εναλλακτικές στρατηγικές επιμερισμού των πόρων.

3. Η ευφλεκτότητα αποτελεί ένα φάσμα οριοθετούμενο από τις τέσσερις συνιστώσες της και τα εναλλακτικά σύνδρομα ευφλεκτότητας συνυπαρχόντων ειδών σχετίζονται με τις στρατηγικές επιμερισμού των πόρων που τα είδη έχουν υιοθετήσει.

4. Αφού τα σύνδρομα ευφλεκτότητας καθορίζουν την αρμοστικότητα των ειδών στα οικοσυστήματα που η διαταραχή της φωτιάς είναι συχνή ώστε να δρα ως εξελικτική πίεση

(sensu Bond and Midgley 1995), κατά πάσα πιθανότητα, αποτελούν προσαρμοστικές στρατηγικές που διασφαλίζουν την επιβιωσιμότητα των ειδών στη μεταπυρική κοινότητα.

Στο **κεφάλαιο 2**. *Βιβλιογραφική ανασκόπηση* ακολουθεί μια περίληψη και συζήτηση της δημοσιευμένης βιβλιογραφίας γύρω από κάθε υπόθεση εργασίας, θέτοντας το θεωρητικό πλαίσιο μέσα στο οποίο εντάσσεται η παρούσα διατριβή, και αναδεικνύοντας τα κενά που προσπαθεί να καλύψει και ως εκ τούτου τη συμβολή της. Οι υποθέσεις εργασίας εξετάζονται εμπειρικά και συζητούνται στο **κεφάλαιο 3**. *An integrated phenotypic trait-network in thermo-Mediterranean vegetation describing alternative, coexisting resource-use strategies*, και στο **κεφάλαιο 4**. *Adaptive flammability syndromes in thermo-Mediterranean vegetation, captured by alternative resource-use strategies*. Στο **κεφάλαιο 5**. Συζήτηση παρατίθεται μια γενική συζήτηση των σημαντικότερων αποτελεσμάτων της παρούσας διατριβής, και στο **κεφάλαιο 6**. *Συμπεράσματα* συνοψίζονται τα κυριότερα ευρήματα για κάθε υπόθεση εργασίας. Τα πρωτόκολλα μετρήσεων που ακολουθήθηκαν για τη συλλογή των δεδομένων επισυνάπτονται αναλυτικά στα **Παραρτήματα 1 – 5**.

2. Βιβλιογραφική ανασκόπηση

“Nothing in biology makes sense except in the light of evolution.”

— Dobzhansky, 1973

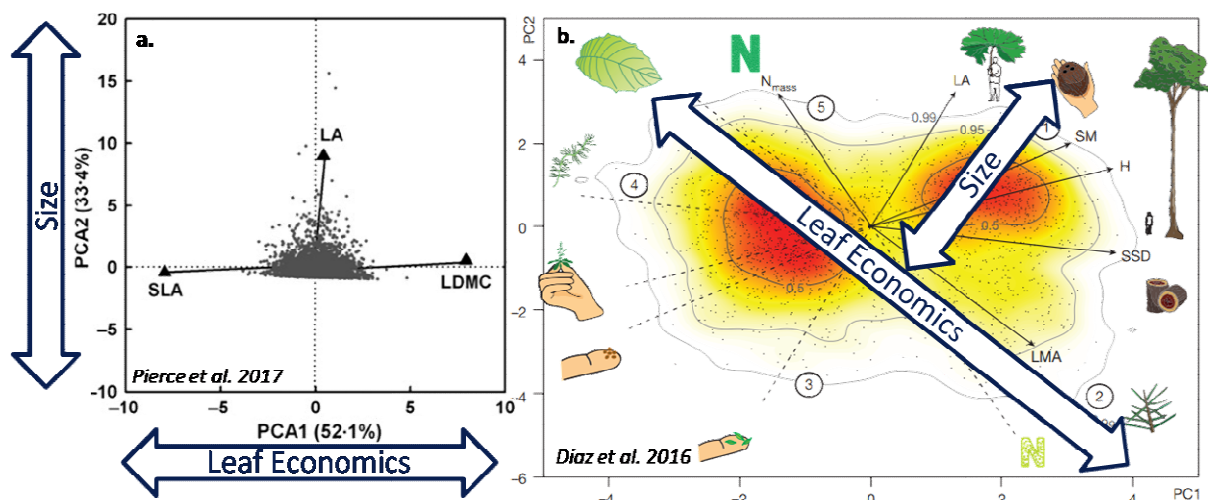
2.1 Φαινοτυπική συνδιακύμανση

Η εξέλιξη συχνά αντιμετωπίζεται ως μια συνεχόμενη διαδικασία ατέρμονης διαφοροποίησης. Όμως ήδη από τα τέλη του 19^{ου} αιώνα ερευνητές άρχισαν να αναγνωρίζουν ότι παρά τη φαινομενικά απεριόριστη μορφολογική και λειτουργική ποικιλότητα που παρατηρείται, θεμελιώδεις αναπόφευκτοι περιορισμοί (δηλ. καταπονήσεις, διαταραχές και ανταγωνισμός) καθορίζουν τη φυτική ποικιλότητα, τη δομή, τη λειτουργία και τη σύνθεση των φυτοκοινοτήτων (Raunkiaer 1934; MacArthur and Wilson 1967; Grime 1979; Chapin 1980; MacLeod 1894 In: Hermy and Stieperaere 1985). Η εξέλιξη ενός είδους εξαρτάται από την προγενέστερη εξελικτική του πορεία (δηλ. τον γενότυπό του) και την οικολογική διαφοροποίηση (δηλ. τις πιέσεις που αντιμετωπίζει σε ένα οικοσύστημα) που θέτουν τα δομικά και λειτουργικά όρια μέσα στα οποία τα άτομά του μπορούν να «κινηθούν». Επιπλέον, η εξέλιξη όλων των οργανισμών υπόκεινται σε εσωτερικούς περιορισμούς που οδηγούν σε αναπόφευκτες αντισταθμίσεις: *“in order to spend on one side, nature is forced to economize on the other side”* (J.W. Goethe cited by Darwin 1859). Η αναγνώριση αυτών των αντισταθμίσεων προσφέρει τον συνδετικό κρίκο ανάμεσα στην εξέλιξη ενός είδους και στη συναθροίση των ειδών σε κοινότητες. Ενώ δεν υπάρχει πλέον καμία αμφιβολία ότι η εξέλιξη μέσω της φυσικής επιλογής (Darwin and Wallace 1858) εξηγεί τους μηχανισμούς με τους οποίους τα είδη αλλάζουν από γενεά σε γενεά, χρειάστηκαν πάνω από 150 χρόνια μέχρι να προταθεί η γενική θεωρία των προσαρμοστικών στρατηγικών που αποσαφηνίζει πώς εξελικτικές προσαρμογές ελέγχουν τον τρόπο με τον οποίο οι οργανισμοί συναθροίζονται σε κοινότητες και μεταβολίζουν ενέργεια και ύλη εντός των οικοσυστημάτων που διαβιούν (Universal Adaptive Strategy Theory, Grime and Pierce 2012).

Οι έμβιοι οργανισμοί προσλαμβάνουν και επιμερίζουν ενέργεια και πόρους μεταξύ των λειτουργιών της αύξησης, της επιβίωσης και της αναπαραγωγής τους (Grime and Pierce 2012). Καθώς κάθε έμβιος οργανισμός εξαρτάται από τη δέσμευση και τον επιμερισμό του άνθρακα, και περιορίζεται από τη διαθεσιμότητα στοιχείων, όπως το άζωτο και ο

φωσφόρος (δομικών συστατικών των νουκλεϊκών οξέων, των πρωτεϊνών, των ενζύμων και των μορίων ανταλλαγής ενέργειας), μελετώντας τα πρότυπα επιμερισμού των πόρων είναι δυνατό να ποσοτικοποιήσουμε και να συγκρίνουμε τις προσαρμοστικές στρατηγικές όλων των οργανισμών και να τους ομαδοποιήσουμε σύμφωνα με τον τρόπο με τον οποίο αποκρίνονται σε αλλαγές του περιβάλλοντος και επηρεάζουν τη λειτουργία των οικοσυστημάτων (Lavorel and Garnier 2002; Grime and Pierce 2012). Δεκαετίες εντατικών ερευνών από όλο τον πλανήτη και σε διαφορετικούς κλάδους του εξελικτικού δέντρου της ζωής καταδεικνύουν πως κάθε οργανισμός έχει περιορισμένη ικανότητα να αποκριθεί στο καθεστώς καταπόνησης, διαταραχής και ανταγωνισμού που αντιμετωπίζει (Grime and Pierce 2012). Έτσι δημιουργούνται εξελικτικές αντισταθμίσεις («να αναπτυχθώ, να προστατευτώ, ή να αναπαραχθώ;») όπου προσαρμογές ενός οργανισμού οι οποίες προσφέρουν αύξηση της αρμοστικότητάς του σε ορισμένες περιπτώσεις, αναπόφευκτα οδηγούν σε μείωσή της σε κάποιες άλλες (Grime 2006).

Προκειμένου να αποσαφηνίσουμε πώς διαφορετικά είδη αλληλεπιδρούν και επηρεάζουν τη λειτουργία των οικοσυστημάτων, πρέπει πρώτα να κατανοήσουμε τις λειτουργικές διαφοροποιήσεις ανάμεσα στα είδη. Η μελέτη της διακύμανσης φυτικών λειτουργικών χαρακτηριστικών αναγνωρίζεται σήμερα ως η αποτελεσματικότερη μέθοδος για την αναγνώριση των προτύπων επιμερισμού της ενέργειας και των πόρων, των αλληλεπιδράσεων μεταξύ γειτονικών οργανισμών και της απόκρισης σε βιοτικές και αβιοτικές πιέσεις (Lavorel and Garnier 2002; Wright et al. 2004; Díaz et al. 2004, 2016; Jung et al. 2014). Μια σειρά εργασιών τοπικής και πλανητικής κλίμακας, έχουν δείξει ότι οι εξελικτικοί και βιογεωχημικοί περιορισμοί και οι περιβαλλοντικές πιέσεις που δρουν σε διαφορετικές οικολογικές κλίμακες είναι τόσο ισχυροί, ώστε οι φυτικοί οργανισμοί να οδηγούνται σε συγκεκριμένες επιλογές επιμερισμού των πόρων (Wright et al. 2004; Díaz et al. 2004, 2016; Fyllas et al. 2009, 2017; Pierce et al. 2013, 2017). Δύο βασικά φάσματα φυτικών λειτουργικών χαρακτηριστικών έχουν αναγνωριστεί σε παγκόσμια κλίμακα: το φάσμα οικονομικών του φύλλου που αποκαλύπτει μια αντιστάθμιση μεταξύ λειτουργικών χαρακτηριστικών που επιτυγχάνουν την ταχεία δέσμευση των διαθέσιμων πόρων και λειτουργικών χαρακτηριστικών που προσφέρουν προστασία και ανοχή στην καταπόνηση, και το φάσμα του μεγέθους των φυτών και των φυτικών οργάνων που καθορίζει την ανταγωνιστική τους ικανότητα (Díaz et al. 2016; Pierce et al. 2017) (Σχήμα 1). Η σχετική θέση του εκάστοτε φυτικού είδους κατά μήκος αυτών των δύο φασμάτων διακύμανσης



Σχήμα 1: Τα δύο βασικά φάσματα φυτικών λειτουργικών χαρακτηριστικών που έχουν αναγνωριστεί σε παγκόσμια κλίμακα: το φάσμα οικονομικών του φύλλου, και το φάσμα του μεγέθους των φυτών και των φυτικών οργάνων. **α:** Ανάλυση κυρίων συνιστωσών τριών λειτουργικών χαρακτηριστικών των φύλλων για 3.068 είδη από όλο τον πλανήτη. **β:** Ανάλυση κυρίων συνιστωσών έξι λειτουργικών χαρακτηριστικών για 46.085 είδη από όλο τον πλανήτη (SLA: ειδική επιφάνεια φύλλου, LMA: ξηρή μάζα ανά επιφάνεια = 1/SLA, LA: επιφάνεια φύλλου, LDMC: περιεχόμενη ξηρή μάζα φύλλου, N_{mass} : περιεκτικότητα αζώτου στο φύλλο ανά μάζα, SM: μάζα σπερμάτων, H: ύψος ενήλικων φυτών, SSD: ειδική πυκνότητα βλαστού).

Figure 1: The two plant functional trait spectra that have been recognised on a global scale: leaf economic spectrum and the spectrum of size of whole plants and their parts. **a:** Principal components analysis performed on three leaf functional traits for 3,068 tracheophyte species from across the world. Data were transformed to constrain extreme values (LA was standardized using the maximum value and then square root transformed, SLA was log transformed and LDMC logit transformed). **b:** Principal components analysis performed on six functional traits for 46,085 vascular plant species from 423 families from across the world. Solid arrows indicate direction and weighing of vectors representing the traits considered. Icons illustrate low and high extremes of each trait vector; the colour gradient indicates regions of highest (red) to lowest (white) occurrence probability of species in the trait space defined by PC1 and PC2, with contour lines indicating 0.5, 0.95 and 0.99 quantiles (SLA: specific leaf area, LMA: leaf mass per area = 1/SLA, LA: leaf area, LDMC: leaf dry matter content, N_{mass} : leaf nitrogen content per unit mass, SM: diaspore mass, H: adult plant height, SSD: stem specific density).

λειτουργικών χαρακτηριστικών εκφράζει την προσαρμοστική στρατηγική την οποία το είδος έχει αναπτύξει με στόχο την επιβιωσιμότητά του (Pierce et al. 2013, 2017). Η προσαρμοστική στρατηγική ενός οργανισμού καθορίζει την ανταγωνιστική του ικανότητα, και ως εκ τούτου την επιτυχή του εγκατάσταση σε μια κοινότητα (Reich et al. 2003; Grime 2006). Φυλογενετικά διακριτοί οργανισμοί μπορεί να διαφέρουν σε μεγάλο βαθμό στη μορφολογία τους. Ωστόσο, εμπειρικά δεδομένα αποδεικνύουν ότι ακολουθούν ανάλογες προσαρμοστικές στρατηγικές όσον αφορά στον επιμερισμό των διαθέσιμων πόρων ανάμεσα στις λειτουργίες της αύξησης, της προστασίας και της αναπαραγωγής τους.

Τρία λειτουργικά χαρακτηριστικά έχει προταθεί πως αποδίδουν την μεγαλύτερη πληροφορία όσον αφορά στην λειτουργία των οικοσυστημάτων, και καθορίζουν τις τρεις ακραίες θέσεις που οριοθετούν ένα συνεχές φάσμα φυτικών προσαρμοστικών στρατηγικών (Pierce et al. 2013, 2017). Η επιφάνεια των φύλλων (L_A) καθορίζει την φωτοδεσμευτική και ως εκ τούτου την ανταγωνιστική ικανότητα ενός οργανισμού, ενώ η ειδική επιφάνεια φύλλου (SLA) και η περιεχόμενη ξηρή μάζα φύλλου (LDMC) αντιπροσωπεύουν τα αντιδιαμετρικά άκρα του φάσματος οικονομικών του φύλλου (Σχήμα 1.α). Στην ευρωπαϊκή χλωρίδα συγκεκριμένα, είδη που φέρουν μεγάλα φύλλα (high L_A) δεν παρουσιάζουν ιδιαίτερα υψηλή ειδική επιφάνεια ούτε περιεχόμενη ξηρή μάζα, αλλά όλα τα είδη με αυξημένη περιεχόμενη ξηρή μάζα (high LDMC) τείνουν να φέρουν μικρότερα φύλλα με αυξημένη πυκνότητα, ενώ φύλλα με αυξημένη ειδική επιφάνεια (high SLA) έχουν μειωμένη περιεχόμενη ξηρή μάζα και τείνουν να είναι μικρότερα (Cerabolini et al. 2010 για 506 είδη από 57 οικογένειες μετρημένα *in situ*). Αυτά τα τρία λειτουργικά χαρακτηριστικά είναι από τα πλέον ευρέως διαθέσιμα στη παγκόσμια βάση δεδομένων λειτουργικών χαρακτηριστικών TRY (Kattge et al. 2020) καθώς μπορούν να μετρηθούν για ένα εύρος φυτικών ειδών με εναλλακτικές στρατηγικές κύκλου ζωής (π.χ. δένδρα, θάμνους, χαμαίφυτα, υδρόβια, αναρριχόμενα κ.λπ.).

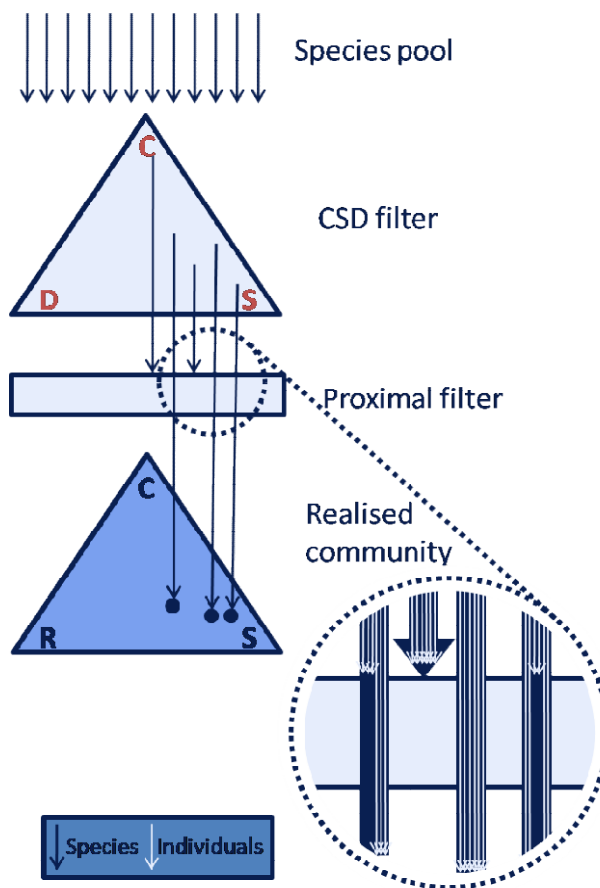
Αυτές οι αντισταθμίσεις στο επίπεδο του φύλλου έχουν βρεθεί ότι σχετίζονται με επιπρόσθετα λειτουργικά χαρακτηριστικά από διάφορα φυτικά όργανα. Μια ανάλογη αντιστάθμιση έχει παρατηρηθεί στο επίπεδο του βλαστού (Chave et al. 2009). Πυκνοί βλαστοί απαρτίζονται από μικρά κύτταρα, με παχιά τοιχώματα και περιορισμένο μεσοκυττάριο χώρο. Ως αποτέλεσμα, αυξημένη πυκνότητα βλαστού σχετίζεται με υψηλότερο δομικό κόστος αλλά ταυτόχρονα με αυξημένη ανοχή σε μηχανικές βλάβες και προσβολές παθογόνων, και επομένως με αργό ρυθμό κατ' όγκου αύξησης αλλά μεγαλύτερη διάρκεια ζωής (Enquist et al. 1999; King et al. 2006; Poorter et al. 2008). Θεωρητικές εργασίες προβλέπουν την ύπαρξη μιας ενοποιημένης στρατηγικής επιμερισμού των πόρων ανάμεσα σε όλα τα όργανα ενός φυτού (Pigliucci 2003; Brodribb 2009; Reich 2014). Εμπειρικές μελέτες όμως από διαφορετικά οικοσυστήματα αλλά και σε πλανητική κλίμακα μόνο πρόσφατα άρχισαν να επιβεβαιώνουν την ύπαρξη φαινοτυπικής συνδιακύμανσης στο επίπεδο ολόκληρου του ατόμου (Freschet et al. 2010; Méndez-Alonso et al. 2012; Pérez-Ramos et al. 2012; de la Riva et al. 2016; Díaz et al. 2016; Zhao et al. 2016; Messier et al. 2017a).

Η φαινοτυπική συνδιακύμανση παρουσιάζει ιδιαίτερο εξελικτικό ενδιαφέρον και υψηλή οικολογική αξία όσον αφορά στις προβλέψεις απόκρισης της βλάστησης σε συνθήκες πλανητικής αλλαγής (Pigliucci 2003; Westoby and Wright 2006; Lavorel et al. 2007; Pierce et al. 2013, 2017). Το σύνολο των λειτουργικών χαρακτηριστικών ενός οργανισμού (δηλ. το λειτουργικό του σύνδρομο) είναι αποτέλεσμα αντισταθμίσεων ανάμεσα στις διαφορετικές λειτουργίες και της αλληλεπίδρασης του γενοτύπου και του περιβάλλοντός του. Η διακύμανση των λειτουργικών χαρακτηριστικών, και κατ' επέκταση η συνδιακύμανσή τους όπου παρατηρείται, ελέγχεται από την περιβαλλοντική μεταβλητότητα και τη διαειδική και ενδοειδική ποικιλότητα (Garnier et al. 2001; Messier et al. 2010; Jung et al. 2014; Siefert et al. 2015). Αβιοτικές πιέσεις (δηλ. καταπονήσεις και διαταραχές) δρουν ως μακρο-περιβαλλοντικοί παράγοντες ελέγχου («φίλτρα») διαμορφώνοντας τις προσαρμοστικές στρατηγικές των ειδών σε βάθος εξελικτικού χρόνου (Pérez-Ramos et al. 2012; Le Bagousse-Pinguet et al. 2017). Τα λειτουργικά χαρακτηριστικά των φυτών και τα λειτουργικά τους σύνδρομα παρέχουν μια πολλά υποσχόμενη βάση για μια περισσότερο ποσοτική και προγνωστική προσέγγιση της οικολογίας υπό σενάρια πλανητικής αλλαγής (McGill et al. 2006).

2.2 Εναλλακτικές στρατηγικές επιμερισμού των πόρων

Σύμφωνα με τη γενική θεωρία των προσαρμοστικών στρατηγικών μόνο ένας περιορισμένος αριθμός πιθανών στρατηγικών μπορεί να είναι βιώσιμος σε ένα δεδομένο τύπο ενδιαιτήματος, θέτοντας ως εκ' τούτου τα όρια της παραγωγικότητας και της λειτουργίας του (Grime and Pierce 2012). Όμως εντός του εύρους που επιτρέπουν οι θεμελιώδεις περιορισμοί (δηλ. καταπονήσεις, διαταραχές και ανταγωνισμός) λειτουργικά ομόλογα είδη μπορούν και συνυπάρχουν. Εναλλακτικές, βιώσιμες στρατηγικές επιμερισμού των πόρων προσφέρουν ισοδύναμη αρμοστικότητα (equivalent fitness) που τους επιτρέπει να υπερκεράσουν τις πιέσεις που τίθενται από τους περιβαλλοντικούς παράγοντες (environmental filtering) (Gross et al. 2013; Le Bagousse-Pinguet et al. 2017).

Ένας διπλός οικολογικός έλεγχος («φίλτρο») επιτρέπει την εισαγωγή και την εγκατάσταση εναλλακτικών προσαρμοστικών στρατηγικών και ειδών από την τοπική δεξαμενή ειδών (species pool) σε μια κοινότητα (Σχήμα 2). Η ισορροπία μεταξύ ανταγωνισμού, καταπόνησης και διαταραχής (CSD filter) επιλέγει την κατανομή των ανταγωνιστικών, ανεκτικών στην καταπόνηση και τη διαταραχή (C-, S- και R-selected)



προσαρμοστικών στρατηγικών κατά μήκος περιβαλλοντικών βαθμίδων, αποκλείοντας ακατάλληλους συνδυασμούς λειτουργικών χαρακτηριστικών. Το CSD φίλτρο έχει σε μεγάλο βαθμό ομογενοποιητική επίδραση στα λειτουργικά χαρακτηριστικά που καθορίζουν τη δέσμευση και τον επιμερισμό των πόρων. Καθώς αυτά τα χαρακτηριστικά ελέγχουν τη ροή της ενέργειας και τους κύκλους της ύλης, το CSD φίλτρο καθορίζει τη λειτουργία των οικοσυστημάτων. Ωστόσο, διαφορετικά επίπεδα καταπόνησης και διαταραχής δημιουργούν μια πληθώρα οικοθέσεων οριζόμενων σε χωρική και χρονική κλίμακα, τις οποίες άτομα από πολλαπλά

Σχήμα 2: Ο διπλός οικολογικός έλεγχος της σύνθεσης των κοινοτήτων (προσαρμοσμένο από τους Grime and Pierce 2012). Είδη από την τοπική δεξαμενή ειδών προκειμένου να εισέλθουν στην κοινότητα πρέπει να ξεπεράσουν δύο ελέγχους, που «φιλτράρουν» ακατάλληλους συνδυασμούς λειτουργικών χαρακτηριστικών, επιτρέποντας την εγκατάσταση ορισμένων ατόμων από κάθε είδος. Η ισορροπία μεταξύ ανταγωνισμού (C), καταπόνησης (S) και διαταραχής (D) επιλέγει σύγκλιση (ομοιότητα) στις προσαρμοστικές στρατηγικές που μπορούν να επιβιώσουν τοπικά. Ενώ ένας στενότερος έλεγχος από δευτερεύουσες εξελικτικές πιέσεις επιλέγει συγκεκριμένα χαρακτηριστικά εντός προσαρμοστικών στρατηγικών, επιτρέποντας ή αποκλείοντας την εισαγωγή κατά τα άλλα καλά προσαρμοσμένων ειδών και ατόμων με αποτέλεσμα την απόκλιση στα χαρακτηριστικά συνυπαρχόντων ατόμων. Το διπλό φίλτρο (το οποίο επιλέγει κατά την είσοδο ειδών στις κοινότητες) λειτουργεί επίσης ως εξελικτική πίεση επιλογής (έναντι συγκεκριμένων ατόμων). Προκειμένου να εισαχθεί ένα είδος σε μια κοινότητα πρέπει τουλάχιστον ορισμένα από τα άτομά του να είναι κατάλληλα προσαρμοσμένα ώστε να ξεπεράσουν τον διπλό οικολογικό έλεγχο.

Figure 2: The twin-filter model of community assembly. The local species pool provides a source of species that can potentially enter the community. Two filters then select against unsuitable suites of traits, and thus against the individuals representing each species. The CSD -equilibrium (the extent of competition (C), stress (S) and disturbance (D)) of the habitat, selects for convergence (similarity) in the general adaptive strategies that can survive locally. The proximal filter, comprised of secondary selection pressures, selects intermittently against particular traits rather than the strategy as a whole, and has the potential to admit or exclude species and individuals that are well adapted to survive the CSD -equilibrium, resulting in divergence (dissimilarity) within the local subset of species. The twin-filter (which selects against species entry into communities) also acts as evolutionary selection pressure (selecting against individuals). A species can enter the community if at least some of its individuals are suitably adapted to pass the filter.

είδη μπορούν να αξιοποιήσουν, αναπτύσσοντας «διαφορετικές λύσεις για το ίδιο πρόβλημα». Δευτερεύουσες εξελικτικές πιέσεις ασκούν ένα στενότερο έλεγχο (proximal filter) σε μεμονωμένα λειτουργικά χαρακτηριστικά δημιουργώντας περαιτέρω αντισταθμίσεις που επιτρέπουν (ή αποκλείουν) την εισαγωγή ειδών και ατόμων με εναλλακτικές στρατηγικές επιμερισμού των πόρων. Ποιοτικές διαφοροποιήσεις στην πραγμάτωση των οικοσυστημικών διεργασιών εξηγούν την υπάρχουσα λειτουργική ποικιλότητα μεταξύ και εντός των κοινοτήτων. Η μελέτη της διακύμανσης και συνδιακύμανσης επιπλέον λειτουργικών χαρακτηριστικών, πέραν όσων οριοθετούν τα παγκοσμίως αναγνωρισμένα φάσματα (δηλ. το φάσμα οικονομικών και το φάσμα του μεγέθους των φύλλων), μπορεί να αποκαλύψει αυτές τις περαιτέρω αντισταθμίσεις που επιτρέπουν τη συνύπαρξη λειτουργικά ομόλογων ειδών μέσω συμπληρωματικής χρήσης πόρων (niche segregation). Τα συνυπάρχοντα είδη οφείλουν να είναι κατάλληλα προσαρμοσμένα για να επιβιώσουν σε ένα οικοσύστημα, αλλά να διαφέρουν αρκετά ώστε να ελαχιστοποιείται χωρικά και χρονικά η αλληλοεπικάλυψη των οικοθέσεων τους (δηλ. των αναγκών τους σε πόρους) και κατ' επέκταση ο αποκλεισμός τους λόγω έντονου ανταγωνισμού (Macarthur and Levins 1967; Pacala and Tilman 1994; Ashton et al. 2010; Maire et al. 2012).

Για παράδειγμα, σε οικοσυστήματα που χαρακτηρίζονται από ξηρές και θερμές συνθήκες, όπως τα μεσογειακά, έχει παρατηρηθεί σημαντική διακύμανση, ακόμα και σε τοπική κλίμακα, στα φυτικά λειτουργικά χαρακτηριστικά, αντικατοπτρίζοντας τη συνύπαρξη πληθώρας ειδών που αποφεύγουν την περιβαλλοντική καταπόνηση (stress-avoidant), αλλά και άλλων που την ανέχονται (stress-tolerant) (Gross et al. 2013). Η λειτουργική ποικιλότητα αναμένεται μειωμένη σε περιβάλλοντα υψηλών καταπονήσεων, εξαιτίας ισχυρότερων ελέγχων προαγόμενων από περιβαλλοντικούς παράγοντες (de la Riva et al. 2017; Schellenberger Costa et al. 2017). Παρ' όλα αυτά, η συμπληρωματικότητα των οικοθέσεων, η τοπική περιβαλλοντική ετερογένεια και οι θετικές αλληλεπιδράσεις (π.χ. διευκόλυνση, facilitation) επιτρέπουν την συνύπαρξη εναλλακτικών στρατηγικών ακόμα και σε τύπους ενδιαιτήματος με περιορισμένους πόρους και/ή ακραίες περιβαλλοντικές συνθήκες, αυξάνοντας έτσι τη συνολική χρήση των διαθέσιμων πόρων (Pacala and Tilman 1994; Maire et al. 2012; Gross et al. 2013; Ratcliffe et al. 2016).

Η εξέλιξη μέσω φυσικής επιλογής εξαρτάται από την επιβίωση των πιο κατάλληλα προσαρμοσμένων οργανισμών από κάθε είδος σε ένα ενδιαιτήμα. Για να εισαχθεί ένα

είδος σε μια κοινότητα πρέπει τουλάχιστον ορισμένα από τα άτομά του να καταφέρουν να ξεπεράσουν το προαναφερθέν διπλό οικολογικό «φίλτρο». Αυτοί οι οργανισμοί είναι που θα καθορίσουν τη μελλοντική κατεύθυνση και τον ρυθμό της εξελικτικής διαδικασίας για τον εκάστοτε πληθυσμό του κάθε είδους. Υψηλή λειτουργική ποικιλότητα πιστεύεται πως προσφέρει σταθερότητα στις οικοσυστημικές διεργασίες σε βάθος χρόνου, αφενός εξαιτίας της συμπληρωματικής χρήσης πόρων από τα συνυπάρχοντα είδη, και αφετέρου λόγω της αφθονίας των ειδών που έχουν λειτουργικά παραπλήσιους ρόλους (Hooper et al. 2005; Cardinale et al. 2012; Oliver et al. 2015). Η συζήτηση συχνά επικεντρώνεται στην επίδραση της ποικιλότητας των ειδών στην σταθερότητα των οικοσυστημάτων, αμελώντας την ποικιλότητα που παρατηρείται ανάμεσα στα άτομα ενός είδους. Ενώ τα άτομα ενός είδους συστηματικά περιγράφονται ως πανομοιότυπα, η ενδοειδική ποικιλότητα έχει βρεθεί πως επιτρέπει στα είδη να αναπτύσσονται, να επιβιώνουν, και να πολλαπλασιάζονται υπό ποικίλες περιβαλλοντικές συνθήκες (Clark 2010; Bolnick et al. 2011; Violle et al. 2012). Αγνοώντας την ενδοειδική ποικιλότητα υποεκτιμούμε την ικανότητα ενός είδους να επιβιώσει (δηλ. να εγκατασταθεί, να αναπτυχθεί και να αναπαραχθεί) σε ένα εύρος περιβαλλοντικών συνθηκών και υπό μεταβαλλόμενα καθεστώτα διαταραχών (Pausas et al. 2012). Δεδομένου ότι οι αλληλεπιδράσεις με το βιοτικό και το αβιοτικό περιβάλλον τελικά πραγματοποιούνται στο επίπεδο του ατόμου, φαίνεται λογικότερο να μελετάμε οικολογία στο επίπεδο των ατόμων έναντι των ειδών (McGill et al. 2006). Καθώς ο τρέχον ρυθμός εξαφάνισης των πληθυσμών υπολογίζεται τουλάχιστον τρεις τάξεις μεγέθους υψηλότερος από το ρυθμό εξαφάνισης των ειδών (Schindler et al. 2010), υπάρχει επιτακτική ανάγκη να αποσαφηνίσουμε πως η φαινοτυπική πλαστικότητα ανάμεσα σε διαφορετικούς πληθυσμούς ενός είδους και η ποικιλομορφία προσαρμοστικών στρατηγικών σε μια κοινότητα επηρεάζουν την απόδοση των επιμέρους ειδών στην πραγματοποίηση σημαντικών οικοσυστημικών διεργασιών.

2.3 Ευφλεκτότητα

Η ευφλεκτότητα είναι ένα περίπλοκο, πολυδιάστατο λειτουργικό χαρακτηριστικό με τέσσερις συνιστώσες (δηλ. την ταχύτητα ανάφλεξης, τη διάρκεια, τον ρυθμό και τη συνολική θερμότητα που εκλύεται κατά τη καύση, Anderson 1970; Martin et al. 1994; Gill and Zylstra 2005; Pausas et al. 2017), οι οποίες έχουν μελετηθεί εκτενώς αλλά έως τώρα δεν έχουν αναγνωριστεί ευρέως αποδεκτές σχέσεις μεταξύ τους. Τα φυτικά είδη έχει

βρεθεί να διαφέρουν σημαντικά στα χαρακτηριστικά της ευφλεκτότητάς τους ακόμα και εντός της ίδιας κλιματικής ζώνης και του ίδιου τύπου βλάστησης (π.χ. Scarff and Westoby 2006; Simpson et al. 2016). Εναλλακτικά σύνδρομα ευφλεκτότητας έχουν διαφορετικές επιπτώσεις στην επιβίωση και την αναπαραγωγή των φυτικών ειδών υπό καθεστώς συχνών πυρκαγιών (Bond and Midgley 1995; Pausas et al. 2017). Η διαταραχή της φωτιάς επηρεάζει και επηρεάζεται από τα λειτουργικά χαρακτηριστικά που καθορίζουν τα πρότυπα επιμερισμού των πόρων των οργανισμών που απαρτίζουν μια φυτοκοινότητα. Φυτά που φέρουν μεγαλύτερα φύλλα έχει βρεθεί ότι καίγονται ταχύτερα διασπείροντας τη φωτιά στα γειτονικά τους άτομα (Scarff and Westoby 2006; Magalhães and Schwilk 2012; van Altena et al. 2012; Cornwell et al. 2015). Ενώ άτομα φέροντα φύλλα με χαμηλότερη ειδική επιφάνεια φύλλου, ανεκτικά στην καταπόνηση, έχει παρατηρηθεί πως αναφλέγονται μετά από μεγαλύτερη έκθεση στη πηγή θερμότητας, αλλά εκλύουν περισσότερη συνολική θερμότητα κατά την καύση τους (van Altena et al. 2012; Murray et al. 2013; Grootemaat et al. 2015).

Μέχρι σήμερα, ο όρος ευφλεκτότητα έχει χρησιμοποιηθεί από πληθώρα συγγραφέων με διαφορετικούς τρόπους, ενώ η οικολογική και εξελικτική σημασία αυτού του πολυδιάστατου λειτουργικού χαρακτηριστικού αποτελεί παράγοντα αντιπαράθεσης. Αυτό το γνωστικό κενό αντιμετωπίστηκε μέσω της μελέτης της αλληλοσυσχέτισης των τεσσάρων συνιστωσών της ευφλεκτότητας των φύλλων, και της ενδοειδικής και διαειδικής διακύμανσής τους κατά μήκος διαφορετικών οικολογικών κλιμάκων. Με βάση την υπάρχουσα βιβλιογραφία έως σήμερα δεν έχει εφαρμοστεί μια ενιαία μεθοδολογία για τη μελέτη της συνδιακύμανσης των συνιστωσών της ευφλεκτότητας στο επίπεδο του ατόμου. Με τη χρήση μιας νέας προσέγγισης που ενσωματώνει την πολυδιάστατη φύση της με το φάσμα των προσαρμοστικών στρατηγικών των φυτών επιτεύχθηκε η συσχέτιση του συνδρόμου ευφλεκτότητας ενός ατόμου με τη στρατηγική επιμερισμού των πόρων που ακολουθεί και τις περιβαλλοντικές πιέσεις που αντιμετωπίζει. Αλλαγές στη βλάστηση και άρα στην ευφλεκτότητά της σε μια περιοχή μπορεί να οδηγήσουν σε αλλαγές του καθεστώτος πυρκαγιάς (Keeley and Rundel 2005; Fyllas and Troumbis 2009; Belcher et al. 2010; Bond and Scott 2010; Koutsias et al. 2012), το οποίο με τη σειρά του επηρεάζει τη σύνθεση της μεταπυρικής κοινότητας και ως εκ τούτου την οικοσυστημική λειτουργία (Belcher et al. 2010; Bond and Scott 2010; Koutsias et al. 2012). Η συσχέτιση του φάσματος επιμερισμού των πόρων με το φάσμα της ευφλεκτότητας σε παγκόσμιο επίπεδο θα

μπορούσε να βοηθήσει στην πρόβλεψη της απόκρισης των οικοσυστημάτων στις επικείμενες, μεγάλης κλίμακας, περιβαλλοντικές αλλαγές.

2.4 Οικολογικές και εξελικτικές πιέσεις στην ευφλεκτότητα

Στα μεσογειακά οικοσυστήματα πυρκαγιές προκαλούμενες από φυσικά αίτια παρατηρούνται τουλάχιστον από τα τέλη της Τετραδικής περιόδου (Carrión et al. 2003) και τα φυτικά είδη έχουν αναπτύξει προσαρμογές που επιτρέπουν την εγκατάσταση, την επιβίωση και την αναπαραγωγή τους υπό διαφορετικά καθεστώτα πυρκαγιάς (Gill 1975; Pausas and Verdú 2005; Keeley et al. 2011; Clarke et al. 2013). Προσαρμογές που αυξάνουν την ανταγωνιστικότητα ενός είδους υπό ένα δεδομένο καθεστώς πυρκαγιάς μπορεί να απειλούν τη βιωσιμότητα του όταν αλλάξει ο τύπος, η συχνότητα και/ή η δριμύτητα της φωτιάς. Για παράδειγμα αρκετά είδη στα μεσογειακού τύπου οικοσυστήματα είναι ανθεκτικά σε περιοδικές, δριμείες, επικόρυφες πυρκαγιές όταν το μεσοδιάστημα ανάμεσα στις διαταραχές υπερβαίνει τη δεκαετία, αδυνατούν όμως να αποκριθούν όταν η συχνότητα των διαταραχών αυξάνεται (Keeley et al. 2011). Ο Mutch το 1970 πρότεινε πως κοινότητες με είδη που βασίζονται στη φωτιά για την αναπαραγωγή τους έχουν εξελιχθεί να είναι πιο εύφλεκτες. Μια θεωρία που επικρίθηκε από τους Troumbis και Trabaud (1989) καθώς οι εξελικτικές πιέσεις ασκούνται σε κάθε άτομο ενός πληθυσμού διακριτά και όχι συνεργατικά σε επίπεδο κοινοτήτων. Έκτοτε, μια σειρά από θεωρητικά μοντέλα έχουν επιχειρήσει να εξηγήσουν την εξέλιξη της ευφλεκτότητας στο επίπεδο του ατόμου προτείνοντας τρόπους με τους οποίους η «αυτοθυσία» (self immolation) μπορεί να αυξήσει την ανταγωνιστικότητα των οργανισμών ή την επιβιωσιμότητα των απογόνων τους (Bond and Midgley 1995; Kerr et al. 1999; Gagnon et al. 2010).

Η εξέλιξη της ευφλεκτότητας προϋποθέτει την επιλογή λειτουργικών χαρακτηριστικών που αυξάνουν τη συχνότητα ή τη δριμύτητα της φωτιάς. Η διαταραχή της φωτιάς έχει διαδραματίσει σημαντικό ρόλο στην κατανομή των ειδών και τη δυναμική των οικοσυστημάτων σε παγκόσμιο επίπεδο (Bond et al. 2005; Keeley and Rundel 2005; Pausas and Verdú 2008; Pausas and Keeley 2009; Bond and Scott 2010). Η φωτιά επηρεάζει την εξελικτική πορεία των φυτοκοινοτήτων αφενός μέσω της άμεσης εξάλειψης των πιο ευπαθών ατόμων και αφετέρου μέσω της «επιλογής» λειτουργικών χαρακτηριστικών και προσαρμοστικών στρατηγικών οι οποίες θα ευνοήσουν κάποια άτομα να επιβιώσουν και να αναπαραχθούν έναντι των γειτονικών τους (Schwilk and Ackerly 2001). Δείκτες

πλανητικών περιβαλλοντικών αλλαγών (όπως οι συγκεντρώσεις των αερίων του θερμοκηπίου, η κλιματική αλλαγή, ο κατακερματισμός των ενδιαιτημάτων κ.λπ.) έχει βρεθεί πως επηρεάζουν τη σύνθεση των φυτοκοινοτήτων και την ευφλεκτότητα των ειδών τους σε βάθος εξελικτικού χρόνου (Bond et al. 2005; Keeley and Rundel 2005; Pausas and Verdú 2008; Pausas and Keeley 2009; Bond and Scott 2010). Σε αυτή τη διατριβή αξιολογήθηκαν τα πρότυπα της διακύμανσης των συνιστωσών της ευφλεκτότητας των φύλλων σε πέντε, ιεραρχικά δομημένες, ταξινομικές και χωρικές κλίμακες που μελετούνται συχνά στην οικολογία (δηλ. γένος, είδος, άτομα, θέση δειγματοληψίας, γεωγραφική περιοχή). Ο προσδιορισμός των οικολογικών κλιμάκων που κατέχουν την πλειονότητα της συνολικής διακύμανσης για κάθε συνιστώσα της ευφλεκτότητας θα μπορούσε να κατευθύνει μελλοντικές ερευνητικές προσπάθειες που προσπαθούν να καταδείξουν εξελικτικές αλλαγές στην ευφλεκτότητα.

3. An integrated phenotypic trait-network in thermo-Mediterranean vegetation describing alternative, coexisting resource-use strategies

Michelaki C^a, Fyllas NM^a, Galanidis A^a, Aloupi M^b, Evangelou E^c, Arianoutsou M^d,
 Dimitrakopoulos PG^a (2019) *Sci Total Environ* 672:583–592.
 doi: 10.1016/j.scitotenv.2019.04.030

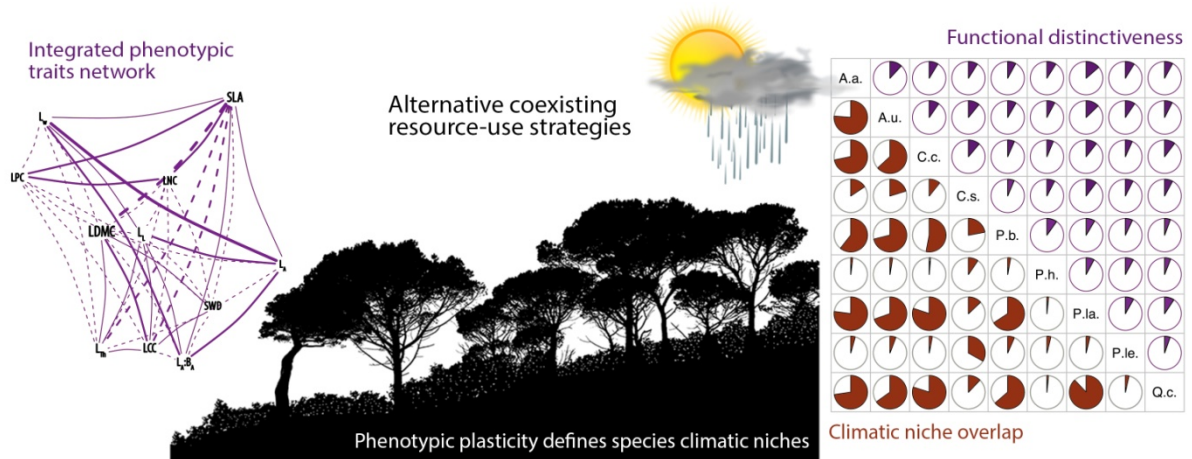


Figure 3: Graphical abstract

HIGHLIGHTS

- Inter and intra-specific phenotypic variation stabilises ecosystem function.
- We studied phenotypic integration patterns in thermo-Mediterranean vegetation;
- and found a spectrum of alternative, coexisting, resource-use strategies.
- Phenotypic plasticity aided complementarity among functionally distinctive species,
- and defined the breadth of species' climatic niches.

KEYWORDS

intraspecific variation; n-dimensional hypervolumes; phenotypic integration; niche complementarity; functional distinctiveness; limiting similarity

^a Biodiversity Conservation Laboratory, Department of Environment, University of the Aegean, Greece

^b Water and Air Quality Laboratory, Department of Environment, University of the Aegean, Greece

^c Institute of Industrial and Forage Crops, Larisa, Greece

^d Department of Ecology and Systematics, Faculty of Biology, National and Kapodistrian University of Athens, Greece

Abstract

Vascular plants have been found to align along globally-recognised resource-allocation trade-offs among specific functional traits. Genetic constraints and environmental pressures limit the spectrum of viable resource-use strategies employed by plant species. While conspecific plants have often been described as identical, intraspecific variation facilitates species coexistence and evolutionary potential. This study attempts to link an individual's phenotype to its environmental tolerance and ecosystem function. We hypothesised that: (1) seasonal variation in water availability has selected for tight phenotypic integration patterns that shape Mediterranean vegetation; however, (2) coexisting species employ alternative resource-use strategies to avoid competitive exclusion; specifically (3) species with smaller climatic niches (i.e. potential distributions) display higher functional diversity. We examined the interdependence among and the sources of variation within 11 functional traits, reflecting whole-plant economics (e.g. construction costs, hydraulics, defences, water storage capacity), from nine dominant, thermo-Mediterranean species measured across a wide environmental and geographic gradient. Furthermore, we delineated the functional and climatic hypervolumes of each studied species to test for climatic niche overlap and functional distinctiveness. By adopting this multidimensional trait-based approach we detected fundamental phenotypic integration patterns that define thermo-Mediterranean species regardless of life history strategy. The studied traits emerged intercorrelated shaping a resource-allocation spectrum. Significant intraspecific variability in most measured traits allowed for functional distinctiveness among the measured species. Higher functional diversity was observed in species restricted within narrower climatic niches. Our results support our initial hypotheses. The studied functional traits collectively formed an integrated space of viable phenotypic expressions; however, phenotypic plasticity enables functionally distinctive species to succeed complementary in a given set of environmental conditions. Functional variability among coexisting individuals defined species' climatic niches within the trait-spectrum permitted by Mediterranean conditions. Ultimately, a species establishment in a locality depends on the extent that it can shift its trait values.

3.1 Introduction

Phenotypic variation in physiological traits among coexisting individuals was the key observation that laid the foundation for the theory of evolution (Darwin and Wallace 1858). Through natural selection organisms develop adaptations, which grant them advantages against the pressures they face into their habitats. This way the observed phenotypic inter- and intra-specific variation translates into functional diversity. However, not all probable phenotypes demonstrate equal fitness. Genetic constraints and environmental pressures outline the spectrum of viable resource-use strategies employed by plant species.

A species' resource-use strategy defines its competitive ability, and thus its successful establishment in a community (Reich et al. 2003; Grime 2006). Global covariation patterns among specific functional traits, measured across spatial and taxonomic scales, define fundamental resource-allocation trade-offs (i.e. economics spectra) that are systematically used to describe global trends in phenotypic variation along environmental gradients, determine species' distributions, and comprehend the spectrum of plants' productivity and performance (Reich et al. 2003; Wright et al. 2004; Grime 2006; Díaz et al. 2016). Plant species have been found to align along continuous spectra of economically-viable investment designs; for example the leaf economics spectrum (LES, Wright et al. 2004) that extends from species with inexpensive, ephemeral leaves (i.e. rapid returns on carbon and nutrient investments), to the more conservative ones carrying well-protected tissues.

Díaz et al. (2016) demonstrated that vascular plants occupy only a fraction of the potential phenotypic space that would exist if no limitations were posed on individuals. Since the prolific genetic variation does not appear to be the main limiting factor, phenotypic selection on combinations of traits must be adaptive (Donovan et al. 2011). Phenotypic integration patterns (i.e. covariation among functionally related traits in a given organism) can be viewed both as (genetic/biochemical) constraints, which limit evolutionary trajectories, and as adaptations to environmental filtering (Pigliucci 2003). Life history theory predicts the existence of a whole-plant strategy, with plant traits merged into a single axis of variation representing the spectrum of viable resource-investment designs (Brodribb 2009; Reich 2014; Díaz et al. 2016). Since resource allocation patterns act at the individual level, they must result in analogous construction costs among organs; however, empirical studies from different systems show contrasting evidence. Ultimately, trait relationships should depend on whether integration (see for example Freschet et al. 2010;

Méndez-Alonzo et al. 2012; Pérez-Ramos et al. 2012; Messier et al. 2017b, studying resource-limited systems) or interdependence (see for example Wright et al. 2007; Fortunel et al. 2012; Kramer-Walter et al. 2016) of functionally related traits is favoured under given environmental pressures. Abiotic stressors have been found to act as macro-environmental filters, driving plant strategy selection (Pérez-Ramos et al. 2012; Le Bagousse-Pinguet et al. 2017). Water-stressed communities for example tend to be dominated by conservative species with higher tissue dry matter content and water-use efficiency (Wright et al. 2004; Grime 2006; Pérez-Ramos et al. 2012). However, within the range permitted by climatic constraints alternative, viable resource-use strategies can coexist (Gross et al. 2013; Le Bagousse-Pinguet et al. 2017).

Biotic interactions (i.e. competition and facilitation) modify the local abiotic environment thus limiting the functional similarity of coexisting species (MacArthur and Levins 1967). Niche differentiation allows species to minimise spatially and temporally their resource-requirement overlaps, and reduces interspecific competition in a given habitat (Pacala and Tilman 1994; Ashton et al. 2010; Maire et al. 2012). According to the productivity hypothesis, functional diversity is expected to decrease in stressful environments due to stronger abiotic filtering (de la Riva et al. 2017; Schellenberger Costa et al. 2017). However, niche complementarity, spatial micro-heterogeneity and positive interactions have been found to facilitate the coexistence of multiple life strategies towards the limiting end of gradients by increasing overall resource utilization (Pacala and Tilman 1994; Maire et al. 2012; Gross et al. 2013; Ratcliffe et al. 2016). The stabilising role of phenotypic variation in ecosystem function has been argued extensively in ecology, yet most studies focus on species diversity, omitting biologically relevant variability among the individuals of a species. While conspecific plants have often been described as identical, intraspecific variation allows individuals of a species to survive, grow, and reproduce under varied environmental conditions by influencing their responses to habitat and community changes (Clark 2010; Violle et al. 2012). A species' niche can be delineated as a hypervolume defined by the multidimensional, Euclidean space of its ecological variables (e.g. functional traits or abiotic tolerances) within which it can maintain a viable population (Hutchinson 1957). Since ecosystem processes ultimately depend on species' traits in a community, exploring to what extent local factors affect them can advance our understanding of how climate change and other anthropogenic drivers will alter ecosystem services (Bruehlheide et al. 2018).

We draw attention to the southern European Mediterranean ecosystems because increased summer water-limitation and extreme drought events are predicted for the region (Spinoni et al. 2018), while 36 to 69 % of the plant species they host are expected to perish by 2080 with global mean temperature increase of 2 to 4.5°C respectively (Warren et al. 2018). Variation in water-availability has been identified as one of the predominant factors limiting plant establishment (Engelbrecht et al. 2007) and carbon cycling (van der Molen et al. 2011). However, even under similar environmental conditions, plant communities can vary greatly in their species' traits. The high habitat heterogeneity that characterises these systems, declares Mediterranean ecosystems excellent sites for studying environmental constraints on species' traits. Observed warming and drying trends along with land-use changes, habitat-fragmentation, and intense human pressures (i.e. over 10 millennia of continuous human settlement) restrict further natural adaptation responses, painting an uncertain picture for the current vegetation of the region (Choat et al. 2012).

This paper aims to offer insights into the interdependence among and the sources of variation within 11 plant functional traits and how individuals from nine, dominant, lowland, thermo-Mediterranean species with contrasting life history strategies optimise them to succeed in their local environments along Greece. We constructed a large, systematic traits database reflecting whole-plant economics (e.g. construction costs, hydraulics, defences, water storage capacity) across a range of environmental conditions. We estimate functional redundancy and climatic niche overlap by delineating the functional and climatic spaces of the studied species, with the n-dimensional niche space method (Blonder et al. 2018) based on the Hutchinson's multidimensional niche concept (Hutchinson 1957). We hypothesised that: (1) seasonal variation in water availability has selected for tight phenotypic integration patterns that shape Mediterranean species regardless of life history strategy; however, (2) coexisting species with dissimilar growth forms and leaf life-spans that experience strong resource-competition employ alternative resource-use strategies to avoid competitive exclusion; more specifically (3) species with smaller climatic niches (and thus potential distributions) display higher functional diversity.

3.2 Material and methods

3.2.1 STUDY LOCATION AND SPECIES

The topographic configuration of Greece, defined by significant elevation shifts, produces a considerable variety of climate types within relatively short distances. Extended mountain ranges stretch across the continental country from North to South, creating rain-shadow affected areas at the East and more humid regions to the West and North. Lower-elevation hilly provinces are characterised by Mediterranean-type climate with mild, wet winters and warm, dry summers (di Castri 1981), while temperate climate occurs at higher elevations along the northern border of the country (Yassoglou et al. 2017).

This study focuses on thermo-Mediterranean vegetation: the dominant, lowland, vegetation type of Greece (over 40 % of the country's surface, Arianoutsou and Diamantopoulos 1985) and the Mediterranean Basin; consisting of both evergreen arborescent and seasonal-dimorphic shrubs, and coniferous trees. We studied nine, characteristic of the Greek landscape, and widespread throughout the Mediterranean Basin, species across their distribution in Greece (Table 1): strawberry tree *Arbutus unedo* and Greek strawberry tree *Arbutus andrachne* (broadleaved evergreen arborescent shrubs), a mock privet species *Phillyrea latifolia*, lentisc *Pistacia lentiscus*, and kermes oak *Quercus coccifera* (all sclerophyllous evergreen arborescent shrubs), two rock-rose species *Cistus salviifolius* and *Cistus creticus* (seasonal-dimorphic chamaephytes), and Aleppo *Pinus halepensis* and Anatolian pine *Pinus brutia* (two native thermo-Mediterranean coniferous trees that cover extended areas in the lower elevations of the Mediterranean Basin and their distributions meet in Greece).

Table 1: The studied species

Family	Species	Life form	Fire response
Ericaceae	<i>Arbutus andrachne</i> L.	broadleaved evergreen arborescent shrubs	resprouters
	<i>Arbutus unedo</i> L.		
Oleaceae	<i>Phillyrea latifolia</i> L.	sclerophyllous evergreen arborescent shrubs	
Anacardiaceae	<i>Pistacia lentiscus</i> L.		
Fagaceae	<i>Quercus coccifera</i> L.		
Cistaceae	<i>Cistus creticus</i> L.	chamaephytes	seeders
	<i>Cistus salviifolius</i> L.		
Pinaceae	<i>Pinus brutia</i> Ten.	coniferous trees	
	<i>Pinus halepensis</i> Miller		

3.2.2 SAMPLING DESIGN

This study was designed to follow the nine, selected species across a range of environmental conditions throughout Greece. Field campaigns took place from 2012 to 2015 always during the growing season (i.e. April to July), which was tracked according to elevation, aspect, and field observations, as to sample the individuals of a given species at a similar phenological stage (i.e. before the seasonal-dimorphic *Cistus* shrubs shed their winter foliage: summer leaves are not productive, but rather act as triggers for winter leaves, Arianoutsou and Diamantopoulos 1985). To reduce variation further, we only sampled sunlit, fully-mature (but not senescing) leaves. Each sampling site was selected to contain at least five, distinct individuals of as many species of interest as possible, while at the same time being satisfactorily uniform (e.g. vegetation composition, aspect, elevation), so that differences between sites assimilate environmental heterogeneity. We selected an adequate number of contrasting sampling areas for each species (65 unique sampling sites: on average 19 per species), as to capture the widest possible climatic heterogeneity of their distribution, in an attempt to cover the full natural range of their trait values along Greece (Fig. 4). We accomplished a latitudinal range from 35.05 to 41.23 °N, a longitudinal range from 20.47 to 26.60 °E, and an elevational range from 2 to 1,298 m above sea level, mean annual temperature ($T_{\text{mean}}^{\text{an}}$) ranged from 9.3 to 18.6 °C, while total annual precipitation (Prec^{an}) ranged from 445 to 1,176 mm, among our sampling sites (Appendix 6).

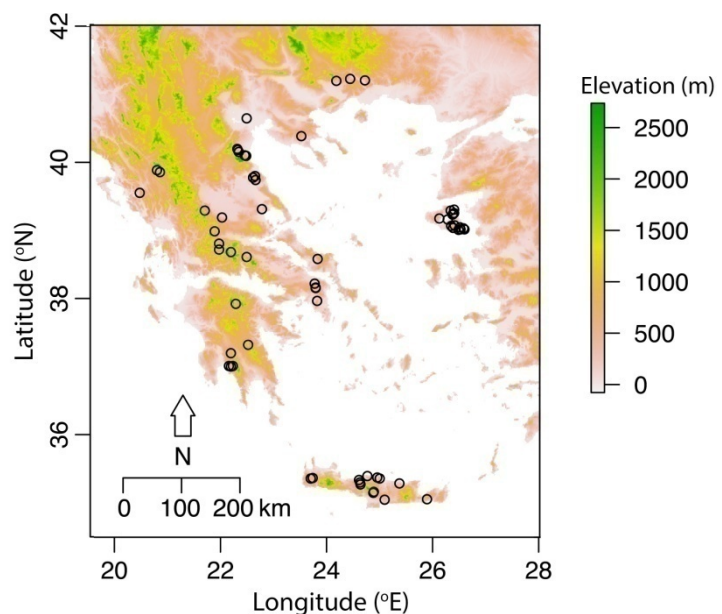


Figure 4: Sampling sites along Greece, $n = 65$

3.2.3 FUNCTIONAL TRAITS

Eleven functional traits, directly or indirectly associated with resource-economics at organ, individual, and ecosystem scale, were measured (Appendix 7):

a. **SLA** (specific leaf area, $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$: the projected area of a fresh leaf, or a needle, by its oven-dry mass) represents the light-capturing foliar area per unit of invested leaf biomass:

and as such regulates leaf maximum photosynthetic rate, whole-plant potential growth-rate, and ecosystem productivity (Reich et al. 1997; Wright et al. 2004).

b. **LDMC** (leaf dry matter content, mg g^{-1} : the oven-dried mass of a leaf, or a needle, by its water-saturated mass) reflects the balance between mesophyll and structural compounds (Garnier and Laurent 1994): thus affects directly leaf function, defence, whole-plant metabolism, aboveground primary productivity (Wilson et al. 1999), as well as decomposition rate, and (through that) soil fertility (Kazakou et al. 2009).

c. **L_{Th}** (leaf thickness, mm: of a leaf's lamina measured between veins, or a needle) determines physical strength, and controls CO_2 diffusion rates, and thus photosynthetic capacity, growth rate, and resource-use strategy (Witkowski and Lamont 1991).

d. **LNC** and **LPC** (leaf nitrogen and phosphorus concentrations, both in mg g^{-1} : the total amount of N and P per unit of leaf dry mass) follow closely each other, and define leaves' chemical defence and decomposability, thus driving biogeochemical cycles; their patterns affect directly light harvesting and gas fluxes, hence photosynthetic potential; while their restricted availabilities control growth rate and carbon acquisition (Reich et al. 1997; Wright et al. 2004).

e. **LCC** (leaf carbon content, mg g^{-1} : the total amount of C per unit of leaf dry mass) effectively describes a trade-off between hydraulic and mechanical efficiency on leaf architecture (Niinemets et al. 2007).

f. **L_A** (the projected leaf area, cm^2), while a component of SLA, represents an independent axis of variation among species (Ackerly et al. 2002). **L_A**, **L_W** (leaf width), and **L_L** (leaf length) regulate leaf energy and water balance (Valladares and Niinemets 2007). Relationships among architectural traits, broadly observed across environments and phylogeny, describe alternative adaptive designs in response to biophysical constraints (Niinemets et al. 2007; Díaz et al. 2016).

g. **L_A:B_A** (the leaf area to basal area ratio, $\text{m}^2 \text{m}^{-2}$: the total **L_A** that a stem of certain diameter carries) expresses a trade-off between mechanical support and transport functions: driven via plant biomechanics and metabolic scaling (i.e. retaining a constant carbon assimilation rate per unit crown area) (Enquist and Niklas 2002), aims to minimize leaf overlap, and thus maximize photosynthesis (Sack and Holbrook 2006).

h. **SWD** (stem wood density, g cm^{-3} : the oven-dried mass of a section of a terminal branch by its volume) expresses the biomass invested in solid material (e.g. cell wall,

parenchyma) versus void (e.g. lumen of fibres, tracheids, conductive elements), thus directly associated with construction costs it reflects a trade-off between growth and survival potential (Brodribb 2009). High-density wood (compiled by small cells with thick walls and limited intercellular space) offers hydraulic efficiency and resistance to mechanical damage and pathogen attack: thus enhanced lifespan but slower growth (Enquist et al. 1999; Jacobsen et al. 2007; Chave et al. 2009).

3.2.4 FUNCTIONAL TRAITS MEASUREMENTS

Widely accepted field and lab protocols, and quality control procedures were applied (Cornelissen et al. 2003). We randomly selected five, sexually mature, healthy, unshaded individuals from each species within each sampling site (810 unique individuals: on average 90 per species). Approximately 0.5 kg of healthy, terminal branches, from around the crown, were collected from each individual and stored in paper bags. As soon as possible after sampling, three terminal branches per individual, with all their leaves still attached, were placed in water and left in the dark to saturate. After at least 10 hours, the total number of leaves in each branch and its diameter were recorded, so the average $L_A:B_A$ per individual could be calculated. 5 leaves, or 10 needles, from each branch, were selected to capture the variability within individuals. After removing the petiole (and the rachis in *P. lentiscus*), we measured the average L_{Th} , L_L , L_W and saturated weight of the 15 leaves, or compound leaves, or 30 needles per individual, before scanning them to calculate their area (ImageJ, NHI, version 1.47). Furthermore, we recorded the dry weight of the leaves, after oven drying them for 48 hours at 60 °C, to calculate SLA and LDMC. A finely-ground sample of dried leaves per individual (0.1 g) was analysed for the estimation of LNC and LCC, using a LECO elemental analyzer (TruSpec Micro, St. Joseph, USA) according to manufacturer's instructions. An additional finely-ground sample of dried leaves per individual (0.2 g) was microwave-digested in HNO_3/H_2O_2 mixture, and LPC was determined via the colorimetric ascorbic acid method (EPA 1978). Finally, we recorded the volume, utilizing the Euclidean method (i.e. water-replacement), and weight of a branch section per individual, after oven drying it for 48 hours at 60 °C, to calculate SWD.

3.2.5 STATISTICAL ANALYSIS

To establish phenotypic integration we examined the interdependence among the measured functional traits. First we tested for significant, bivariate relationships using Spearman's correlation for every trait pair, and standardized major axis regressions (SMA) in all statistically significant occasions. SMA regression is deemed appropriate since there is no clear dependent or independent variable, but rather an interest in the slope between each pair. Moreover, we performed network analysis (igraph R package, Csardi and Nepusz 2006) to graphically represent the coordination among the measured traits in Mediterranean, thermophilous vegetation. We generated an undirected network with traits as nodes and the significant correlations amongst them as edges. For reproducibility the edge list was sorted from the most powerful correlation to the least. Each trait's position in the correlation network was optimised by the Kamada-Kawai algorithm that attempts to minimize the energy in a spring system (Kamada and Kawai 1989). The algorithm creates a virtual dynamic system in which every two nodes are connected by a "*spring*". In the initial structure the length of each "*spring*" matches the correlation strength between the two traits. Then the algorithm draws the optimal layout by producing symmetrical graphs with relatively small number of edge crossings, such that the position of each trait, relative to the rest, reflects the correlation strengths of the whole network. Community structure among traits was tested via greedy optimization of modularity. Nodes' degree centrality (i.e. number of adjacent edges) was calculated (as an indicator of network's centrality) to identify the most important (i.e. highly-connected) traits in the phenotype. To test whether these trade-offs hold regardless of life history strategy we divided our dataset in four subsets: "*broadleaved evergreen arborescent shrubs*", "*sclerophyllous evergreen arborescent shrubs*", "*seasonal dimorphic chamaephytes*", and "*coniferous trees*" and repeated the analyses for each subset.

Furthermore, traits' covariation in the multidimensional space was estimated via principal components analysis (FactoMineR R package, Lê and Husson 2008), performed on the standardised full dataset with "*species*", "*life history strategy*", and "*site*" as supplementary, categorical variables. Principal components (PCs) with eigenvalues lower than one were disregarded as insignificant, and the cross-correlation matrix between the active, continuous variables (i.e. traits), the supplementary, categorical variables (i.e. "*species*", "*life history strategy*", and "*site*") and the remaining PCs was calculated. The

supplementary variables were not involved in the construction of the PCs, thus their correlation reveals the relative position of each species, life history strategy, and site on the multidimensional plane.

To describe functional diversity we looked for within traits variation. First, we examined each trait's dispersion in the full dataset and among the individuals of each species and life history strategy, and searched for statistically significant differences between the different species and life history strategies, and across sampling sites (Kruskal-Wallis one-way analyses of variance, R Core Team 2017). Furthermore, nested random effects models (lme4 R package, Bates et al. 2015) were fitted in the following syntax: $Trait \sim (1|Genus/Species/Site) + (1|Region/Site)$, to partition each trait's variance among components expressing: variation between genera, species, within-species variability (i.e. variation among individuals of a species within a site), and environmental acclimation (i.e. variation among sites and across regions). All factors were treated as random without interaction term, and all parameters were estimated by the restricted maximum likelihood method. Visual inspection of the residual plots did not reveal any obvious deviations from homoscedasticity or normality, so we proceeded with variance components analysis. Each factor's significance was inferred with parametric bootstrapping. All traits' values (apart from L_{Th} , LPC and LCC) were Box-Cox transformed prior to fitting the models. The proposed model syntax is biologically realistic since it allows individuals to occur across a variety of habitats, and enables us to study variation amongst them, as well as along environmental gradients.

Moreover, we estimated the occupied functional and climatic spaces of the studied species in Greece. For each of the nine species we constructed a 9-dimensional, functional hypervolume from its measured, standardised, trait values, excluding SLA and L_W . Highly correlated dimensions produce degenerated results; to avoid that, from the two trait-pairs with $|r| > 0.7$ in our dataset (SLA – LDMC and L_A – L_W) we chose to exclude the traits exhibiting the lowest degree centrality in the full network. Additionally, we obtained four bioclimatic variables: Tmeanan, Precan, and mean temperature and precipitation of the warmest quarter (Bioclim variables 1, 12, 10 and 18), from the WorldClim database (Fick and Hijmans 2017), at 30 seconds spatial resolution (~ 1 km), for the Greek territory (34.8 - 42 °N and 19.5 - 28.5 °E). We standardised each variable, and extracted climate values for each species-plot combination in our dataset, in order to infer each species' 4-dimensional,

climatic niche in Greece. Seasonal precipitation was included since it is known to control tree growth regardless of annual availability (Fyllas et al. 2017). All hypervolumes were constructed using Gaussian kernel density estimation (hypervolume package, Blonder et al. 2018), with probability quantile 0.95, and Silverman bandwidth estimator. Dimensionality was validated by assessing each variable's contribution to the total hypervolume, as the ratio of the original n-dimensional hypervolume, relative to each of the possible, n^{-1} dimensional hypervolumes produced by removing each variable. The structure of our dataset permits us to employ this non-parametric approach that allows for irregular trait distributions, incorporates the multidimensional nature of the functional and climatic spaces across scales, considers intraspecific variation, and shows sensitivity to gaps in hypervolumes. We estimated species' functional redundancy and climatic niche overlap by calculating Sørensen similarity index (i.e. the intersection of a pair of hypervolumes, by their mean volume) for each species' pair. Finally, we tested the relationship between species' functional and climatic spaces with SMA regression.

3.3 Results

3.3.1 PHENOTYPIC INTEGRATION IN THERMO-MEDITERRANEAN VEGETATION

We detected 29 fundamental bivariate, allometric relationships that define thermo-Mediterranean vegetation regardless of life history strategy (Fig. 5, Appendix 8). SLA scaled negatively with LDMC, L_{Th} and SWD and positively with LNC, LPC, L_A and L_W, while the

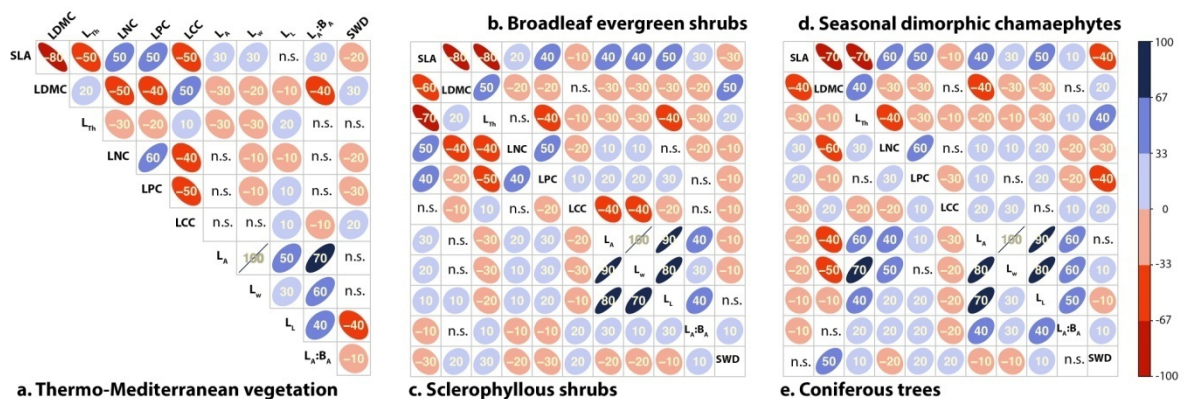


Figure 5: Correlations among 11 functional traits measured in Mediterranean lowland thermophilous vegetation along Greece (a.) for the full dataset and (b. through e.) among alternative life history strategies (note that Spearman correlation coefficients are translated into percentages; n.s., not significant; SLA, $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$: specific leaf area; LDMC, mg g^{-1} : leaf dry matter content; L_{Th}, mm: leaf thickness; LNC, LPC & LCC, mg g^{-1} : leaf nitrogen, phosphorus & carbon concentrations; L_A, cm^2 : leaf area; L_W, cm: leaf width; L_L, cm: leaf length; L_A:B_A, $\text{m}^2 \text{m}^{-2}$: leaf area-basal area ratio; SWD, g cm^{-3} : stem wood density).

reverse was true for LDMC. LNC and LPC covaried, while both scaled negatively with LTh and SWD in most cases. Architectural traits (i.e. LA, LW, LL, and LA:BA) emerged highly interlinked, and negatively associated with LTh (across all life strategies but coniferous trees) and LCC (across all life strategies but seasonal-dimorphic chamaephytes). The graphical representations of traits coordination in Mediterranean, thermophilous vegetation and among the alternative life history strategies revealed integrated phenotypic networks with high edge densities (i.e. proportion of present edges from all possible edges in the network) and low modularities (Fig. 6), suggesting coordinated phenotypic responses.

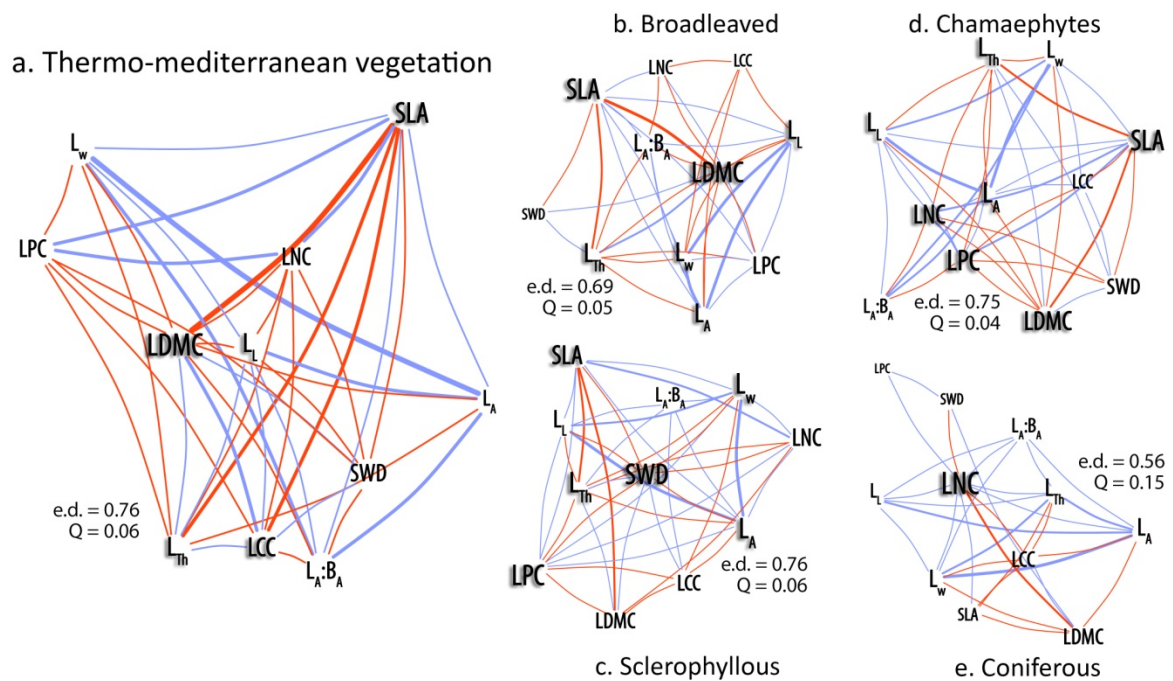


Figure 6: Traits' correlation networks graphically represent in a two-dimensional plane the coordination among the 11 functional traits, measured in Mediterranean lowland thermophilous vegetation along Greece (a.) for the full dataset and (b. through e.) among alternative life history strategies. Traits' position in the networks was optimised by the Kamada-Kawai algorithm to reflect the correlation strengths of the whole network (e.d., edge density: the proportion of present edges from all possible edges in each network; Q, modularity). Blue lines indicate positive correlations and red negative (see also Fig. 5), thin lines are used for $|r| < 0.50$, intermediate when $0.51 < |r| < 0.80$, and thick lines for $|r| > 0.81$. Label size expresses traits' degree centrality (i.e. number of adjacent edges); labels with shadows indicate the most connected (i.e. with more than 8 out of 10 possible significant correlations) traits in each network (SLA, $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$: specific leaf area; LDMC, mg g^{-1} : leaf dry matter content; LTh, mm: leaf thickness; LNC, LPC & LCC, mg g^{-1} : leaf nitrogen, phosphorus & carbon concentrations; LA, cm^2 : leaf area; LW, cm: leaf width; LL, cm: leaf length; LA:BA, $\text{m}^2 \text{m}^{-2}$: leaf area-basal area ratio; SWD, g cm^{-3} : stem wood density).

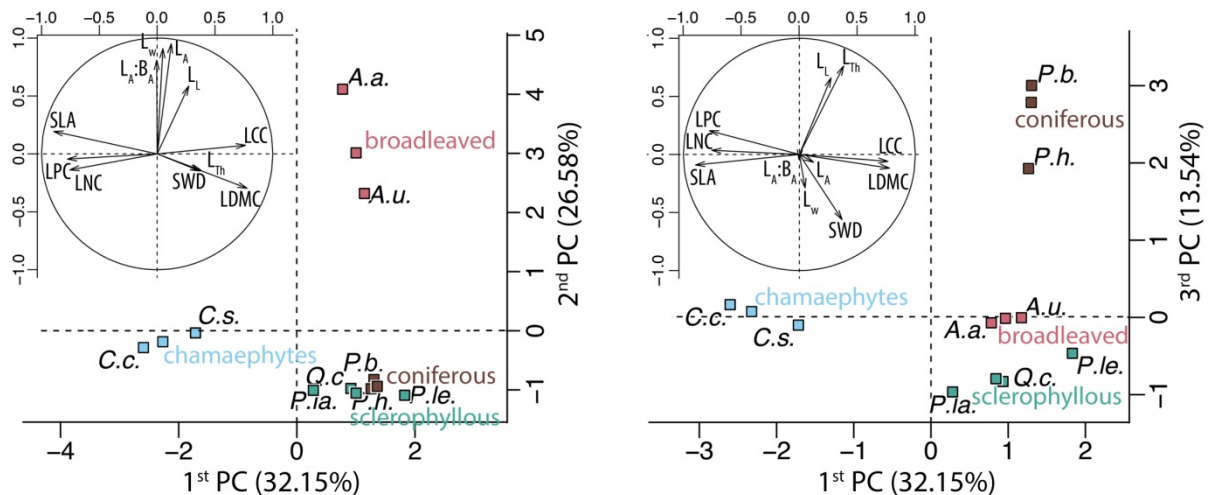


Figure 7: Principal components analysis performed on 11 leaf functional traits measured in Mediterranean, lowland, thermophilous vegetation along Greece, with “species” and “life history strategy” as supplementary, categorical variables (see also Table 2). Colours signify the alternative life histories of the studied species ($n = 810$; PC: principal component; SLA, $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$: specific leaf area; LDMC, mg g^{-1} : leaf dry matter content; L_{Th} , mm: leaf thickness; LNC, LPC & LCC, mg g^{-1} : leaf nitrogen, phosphorus & carbon concentrations; L_A , cm^2 : leaf area; L_w , cm: leaf width; L_L , cm: leaf length; $L_A:B_A$, $\text{m}^2 \text{m}^{-2}$: leaf area-basal area ratio; SWD, g cm^{-3} : stem wood density; A.a.: *Arbutus andrachne*; A.u.: *Arbutus unedo*; C.c.: *Cistus creticus*; C.s.: *Cistus salviifolius*; P.b.: *Pinus brutia*; P.h.: *Pinus halepensis*; P.la.: *Phillyrea latifolia*; P.le.: *Pistacia lentiscus*; Q.c.: *Quercus coccifera*).

When we partitioned the phenotypic covariation structure into distinct components three axes explained 72 % of the total inertia (Fig. 7, Table 2). The first principal component (PC, 32 %), strongly influenced by structural traits (i.e. SLA, LDMC and nutrient concentrations), opposed conservative individuals (with high LDMC, LCC, L_{Th} , and SWD), characterized by a strong positive coordination to the axis, to individuals with larger, lighter and nutrient-richer leaves (with high SLA, LNC and LPC) (i.e. the seasonal-dimorphic *Cistus* chamaephytes in our dataset, from which winter leaves were sampled). The second PC (27 %), highly correlated with architectural traits, discriminated the broadleaved evergreen arborescent *Arbutus* shrubs, against species with alternative leaf strategies (i.e. with smaller or narrower leaves). But these two axes alone did not expose the full picture: the third PC (14 %) was positively driven by L_{Th} and L_L , and negatively by SWD; and along this axis we were able to distinguish among the alternative conservative resource-use strategies, employed by the sclerophyllous evergreen arborescent shrubs and the coniferous trees considered in this study.

Table 2: Description of the first three principal components produced by an analysis performed on 11 functional traits, measured in Mediterranean lowland thermophilous vegetation along Greece, with “species”, “life history strategy”, and “site” as supplementary, categorical variables (see also Fig. 7). For each dimension: the correlation coefficient with each trait (i.e. active, continuous variable; note that only significant correlations are printed); the R^2 of the one-way analysis of variance with the supplementary, categorical variables “species”, “life history strategy”, and “site”; and the hat alpha_i coefficient for each “species” and “life history strategy” category are given (n = 810; *: p < 0.05, **: p < 0.01; ***: p < 0.001; LDMC, mg g⁻¹: leaf dry matter content; LCC, LNC & LPC mg g⁻¹: leaf carbon, nitrogen & phosphorus concentrations; L_{Th}, mm: leaf thickness; SWD, g cm⁻³: stem wood density; L_L, cm: leaf length; L_A, cm²: leaf area; SLA, cm² g⁻¹: specific leaf area; L_w, cm: leaf width; L_A:B_A, m² m⁻²: leaf area-basal area ratio).

Dimension 1 (32%)		Dimension 2 (27%)		Dimension 3 (14%)	
LDMC	0.78***	L_A	0.95***	L_{Th}	0.76***
LCC	0.76***	L_w	0.91***	L_L	0.66***
L_{Th}	0.38***	L_A:B_A	0.81***	LPC	0.20***
SWD	0.37***	L_L	0.59***	SLA	-0.09 **
L_L	0.27***	SLA	0.19***	LDMC	-0.12***
L_A	0.12***	LCC	0.07 *	L_w	-0.29***
LNC	-0.76***	LNC	-0.14***	SWD	-0.56***
LPC	-0.78***	L_{Th}	-0.14***		
SLA	-0.89***	SWD	-0.15***		
		LDMC	-0.30***		
Species:	0.68***		0.79***		0.80***
<i>Pistacia lentiscus</i>	1.47***	<i>Arbutus andrachne</i>	3.95***	<i>Pinus brutia</i>	2.69***
<i>Pinus brutia</i>	0.95***	<i>Arbutus unedo</i>	2.17***	<i>Pinus halepensis</i>	1.63***
<i>Pinus halepensis</i>	0.91 **	<i>Cistus creticus</i>	-0.42 *	<i>Pistacia lentiscus</i>	-0.76 **
<i>Arbutus unedo</i>	0.80***	<i>Pinus brutia</i>	-0.96***	<i>Quercus coccifera</i>	-1.12***
<i>Quercus coccifera</i>	0.57***	<i>Quercus coccifera</i>	-1.11***	<i>Phillyrea latifolia</i>	-1.26***
<i>Arbutus andrachne</i>	0.42***	<i>Phillyrea latifolia</i>	-1.11***		
<i>Cistus salviifolius</i>	-2.07***	<i>Pinus halepensis</i>	-1.12 **		
<i>Cistus creticus</i>	-2.96***	<i>Pistacia lentiscus</i>	-1.22***		
Life History Strategy:	0.63***		0.74***		0.77***
Coniferous trees	1.08***	Broadleaved	2.78***	Coniferous tress	2.27***
Broadleaved	0.78***	Chamaephytes	-0.44 *	Sclerophyllous	-1.31***
Sclerophyllous	0.63***	Coniferous trees	-1.10***		
Chamaephytes	-2.49***	Sclerophyllous	-1.24***		
Site	0.45***		0.30***		0.38***

3.3.2 SOURCES OF PHENOTYPIC VARIATION

In the dataset presented here, with the exception of the rather stable LCC and SWD, measured traits exhibited significant dispersion (Appendix 7). Statistically significant differences among and between the different species and life history strategies, and across

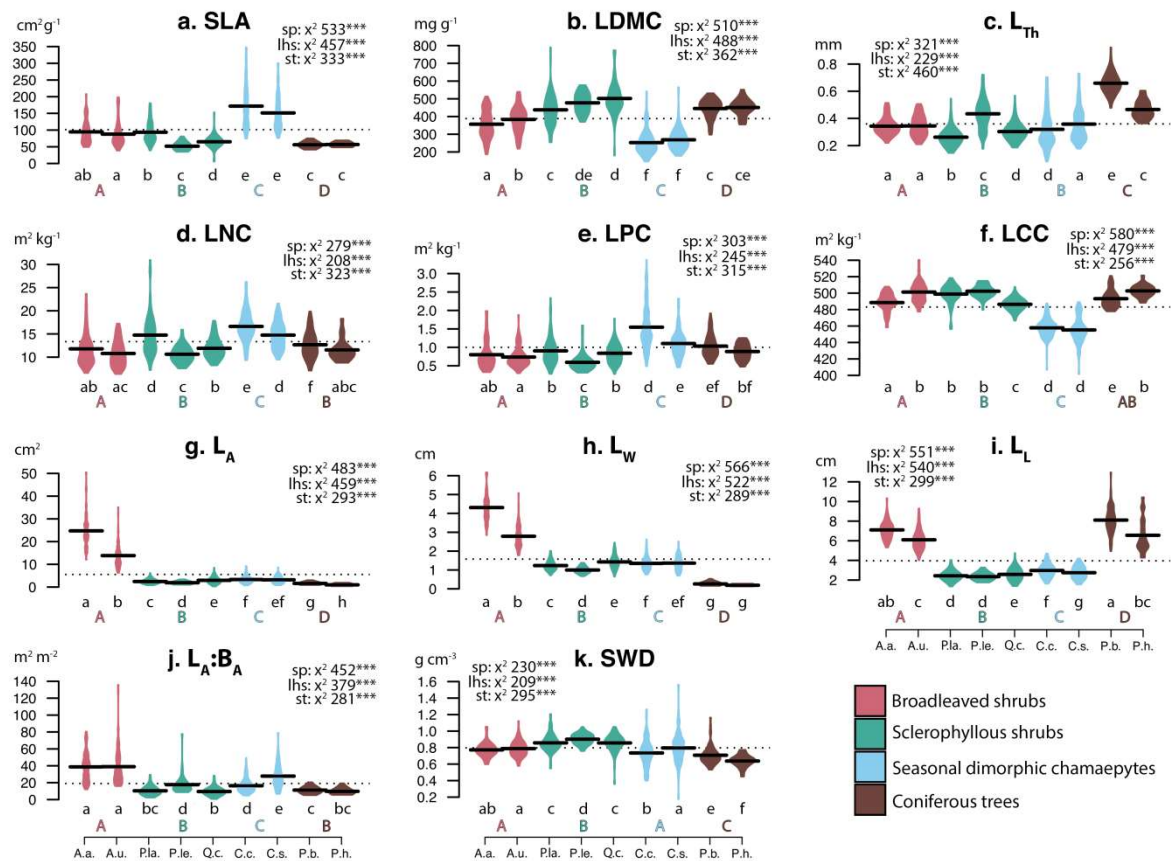


Figure 8: Traits' Kernel distribution density aggregated at the species level for nine dominant thermo-Mediterranean species (see also Appendix 7), along with the results of the Kruskal-Wallis one-way analysis of variance (***: $p < 0.001$) among the different species (sp), life history strategies (lhs), and sampling sites (st, see Fig. 4). Under each trait the results of the Conover's post hoc test for each species (black) and life history strategy (coloured) are given. Black dashes represent the mean ($n = 810$; SLA: specific leaf area; LDMC: leaf dry matter content; L_{Th} : leaf thickness; LNC, LPC & LCC: leaf nitrogen, phosphorus & carbon concentrations; L_A : leaf area; L_W : leaf width; L_L : leaf length; $L_A:BA_A$: leaf area-basal area ratio; SWD: stem wood density; A.a.: *Arbutus andrachne*; A.u.: *Arbutus unedo*; C.c.: *Cistus creticus*; C.s.: *Cistus salviifolius*; P.b.: *Pinus brutia*; P.h.: *Pinus halepensis*; P.la.: *Phillyrea latifolia*; P.le.: *Pistacia lentiscus*; Q.c.: *Quercus coccifera*).

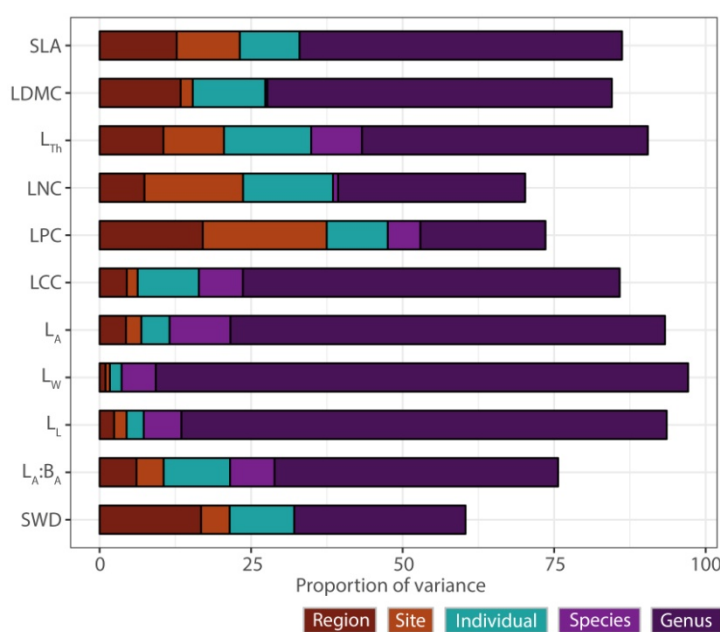


Figure 9: Variance partitioning for each of the 11 functional traits measured in Mediterranean lowland thermophilous vegetation along Greece, across five ecological scales: between genera and species, within-species, among sites, and across regions. Factor significance was inferred with parametric bootstrapping and all factors in all models were highly significant ($p < 0.001$; $n = 810$; SLA, $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$: specific leaf area; LDMC, mg g^{-1} : leaf dry matter content; L_{Th} , mm: leaf thickness; LNC, LPC & LCC, mg g^{-1} : leaf nitrogen, phosphorus & carbon concentrations; L_A , cm^2 : leaf area; L_W , cm: leaf width; L_L , cm: leaf length; $L_A:BA_A$, $\text{m}^2 \text{m}^{-2}$: leaf area-basal area ratio; SWD, g cm^{-3} : stem wood density).

sampling sites were detected for all traits (analyses of variance, Fig. 8 & Table 2). The majority of variance in most foliar traits was attributed to interspecific differences (i.e. “Genus” and “Species” components: L_W 93 %, L_L 86 %, L_A 82 %, LCC 69 %, LDMC 57 %, L_{Th} 56 %, $L_A:BA$ 54 %, SLA 53 %) (Fig. 9). Nevertheless, almost all measured traits displayed considerable within-species (i.e. “Individual” component: up to 15 % for LNC and 14 % for L_{Th}) and environmental (i.e. “Site” and “Region” components: up to 37 % for LPC, and over 20 % for LNC, SLA, L_{Th} and SWD) variation as well. LPC (inter. 26 %, env. 37 %), LNC (inter. 32 %, env. 24 %) and SWD (inter. 28 %, env. 21 %) in particular, emerged almost equally affected by interspecific and environmental pressures.

3.3.3 CLIMATIC NICHE OVERLAP AND FUNCTIONAL DISTINCTIVENESS

For each of the studied species we delineated its 9-dimensional, functional (from its measured traits values) and 4-dimensional, climatic (inferred by mapping occurrence data to climatic data) spaces in Greece (Fig. 10a; Table 3). Sørensen similarity indices were calculated to test whether co-occurring species employ alternative resource-use strategies (Fig. 10b). We found high overlap (more than 60 % in most cases) among the climatic niches

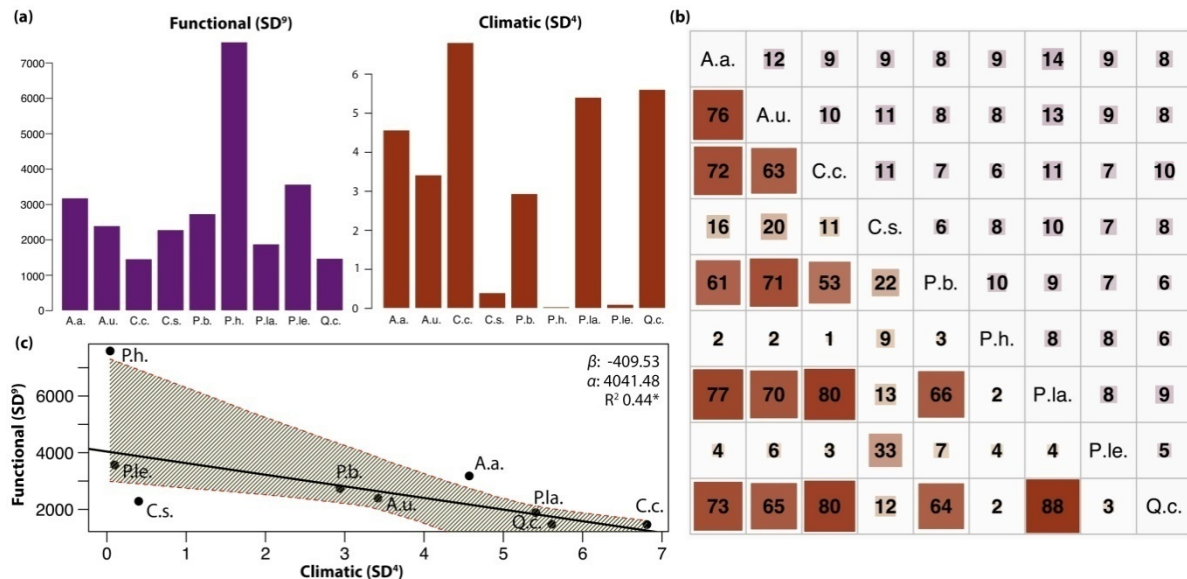


Figure 10.a: Species functional 9-dimensional (constructed by species’ measured, trait values) and climatic 4-dimensional (inferred by mapping species occurrence data to climatic data) hypervolumes’ volumes (in units of standard deviations (SD) to the power of the number of dimensions) (see also Table 3). **b:** Climatic (below the diagonal) and functional (above) hypervolumes’ overlaps for each species’ pair (note that Sørensen similarity index coefficients are translated into percentages). **c:** Species’ functional and climatic hypervolumes fitted with an SMA line. The polygon around the fitted line shows the 95% confidence interval inferred via bootstrapping (*: $p < 0.05$; Spearman r : -0.85, $p > 0.005$) (A.a.: *Arbutus andrachne*; A.u.: *Arbutus unedo*; C.c.: *Cistus creticus*; C.s.: *Cistus salviifolius*; P.b.: *Pinus brutia*; P.h.: *Pinus halepensis*; P.la.: *Phillyrea latifolia*; P.le.: *Pistacia lentiscus*; Q.c.: *Quercus coccifera*).

of the measured species, with the exceptions of *C. salviifolius*, *P. halepensis*, and *P. lentiscus*, which appeared to occupy unique, climatic spaces that they shared in some degree. In contrast, all species, even closely-related ones, emerged functionally distinctive (5-14 % functional overlap among species' pairs). Furthermore, we observed that as a rule, species with smaller climatic niches displayed higher functional diversity (Fig. 10c).

Table 3: Species functional 9-dimensional (constructed by species' measured trait values) and climatic 4-dimensional (inferred by mapping species occurrence data to climatic data) hypervolumes' volumes (in units of standard deviations (SD) to the power of the number of dimensions), obtained quantile (τ), and variance importance (A.a.: *Arbutus andrachne*; A.u.: *Arbutus unedo*; C.c.: *Cistus creticus*; C.s.: *Cistus salviifolius*; P.b.: *Pinus brutia*; P.h.: *Pinus halepensis*; P.la.: *Phillyrea latifolia*; P.le.: *Pistacia lentiscus*; Q.c.: *Quercus coccifera*; LDMC: leaf dry matter content; L_{Th} : leaf thickness; LNC, LPC & LCC: leaf nitrogen, phosphorus & carbon concentrations; L_A : leaf area; L_L : leaf length; $L_A:BA$: leaf area-basal area ratio; SWD: stem wood density; T_{mean}^{an} : mean annual temperature; T_{mean}^{wq} : mean temperature of the warmest quarter; $Prec^{an}$: annual precipitation; $Prec^{wq}$: precipitation of the warmest quarter).

Hypervolumes		A.a.	A.u.	C.c.	C.s.	P.b.	P.h.	P.la.	P.le.	Q.c.
Functional	volume (SD⁹)	3183	2398	1463	2284	2736	7593	1882	3569	1477
	τ	0.942	0.946	0.933	0.937	0.939	0.947	0.933	0.947	0.934
	Variance Importance									
	LDMC	1.2	1.2	1.0	1.1	1.1	1.5	1.1	1.3	1.0
	L_{Th}	1.3	1.2	1.0	1.2	1.2	1.5	1.1	1.3	1.0
	LNC	1.3	1.2	1.1	1.2	1.2	1.6	1.1	1.3	1.0
	LPC	1.3	1.1	1.0	1.1	1.2	1.7	1.1	1.3	1.0
	LCC	1.3	1.2	1.1	1.1	1.2	1.7	1.1	1.3	1.0
	L_A	1.2	1.1	1.0	1.1	1.2	1.5	1.1	1.3	1.0
	L_L	1.3	1.1	1.0	1.1	1.2	1.5	1.1	1.3	0.9
$L_A:BA$	1.3	1.2	1.0	1.2	1.2	1.5	1.2	1.2	1.0	
SWD	1.2	1.2	1.1	1.2	1.1	1.6	1.1	1.3	1.0	
Climatic	volume (SD⁴)	4.57	3.42	6.81	0.40	2.94	0.04	5.41	0.10	5.61
	τ	0.948	0.950	0.946	0.948	0.9465	0.947	0.947	0.948	0.948
	Variance Importance									
	T_{mean}^{an}	1.1	1.0	1.2	0.5	1.0	0.5	1.2	0.5	1.2
	T_{mean}^{wq}	0.8	0.8	1.1	0.5	1.0	0.2	1.1	0.4	1.1
	$Prec^{an}$	2.0	2.1	2.0	1.3	1.6	0.3	1.9	1.1	2.0
$Prec^{wq}$	1.0	0.9	1.0	0.4	0.8	0.7	0.9	0.2	0.9	

3.4 Discussion

3.4.1 PLANT ECONOMICS DICTATE FOR PHENOTYPIC INTEGRATION IN THERMO-MEDITERRANEAN VEGETATION

In this study we found a highly integrated (i.e. edge density 76%) phenotypic trait-network in thermo-Mediterranean vegetation (Fig. 6a) describing alternative resource-use strategies coexisting along Greece (Figs 7 & 10b). The studied traits emerged intercorrelated (Fig. 5a, Appendix 8a) revealing a coordinated trait space of plant form and function (Fig. 6a). We report fundamental phenotypic integration patterns that extend beyond the traits traditionally considered in the LES, shaping thermo-Mediterranean species regardless of growth form and leaf habit (Figs 6b-e & 5b-e, Appendix 8b-e). Mediterranean conditions dictate for integrated plant evolution in tissue construction in order to cope with increased needs for summer transpiration and cavitation risk and balance between mechanical-support, water-conductance, and storage (Vilagrosa et al. 2012; Lopez-Iglesias et al. 2014). Our results compliment recent studies conducted in rangelands of southern France (Pérez-Ramos et al. 2012) and forests and shrublands of southern Spain (de la Riva et al. 2016) affirming the existence of an integrated, whole-plant survival strategy in Mediterranean vegetation. Functional integration could be proven pivotal in tying phenotypic variation with environmental tolerance and ecosystem function.

These relationships expose a resource-allocation trade-off, from fast-growing, acquisitive tissues with higher nutrient concentrations, to thick and sturdy leaves and stems providing hydraulic efficiency (Fig. 7, Table 2). Díaz et al. (2016), at the species level (based on 2,214 species), and Bruelheide et al. (2018), at the community level (based on 1.1 million plots), report the same global functional continua, suggesting that species-level trade-offs constrain community assembly despite the fact that species with opposing trait values can coexist within the same community (Bruelheide et al. 2018). Niche complementarity and environmental filtering are defined by local interactions at the individual level and sessile organisms have been found to modify their traits in response to the activity of their closest neighbours (Miller et al. 2007).

3.4.2 A SPECTRUM OF ALTERNATIVE RESOURCE-USE STRATEGIES

An individual's position in this functional space was determined by its morphology and function. The studied species employ alternative, integrated survival strategies (Figs 7 & 8,

Table 2). The resource-acquisitive strategy (i.e. high SLA and nutrient concentrations, and low LCC, LDMC, and SWD) was employed by seasonal-dimorphic chamaephytes during the favourable months (i.e. autumn to spring). But high use of resources (carbon, nutrients, and water) that leads to rapid acquisition and growth is not a competitive strategy during the limiting period (i.e. summer) (Grime 2006). Seasonal dimorphism is an adaptation to summer drought that produces seasonal different phenotypes from the same individual. Indeed, both studied *Cistus* species undergo extensive foliage replacement in order to survive drought before the dry and hot summer. Alternatively, resource conservation enhances survival by allowing plants to avoid or tolerate harsh conditions while at the same time control resource-availability to levels competitors cannot endure (Vilagrosa et al. 2012). We noticed that individuals forming thick (with high LDMC), needle-shaped leaves to avoid dehydration also composed conductive stems (i.e. low SWD), which can increase water uptake. Mediterranean pines reduce drastically water-loss by stomatal closure, and cease growth during drought, but maintain the ability to recover fast when conditions become favourable (Borghetti et al. 1998; Martinez-Ferri et al. 2000). On the other hand, evergreen arborescent shrubs were located towards the conservative extreme of the resource-allocation spectrum by showing high stem wood density, leading to expensive stem construction costs, but at the same time high hydraulic efficiency. Reduced water supply to the leaves induces lower photosynthetic and hence growth rates, yet higher tolerance to drought and thus survival rates (Grime 2006; Chave et al. 2009). Sclerophyllous evergreen arborescent shrubs carry long-lived, tough, fibrous leaves characterized by efficient resource conservation, with low SLA, LNC, and LPC and high LDMC, and LCC (i.e. the sclerophylly syndrome). This suite of correlated traits describes a survival strategy adapted to minimize nutrient loss and increase competitive ability in dry and unproductive habitats by favouring resource allocation to storage and defences (Wright et al. 2004; Grime 2006; Pérez-Ramos et al. 2012). Broadleaved evergreen arborescent shrubs managed to maintain larger photosynthetic area (higher L_A , L_W , L_L and $L_A:B_A$) by forming more conductive stems (lower SWD) than sclerophyllous species.

3.4.3 ECOLOGICAL AND EVOLUTIONARY DRIVERS OF FUNCTIONAL TRAIT VARIATION

Phenotypic variation is created by traits' variability in response to a range of ecological and evolutionary mechanisms, and can have genetic and environmental sources since most

traits exhibit intermediate heritability (Bolnick et al. 2011). However, different mechanisms act at different scales so by partitioning a trait's total variance we can estimate the relative effect sizes of different drivers of phenotypic variation (Messier et al. 2017b). Most variation was observed at the "*Genus*" and "*Species*" levels for many of the studied foliar traits, especially the leaf size traits (L_W : 93 %, L_L : 86 %, and L_A : 82 %), indicating that an individual's phenotype is predominantly driven by species evolutionary histories and taxonomy (Fig. 9). Plant optimisation models postulate that organ-level traits will vary mostly at the interspecific level as opposed to whole-plant traits that display higher intraspecific variation attributed to genetic drivers (i.e. genetic drift, mutations, gene flow, natural selection) and local environmental factors (Siefert et al. 2015). Despite the fact that we only studied organ-level traits, we still found that for all traits a non-negligible amount of variation was attributed to differences among conspecific individuals (up to 15 % for LNC) and sampling sites (up to 37 % for LPC). Phenotypic plasticity (i.e. facultative character displacement) allows a given genotype to produce different phenotypes in response to local environmental conditions and enables populations to persist under new, even sub-optimal, conditions thus allowing time for new genetic variation to arise, so natural selection can increase the fit to these conditions (Pigliucci 2005). High phenotypic plasticity facilitates coexistence and resource partitioning (Clark 2010), particularly for species demonstrating highly overlapping resource-use patterns (Ashton et al. 2010).

Given that each species has a considerable, but (genetically constrained and thus) finite, degree of variability in its phenotypic expression, environmental filters acting on trait values determine species' survival strategies and distributions in nature. The studied species shared highly overlapping climatic niches and demonstrated high functional distinctiveness supporting our second hypothesis for character-displacement (Fig. 10b). This functional distinctiveness suggests that a species establishment in a locality depends on the extent that it can shift its trait values. Niche differentiation among coexisting species averts competitive exclusion by promoting complementary use of limiting resources (Pacala and Tilman 1994; Gross et al. 2007; de la Riva et al. 2017). We observed a pattern whereas species with broader climatic niches (and thus potential distribution) displayed smaller functional spaces, while higher phenotypic variability was manifested by species restricted in narrower climatic niches (Fig. 10c). Environmental severity has been found to stimulate functional dissimilarity (Maire et al. 2012; Ratcliffe et al. 2016) which can benefit co-occurring species under high

recourse-competition conditions by reducing interspecific competition, thus promoting long-term species coexistence (Clark 2010). Studying Mediterranean woody communities established along a drought gradient de la Riva et al. (2018) reported larger leaf functional spaces on drier habitats, supporting growth forms with alternative resource-uptake and drought-survival strategies (e.g. evergreen and seasonal-dimorphic shrubs), as opposed to wetter communities that exhibited higher species-similarity.

In this paper we present a large, systematic record of 11 plant functional traits (Fig. 8, Appendix 7). The studied traits collectively formed a spectrum of viable phenotypic expressions; however, according to alternative designs hypothesis, different trait combinations can produce equivalent fitness in a given set of environmental conditions, and allow the co-occurrence of functionally distinctive species (Gross et al. 2013; Le Bagousse-Pinguet et al. 2017). We worked across a regional scale, covering large spatial extent and environmental heterogeneity, to provide our database with appropriate ecological breadth (Fig. 4, Appendix 6). We considered intraspecific variation among mature leaves in the same phenological stage along temperature and moisture gradients, and found it to translate to alternative, coexisting resource-use strategies among the studied co-occurring species. Our analysis demonstrates the adaptive effect of intraspecific variation on the observed trait space and we concur with other scholars that it contributes significantly to total trait variation, even if it generally concedes to interspecific (Jung et al. 2014; Siefert et al. 2015). Considering traits as mean values per species disregards the evolutionary history of a species, i.e. its ability to utilise resources and endure others (Ashton et al. 2010), and ultimately misrepresents the degree of niche and trait overlap between species (Hoffmann and Merilä 1999).

3.5 Conclusions

Plant functional traits directly or indirectly involved in the resource acquisition-conservation trade-off emerged integrated into a phenotypic network in thermo-Mediterranean vegetation regardless of life history strategy (Fig. 6). Our results support our first hypothesis and concur with empirical evidence from a variety of systems reporting tight phenotypic integration patterns for the regulation of water-flux (e.g. Méndez-Alonzo et al. 2012; Lopez-Iglesias et al. 2014). Carbon economics imply that the net carbon gain of an organism over its lifetime must be greater than its investment, thus it is physically

impossible to maximize both durability and productivity. We report a spectrum of alternative, coexisting strategies for resource exploitation in thermo-Mediterranean vegetation (Figs 7 & 8), driven by natural selection within the limits of biophysical constraints posed by species life-histories, and we emphasise the influence of environmental drivers on functional traits' variation at local (leaf nutrient concentrations) and regional scales (SLA, L_{Th} , SWD) (Fig. 9). Our results suggest that functional variability among coexisting individuals defines species' climatic niches within the trait-spectrum permitted by Mediterranean conditions (Fig. 10). Our study highlights the role of phenotypic diversity in facilitating functionally distinctive species to succeed complementary along Greece. We believe that consideration of intraspecific variability has the potential to expand our understanding of the evolutionary importance of traits.

4. Adaptive flammability syndromes in thermo-Mediterranean vegetation, captured by alternative resource-use strategies

Michelaki C^a, Fyllas NM^a, Galanidis A^a, Aloupi M^b, Evangelou E^c, Arianoutsou M^d,
Dimitrakopoulos PG^a (2020) *Sci Total Environ* 718C.
doi: 10.1016/j.scitotenv.2020.137437

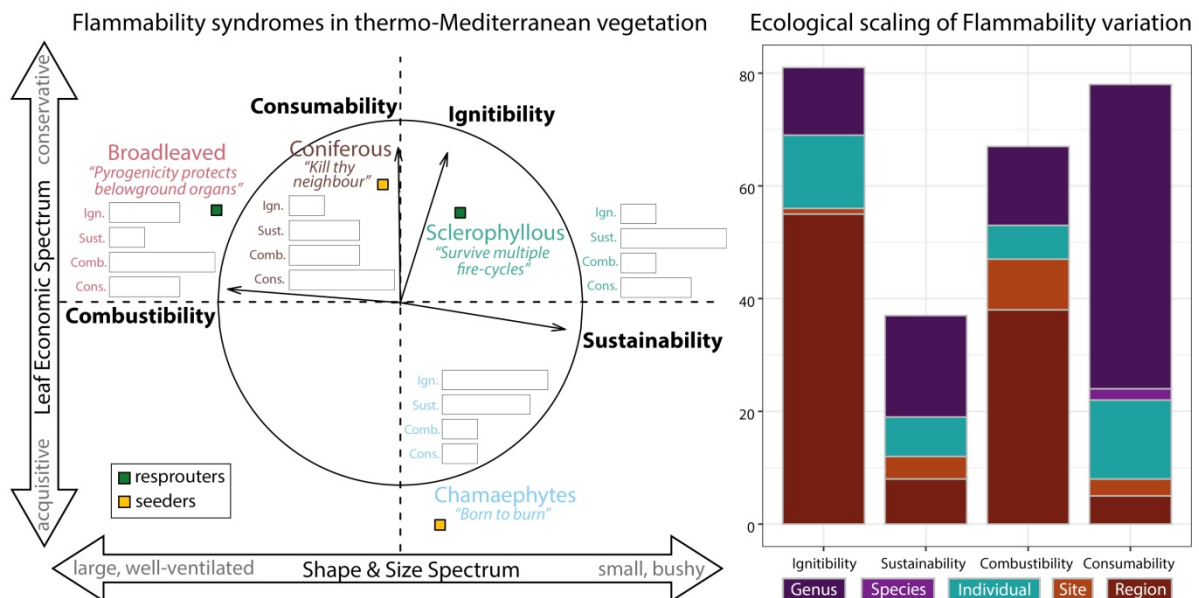


Figure 11: Graphical abstract

HIGHLIGHTS

- Leaf traits define global resource allocation trade-offs and influence flammability
- Quest for relations among flammability attributes and links with plant economics
- revealed a 2-dimensional flammability spectrum driven by resource-use strategies
- Size controls heat release rate, and leaf economics ignitibility and combustibility
- Alternative flammability syndromes offer equivalent fitness under recurrent fires.

KEYWORDS

adaptive strategies; fire regime; flammability; leaf functional traits; seeders; resprouters

^a Biodiversity Conservation Laboratory, Department of Environment, University of the Aegean, Greece

^b Water and Air Quality Laboratory, Department of Environment, University of the Aegean, Greece

^c Institute of Industrial and Forage Crops, Larisa, Greece

^d Department of Ecology and Systematics, Faculty of Biology, National and Kapodistrian University of Athens, Greece

Abstract

Fire affects and is affected by leaf functional traits indicative of resource allocation trade-offs. Global change drivers constrain both the resource-use strategies and flammability of coexisting species. However, small attention has been given in identifying links among flammability and plant economics. Ambiguity comes from the fact that flammability is a multidimensional trait. Different flammability attributes (i.e. ignitibility, sustainability, combustibility and consumability) have been used to classify species, but no widely-accepted relationships exist between attributes. We hypothesised that flammability is a spectrum (defined by its four attributes) and the alternative flammability syndromes of coexisting species can be captured by their resource-use strategies. Furthermore, we argue that flammability syndromes are adaptive strategies that ensure persistence in the post-fire community. We conducted a large-scale study to estimate all flammability attributes on leaves from nine, dominant, thermo-Mediterranean species with alternative resource-use and fire-response strategies across a wide environmental and geographic gradient. We assessed the interdependence amongst attributes, and their variation across ecological scales (genus, species, individual, site and region). Furthermore, we collected 10 leaf functional traits, conducted a soil study and extracted long-term climatological data to quantify their effect on flammability attributes. We found that leaf flammability in thermo-Mediterranean vegetation is a continuous two-dimensional spectrum. The first dimension, driven by leaf shape and size, represents heat release rate (combustibility vs. sustainability), while the second, controlled by leaf economics, presents ignition delay and total heat release (i.e. consumability). Alternative flammability syndromes can increase fitness in fire-prone communities by offering qualitative differences in survival or reproduction. Trade-offs and constraints that control the distribution of resource-use strategies across environmental gradients appeared to drive leaf flammability syndromes as well. Tying the flammability spectrum with resource allocation trade-offs on a global scale can help us predict future ecosystem properties and fire regimes and illustrate evolutionary constraints on flammability.

4.1. Introduction

In Mediterranean climate ecosystems wildfires occur naturally at least since the late Quaternary (Carrión et al. 2003) and plants have developed adaptive mechanisms to cope with them (Pausas and Verdú 2005; Clarke et al. 2013). Fire disturbance has been found to play an important role in determining species' distributions and vegetation dynamics across landscapes (Bond et al. 2005; Bond and Scott 2010). By acting as a selective force on plants, fire directly eliminates the most vulnerable individuals in a community and alters environmental conditions, thus promoting (or excluding) specific physiological and morphological functional traits. Structural and chemical leaf traits define how plants acquire and use resources and through their interactions they influence ecosystems properties (Reich et al. 1997; Lavorel and Garnier 2002; Wright et al. 2004; Díaz et al. 2016). At the same time they determine the amount of energy needed to start the fire reaction and the available fuel area that will interact with the atmospheric oxygen. As such they influence plant flammability (i.e. the ease of plant biomass to burn) and through that fire probability and behaviour (Cornwell et al. 2015; Zylstra et al. 2016). Global change drivers (e.g. greenhouse gas concentrations, climate change, habitat fragmentation, biological invasions) have been found to affect the assembly of communities and their flammability throughout geological time (Bond and Scott 2010; He et al. 2011). Vegetation shifts can alter the flammability of communities and in return result to fire regime changes (i.e. pattern, frequency, and intensity of fire) that can feedback to determine ecosystems' composition and processes (Belcher et al. 2010; Bond and Scott 2010; Koutsias et al. 2012). Despite the rich bibliography on the origin and evolution of flammability and its role shaping the biota of our planet (e.g. Belcher et al. 2010; Bond and Scott 2010; Gagnon et al. 2010; He et al. 2011; Pausas et al. 2012) little is known about how it varies along the spectrum of resource-use strategies employed by plant species.

Resource-use strategies define plants' competitive ability and thus their successful establishment in a community (Reich et al. 2003; Grime 2006). Plant species allocate their available resources between the functions of growth, survival and reproduction (Grime 2006). Global covariation patterns among specific leaf functional traits (e.g. SLA, LDMC, L_A), measured across spatial and taxonomic scales, define fundamental resource-allocation trade-offs (i.e. economics spectra) that are used to classify species according to their fitness and predict their responses to disturbances and future distributions (Reich et al. 2003;

Wright et al. 2004; Grime 2006; Díaz et al. 2016). There is a perceived dichotomy on how species respond to disturbances and fire research is often restricted into examining differences amongst them. Resprouters depend on the survival of root crown and other underground organs for their continued presence in the post-fire community, while obligate seeders rely on (soil or canopy-stored) seed banks for the establishment of a future generation (cohort) of individuals (Pausas et al. 2004; Paula and Pausas 2008; Vallejo et al. 2012). In nature, resource-use and fire-response strategies vary continuously within and between species, and across communities (Hodgkinson 1998; Casals et al. 2018; Michelaki et al. 2019) depending on disturbance frequency and severity, and site productivity (Bellingham and Sparrow 2000; Pausas 2001; Lavorel and Garnier 2002; Clarke et al. 2013).

Evidence of covariation among functional traits indicative of economic resource allocation trade-offs and these two fire-response strategies have been gathering from around the world (e.g. Scarff and Westoby 2006; Saura-Mas and Lloret 2007; Saura-Mas et al. 2010). In general, resprouting species have been found to follow conservative strategies, allocating more resources to storage tissues, thus being longer-lived and slower-maturing (Verdú 2000; Pausas et al. 2004; Grime 2006; Saura-Mas and Lloret 2007). In the Mediterranean Basin, many resprouting species (e.g., *Quercus coccifera*, *Pistacia lentiscus*) are also more drought-tolerant due to later stomata closure and higher carbon assimilation at lower water potentials than drought-avoiding seeding taxa (such as *Pinus* and *Cistus*) (Pausas et al. 2004; Saura-Mas and Lloret 2007). However, the patterns of covariation in some cases vary among the different Mediterranean climate ecosystems of the world, thus limiting their predictive power on a global scale (Pausas et al. 2004). Resprouters were present from the Tertiary (pre-Pliocene), before the establishment of the typical Mediterranean climate in the Quaternary (post-Pliocene) when most of the seeding taxa evolved (Suc 1984; Verdú 2000; Pausas and Verdú 2005). The different biogeographical origins of coexisting Mediterranean species constrain both their functional role and flammability in a community (Belcher et al. 2010; Bond and Scott 2010; He et al. 2011; Díaz et al. 2016).

Leaf flammability is a complex, multidimensional plant trait, difficult to define scientifically, that is described through four attributes: a. ignitibility indicates how fast leaves combust when exposed to a heat source; b. sustainability determines the amount of time the combustion lasts and contributes to the larger fire as a heat source for nearby

biomass; c. combustibility demonstrates how well leaves burn and correlates with the rate of fire spread; d. consumability represents the proportion of consumed leaf biomass and correlates with the energy released as heat during burning (Anderson 1970; Martin et al. 1994). Plant species are known to differ significantly in their flammability attributes even within climatic zones and vegetation types (e.g. Scarff and Westoby 2006; Simpson et al. 2016). Larger leaves have been found to be more combustible (Scarff and Westoby 2006; Magalhães and Schwilk 2012; van Altena et al. 2012; Cornwell et al. 2015) and lower SLA, indicative of conservative resource-use strategies, has been associated with reduced ignitability, but higher consumability (van Altena et al. 2012; Murray et al. 2013; Grootemaat et al. 2015). Seeders have been characterised as fire-prone and associated with fast ignition (Saura-Mas et al. 2010), but leaves from resprouters have been described more combustible and consumable (Scarff and Westoby 2006). Moreover, non-additive effects have been discovered driven by the most flammable, in terms of sustainability, combustibility and consumability, species in a community regardless of the proportion of biomass that they contribute (Magalhães and Schwilk 2012; van Altena et al. 2012).

From the above one is left perplexed as to what high leaf flammability is. Many researchers have studied one or some of the flammability attributes in order to classify species according to their leaf flammability (e.g. Scarff and Westoby 2006; Saura-Mas et al. 2010; Magalhães and Schwilk 2012; van Altena et al. 2012; Grootemaat et al. 2015; Simpson et al. 2016), but few have attempted to identify relationships between flammability attributes and among flammability attributes and leaf functional traits. If both flammability syndromes and resource-use strategies vary within and between species as a function to environmental pressures, then leaf flammability variation could be predicted from a few key leaf traits indicative of economic trade-offs. Identifying a global leaf flammability spectrum that coordinates with the global plant trait spectrum of form and function could improve models predicting future fire regimes and ecosystem processes and allow us to elucidate evolutionary constraints on flammability.

In this paper we employ a new approach that incorporates the complex nature of flammability with plant economics. We hypothesised that: (1) at the individual level leaf flammability is a spectrum defined by its four attributes and the alternative flammability syndromes of coexisting species can be better captured by their resource-use strategies, rather than the dichotomy resprouter versus seeder; (2) since in fire-prone ecosystems

(where fire-disturbance is frequent enough to act as a selective pressure) flammability syndromes define species' fitness (*sensu* Bond and Midgley 1995), they are likely adaptive strategies that ensure persistence in the post-fire community.

This study was designed to tie an individual's leaf flammability to its resource-use strategy and the environmental pressures it is facing. In a previous study we constructed a large, systematic database of 10 leaf functional traits reflecting whole-plant economics (e.g. construction costs, hydraulics, defences, water storage capacity) across a wide environmental and geographic gradient (please see Chapter 3.2.3 Functional traits a. through g.). Here, we further measured all four flammability attributes (i.e. ignitibility, sustainability, combustibility and consumability) on leaves from the same individuals of nine, dominant, lowland, thermo-Mediterranean species with alternative resource-use and fire-response strategies (Table 1). Our sampling design allowed us to identify relationships between leaf flammability syndromes and resource allocation trade-offs. Such relationships could help us predict future vegetation distributions and ecosystem properties, as well as explain and manage past and future fire regimes. Furthermore, we attempted to gain a general ecological understanding of leaf flammability variation by assessing how each flammability attributes' variance is distributed across five, hierarchically structured, taxonomic and spatial scales commonly studied by ecologists: between genera and species (9 species from 6 genera), within-species (810 individuals: on average 90 per species), among sites (65 sites: on average 19 per species, see Fig. 4), and across regions (10 regions, average of 7 sites per region). Identifying which scales hold the majority of total variance for each attribute could act as blueprint for future research efforts that attempt to demonstrate evolutionary changes in flammability.

4.2. Materials and methods

4.2.1 STUDY LOCATION AND SPECIES

Greece is located in the southeaster part of Europe, stretching from 35°000' to 42°000' N and from 19°000' to 28°300' E. Mainly bordered by the Mediterranean Sea the country is characterised by Mediterranean-type climate with mild, wet winters and (often extremely) warm and dry summers (di Castri 1981) during which most fires occur (Tsagari et al. 2011). The lowland vegetation is composed by patches of: open *Pinus halepensis*, *P. brutia* coniferous forests with an evergreen shrub understory (e.g. *Quercus coccifera*, *Phillyrea*

latifolia), Mediterranean evergreen forests (e.g. *Pistacia lentiscus*, *Q. coccifera*, *Arbutus unedo*, *A. andrachne*), dense maquis shrublands (e.g. *Q. coccifera*, *Arbutus sp.*, *P. lentiscus*, *P. latifolia*), and open phrygana shrublands populated by cushion-shaped (often aromatic) chamaephytes (e.g. *Cistus sp.*). We selected nine, dominant species following alternative resource-use (Michelaki et al. 2019) and fire-response strategies (Paula et al. 2009) to study their leaf flammability syndromes across their distributions in Greece (Table 1).

4.2.2 SAMPLING DESIGN

For each species an adequate number of sampling sites was chosen (65 unique sampling sites: on average 19 per species, Fig. 4) in order to cover the widest possible natural range of its variability across Greece (for a detailed description of the sampling design please refer to Chapter 3.2.2 Sampling design). Sampling sites were selected to be satisfactorily uniform (e.g. vegetation composition, aspect, elevation) so that differences amongst them assimilate environmental heterogeneity (Appendix 6). An ideal sampling design would be to locate individuals from each species in every sampling site, but such expectations were unrealistic in a large-scale, non-manipulative study where species segregate to some degree along environmental gradients. The topographic characteristics (i.e. latitude, longitude, elevation, aspect, slope, and heat load) of each sampling site were recorded. Within each sampling site, five, sexually mature, healthy, unshaded individuals were randomly selected from as many of the species of interest as possible (810 unique individuals: on average 90 per species).

From each individual approximately 0.5 kg of healthy, sunlit, fully-mature (but not senescing) leaves from around the canopy was collected (as to capture the variability within them) and stored in paper bags. Leaves were sampled at the beginning of the fire-season which coincides with the spring growing-season (i.e. April to July from 2012 to 2015), as to capture the individuals of each species at a similar phenological stage. Leaves, whether alive or dry (retained on branches or in the litter), are the plant organs that ignite first in a fire and the intensity and character of their burn determine fire spread and damage to nearby tissues (Gill and Moore 1996; Murray et al. 2013; Zhao et al. 2019). As such they largely dictate fire behaviour (Cornwell et al. 2015; Zylstra et al. 2016). While we acknowledge that several other factors affect the fire behaviour of fire-prone communities (e.g. fuel load, continuity, proportions of dead and fine fuel, plant architecture, species composition) the

aim here was to compare the flammability attributes (i.e. ignitability, sustainability, combustibility and consumability) of individuals from different species with alternative strategies growing in a variety of conditions along Greece. For that purpose we judged leaf flammability as an adequate surrogate of plant flammability.

4.2.3 FLAMMABILITY ESTIMATION

Due to the scale of our study (that spanned across years and along Greece) we saw fit to investigate the flammability of dried leaves. Many thermo-Mediterranean species retain dead leaves with low moisture content that ignite first acting as catalyst for the ignition of live fuels (Pausas et al. 2012). In field conditions, as wildfires burn and move through the landscape, heat is transferred through the air via radiation preheating and dehydrating unburned fuels up to their ignition point. By bringing all samples in a baseline moisture level we were able to compare leaf flammability attributes' variability within and between species from a variety of habitats, as well as to identify possible relationships with leaf functional traits and environmental characteristics. To prevent rotting the sampled leaves were oven-dried for 48 hours at 60 °C as soon as possible after collection and subsequently stored in a desiccator jar with silica gel until the flammability estimation.

We placed one gram of oven-dried, but otherwise intact leaves from each individual (as to capture the variability amongst them) in a pile in a ceramic laboratory bowl. Samples composed of small and flat leaves were more densely packed, while large, curvy and spiny leaves provided better ventilated bowls. This allowed us to incorporate flammability differences due to variation in natural packing density and thus oxygen limitation (Scarff and Westoby 2006; Cornwell et al. 2015). The bowl was placed at the centre of a cold muffle furnace (type 1400, Barnstead Thermolyne, Dubuque, USA) that was kept in a well-ventilated room away from drafts. Neither the bowl nor the leaves had any contact with the furnace walls, so that ignition could only result from radiant heat. The furnace was switched on while its door was always kept open as to not limit the oxygen supply and allow observation of the burning process. We started counting the time when the furnace reached 60 °C to ensure that samples received equal amount of heat. Since moisture must be evaporated before ignition, by starting the flammability estimation at the point of sample dehydration we were able to simulate the increasing temperature gradient observed in field conditions. We recorded the time at which the smouldering phase started, the time to

ignition (sec) as an indicator of ignitibility, and the total burning time (sec) from when the first embers appeared till the end of pyrolysis (when all the embers were extinguished) as a proxy of sustainability (Anderson 1970; Gill and Zylstra 2005). When the sample was cooled down and safe to handle its total mass loss was weighted. Combustibility was estimated as the rate of weight loss from the beginning of the smouldering phase till the end of pyrolysis (g sec^{-1}) (Anderson 1970; Gill and Zylstra 2005) and consumability as the proportion of fuel consumed (Martin et al. 1994). Samples were burned in a random order.

4.2.4 FUNCTIONAL TRAITS

For the same individuals additional records of 10 physiological and morphological leaf functional traits (Chapter 3.2.3 Functional traits a. through g.) directly or indirectly associated with resource-economics at organ, individual, and ecosystem scale have been collected (for measurement details please refer to Chapter 3.2.4 Functional traits measurements).

4.2.5 SOIL PROPERTIES

Furthermore, from each sampling site we collected a composite soil sample (from five locations at 30 cm depth). We measured nine basic soil properties known to affect plant functioning and ecosystem dynamics through their influence upon water availability, nutrient cycling and organic matter dynamics (Yassoglou et al. 2017). Particle size distribution was estimated on air-dried, crushed and 2 mm-sieved samples (Bouyoucos 1962). Water holding capacity (WHC %) was determined via the European maximum WHC method (Gardner 1986), organic carbon via the Walkley-Black wet oxidation method (Nelson and Sommers 1982), soil nitrogen concentration (SNC, mg g^{-1}) by Kjeldahl wet-oxidation (Bremner and Mulvaney 1982), and soil phosphorus concentration (SPC, mg g^{-1}) via the colorimetric ascorbic acid method (EPA 1978). Magnesium (Mg) and potassium (K) were extracted with 1N ammonium acetate at neutral pH (Thomas 1982) and their concentrations (SMgC and SKC, both in mg g^{-1}) estimated with Sherwood Scientific Ltd 410 flame photometer (Cambridge, UK). Soil pH and electrical conductivity ($\text{EC } \mu\text{S cm}^{-1}$) were measured in a 1:1 (soil:water) suspension (Smith and Doran 1996).

The selected biophysicochemical characteristics are known to show high spatial variability in Mediterranean soils (Ibanez et al., 1995). WHC is controlled primarily by soil

texture and soil organic matter (SOM %). Texture affects water and nutrients availability as the larger surface area of finer soil fractions binds more moisture and reacts better with nutrients (Weil and Brady 2016). Nitrogen, phosphorus, magnesium and potassium are among the most functionally important nutrients, and their availability and mobility in a given soil are affected by pH and EC (Quesada et al. 2012). These nutrients along with SOM determine the basic structure and function of ecosystems (Kutsch et al. 2010).

4.2.6 CLIMATE DATA

Finally, for each sampling site six bioclimatic variables: mean annual temperature ($T_{\text{mean}}^{\text{an}}$ °C), mean temperature of the warmest quarter ($T_{\text{mean}}^{\text{wq}}$ °C), total annual precipitation (Prec^{an} mm), precipitation of the warmest quarter (Prec^{wq} mm), and temperature (T^{season}) and precipitation ($\text{Prec}^{\text{season}}$) seasonality were obtained from the WorldClim database (i.e. Bioclim variables 1, 10, 12, 18, 4 and 15, Fick and Hijmans 2017) at 30 seconds spatial resolution (i.e. approximately 1 km). Temperature and precipitation and their seasonality influence strongly the fire regime of a region. Low moisture and high temperatures are expected to lead to longer fire seasons in the Mediterranean Basin and favour fire ignition by increasing vegetation dryness (Pausas 2004; Dimitrakopoulos et al. 2011).

4.2.7 STATISTICAL ANALYSIS

To study the variation within each flammability attribute, first we examined its dispersion in the full-dataset and among the individuals of each species and each fire-response strategy (i.e. resprouter or seeder). Then, we checked for statistically significant differences between the different species, fire-response strategies, and across sampling sites (Kruskal-Wallis one-way analyses of variance and Conover's post hoc test, R Core Team 2017).

To examine the interdependence amongst flammability attributes, we searched for significant bivariate relationships with standardized major axis regressions (SMA) for all statistically significant correlated attribute pairs (Spearman's correlation, level of significance 0.05). SMA is a symmetric regression appropriate in our case since we are interested in the slope between each pair, regardless of which variable is assigned to X and Y. Moreover, we applied principal components analysis (PCA, based on the correlation matrix with no rotation procedure, FactoMineR R package, Lê and Husson 2008) to estimate flammability attributes' covariation in the multidimensional space. The analysis was

performed on standardised values with “species”, “fire-response strategy” and “site” as supplementary categorical variables and 10 leaf functional traits, measured on the same individuals, as supplementary continuous variables. We retained only principal components (PCs) with eigenvalues higher than one, and calculated the cross-correlation matrix between the active continuous variables (i.e. flammability attributes), the supplementary categorical (i.e. “species”, “fire-response strategy” and “site”) and continuous (i.e. traits) variables, and the remaining PCs. Since the supplementary variables were not involved in the construction of the PCs, their correlation will reveal the distribution of species, fire-response strategies, and sampling sites on the produced flammability plane, as well as how functional trait syndromes affect flammability syndromes.

Additionally, we implemented partial least squares regression using the SIMPLS algorithm (PLSR, pls R package, Mevik et al. 2016). This is a relative importance analysis that allowed us to estimate the effect of leaf functional traits, edaphic, climatic, and topographic characteristics on leaf flammability attributes variation and to identify the strongest drivers for each attribute. The predictor variables (i.e. leaf functional traits and environmental characteristics) were mapped into a smaller set of orthogonal latent vectors (LVs) and regressed against each flammability attribute. The PLSR algorithm iteratively aims to choose LVs that maximally explain the response variable. For each flammability attribute only predictors with normalised regression coefficients greater than one were retained via backward selection and the optimum number of LVs was estimated with cross-validation before rebuilding each model. Visual inspection of the residual plots did not reveal any obvious deviations from homoscedasticity or normality in any of the accepted models (Zuur et al. 2010). Sand and clay percentages were cosine and sine transformed prior to the analysis to remove circularity, respectively aspect was transformed into two new variables (“Northness” and “Eastness”). This supervised multivariate technique was favoured since it is unaffected by the high multicollinearity among the predictor variables considered in this study.

Lastly, we partitioned leaf flammability variation across five ecological scales with nested random effects models (lme4 R package, Bates et al. 2015). For each flammability attribute a model was fitted in the following syntax: *Flammability attribute* ~ (1|Genus/Species/Site) + (1|Region/Site), to determine the fraction of the total variance explained by each ecological scale independently. Since our dataset represents only a subset of the edaphic and climatic

variability of the Greek terrestrial environment and considers just nine thermo-Mediterranean species all factors were treated as random without interaction term. All variables were Box-Cox transformed and all parameters were estimated by the restricted maximum likelihood method. We did not detect any visually obvious deviations from homoscedasticity or normality, thus we proceeded with variance components analysis (Zuur et al. 2010). Leaf flammability variation is created in response to a range of ecological and evolutionary drivers. Different drivers of variation act at different ecological scales. Our sampling design allows us to largely ascribe the variance at specific ecological scales to particular drivers of leaf flammability variation. By grouping conspecific individuals from distinct environments into the “*Species*” and “*Genus*” scales we can partition the proportion of the total leaf flammability variance driven by genetic differences arising from adaptive evolution or drift. While by grouping populations of different, coexisting species into communities and biomes (i.e. “*Site*” and “*Region*” scales), we can isolate the fraction of the total leaf flammability variance driven by environmental gradients (i.e. climate, soil, topography). Finally, the proportion of intraspecific leaf flammability variation at the “*Individual*” scale reflects developmental instability, age, sexual genetic mixing, and plastic and filtering responses to micro-environmental gradients.

4.3. Results

4.3.1 LEAF FLAMMABILITY SYNDROMES AND RESOURCE ALLOCATION TRADE-OFFS

In this study we estimated the leaf flammability attributes (Fig. 12, Appendix 9) of nine, dominant, thermo-Mediterranean species across Greece (Appendix 6). Ignition time varied from 8.3 to 30.5 minutes (mean 15.1 min, C.V.: coefficient of variation 18 %) and the burning phase was sustained from 3.1 to 14.1 minutes (mean 6.2 min, C.V. 22 %), during which 75.3 to 99.5 % of the leaves were consumed (mean 92.3 %, C.V. 4 %), on a rate of $6 \cdot 10^{-4}$ to $25 \cdot 10^{-4} \text{ g sec}^{-1}$ (mean $15 \cdot 10^{-4} \text{ g sec}^{-1}$, C.V. 17 %). When we segregated species according to their fire-response strategies we observed that leaves from resprouters ignited over a minute later and were consumed almost completely (94 % C.V. 2 % over 90 % C.V. 5 % for seeding species), but small differences were detected in combustibility (resprouters carry slightly more combustible leaves), and no statistically significant differences in sustainability (7 sec) among the leaves of seeding and resprouting species (Fig. 12, Kruskal-Wallis one-way analyses of variance and Conover’s post hoc test). However, significant

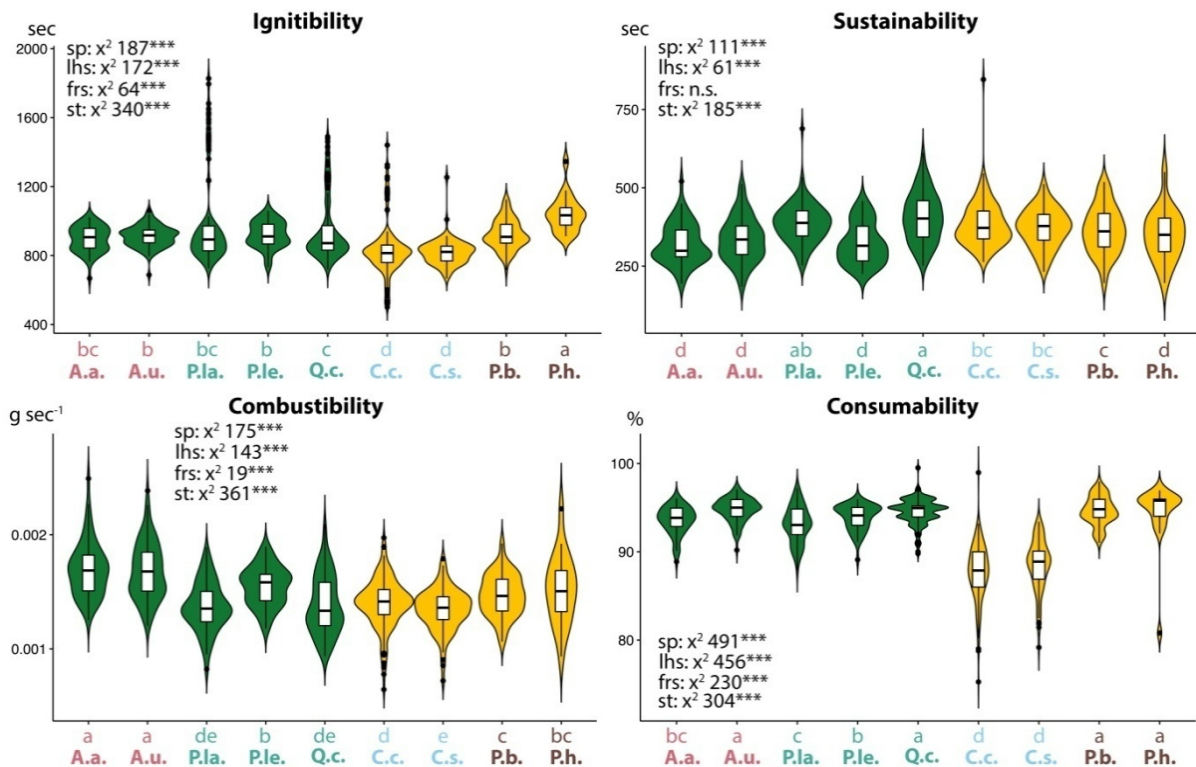


Figure 12: Kernel distribution density for each leaf flammability attribute measured across Greece, aggregated at the species level, for nine dominant thermo-Mediterranean species following alternative resource-use strategies (indicated by different colours) (see also Appendix 9). For each flammability attribute the results of the Kruskal-Wallis one-way analysis of variance (***: $p < 0.001$; n.s., not significant) among the different species (sp), life history strategies (lhs), fire-response strategies (frs: green for resprouters and yellow for seeders), and sampling sites (st, see Fig. 4) are given, along with the results of the Conover's post hoc test for each species in a descending order (from highest to lowest mean values; $n = 810$; A.a.: *Arbutus andrachne*; A.u.: *Arbutus unedo*; C.c.: *Cistus creticus*; C.s.: *Cistus salvifolius*; P.b.: *Pinus brutia*; P.h.: *Pinus halepensis*; P.l.a.: *Phillyrea latifolia*; P.l.e.: *Pistacia lentiscus*; Q.c.: *Quercus coccifera*).

variability was observed for all measured flammability attributes among leaves from species that employ the same fire-response strategy but alternative resource-use strategies and among leaves from individuals growing in different environmental conditions.

In our system some general relationships can be observed among the measured flammability attributes: highly combustible leaves did not sustain fire for long and those that ignited after a longer exposure, were also consumed to a greater extent (Figs 13 & 14). When we partitioned this covariation structure into distinct components two orthogonal axes explained 80 % of the total inertia (Fig. 15, Table 4). The first principal component (PC, 44.6 %) was negatively driven by combustibility and positively by sustainability, and primarily associated with architectural leaf traits (i.e. L_A , L_L , L_W , $L_A:B_A$). This axis opposes individuals with larger leaf area per unit of invested biomass (i.e. the broadleaved evergreen arborescent shrubs in our study) whose leaves emerged highly combustible ($16.4 \cdot 10^{-4} \text{ g sec}^{-1}$

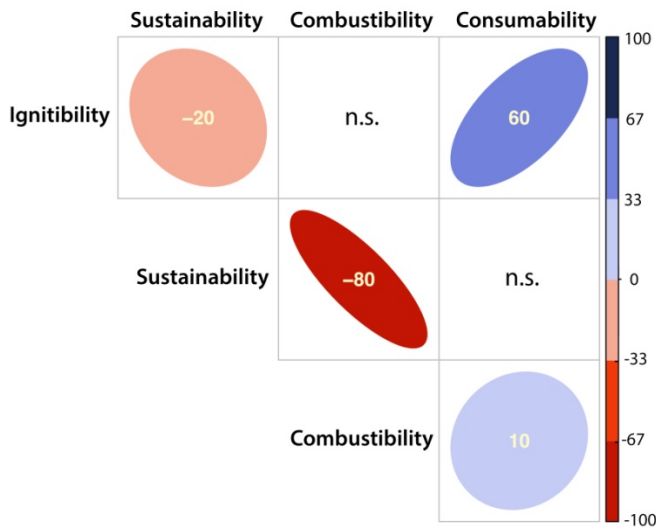
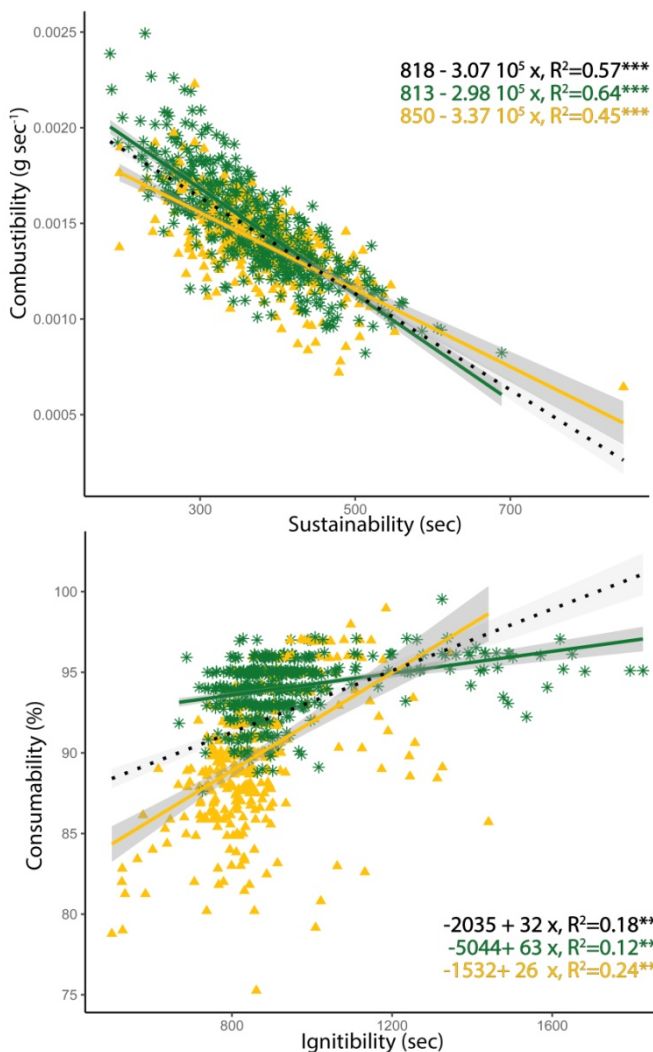


Figure 13: Correlations among the four leaf flammability attributes measured in Mediterranean lowland thermophilous vegetation along Greece (note that Spearman correlation coefficients are translated into percentages; n.s., not significant; $n = 810$).



C.V. 13 %) and extinguished fire fast (after 5.4 min C.V. 21 %), against less combustible (e.g. the sclerophyllous $13.8 \cdot 10^{-4} \text{ g sec}^{-1}$ C.V. 17 %, and chamaephytes shrubs $13.7 \cdot 10^{-4} \text{ g sec}^{-1}$ C.V. 15 %) individuals with bushier canopies composed of smaller leaves that sustained fire longer (over 6 min C.V. 18 %). The second PC (35.6 %) was driven by consumability and ignitability, and associated with structural leaf functional traits (i.e. SLA, LDMC, LCC, LNC, LPC). Acquisitive leaves (with high SLA, LNC and LPC, i.e. from the *Cistus* shrubs in our dataset) ignited 2 minutes faster but were consumed poorly (88 % C.V. 3 %), contrary to conservative, tough leaves (i.e. high LDMC, LCC, and L_{Th} , e.g. pine needles) that displayed higher fire-resistance (e.g. time to ignition for *P. halepensis* needles over 17 min, C.V. 10 %) and consumability (95 % C.V. 3 %). These two dimensions define a spectrum of alternative, coexisting leaf flammability syndromes in thermo-

Figure 14: Significant bivariate relationships (i.e. standardized major axis regressions, $y = \alpha + \beta x$; $***: p < 0.001$) among the four leaf flammability attributes measured in Mediterranean lowland thermophilous vegetation along Greece for the full dataset (black dotted lines; $n = 810$) and among alternative fire-response strategies: green for resprouters ($n = 473$) and yellow for seeders ($n = 337$). Grey polygons depict the 95% confidence intervals inferred via bootstrapping.

Mediterranean vegetation, better captured by species resource-use strategies rather than their fire-response strategies.

To estimate the relative importance of leaf functional traits and environmental characteristics on each flammability attribute we applied PLSR (Fig. 16-lollipop plots, Table 5). Since our aim was to identify significant relationships, rather than to precisely predict each attribute, we were only interested in significant regression

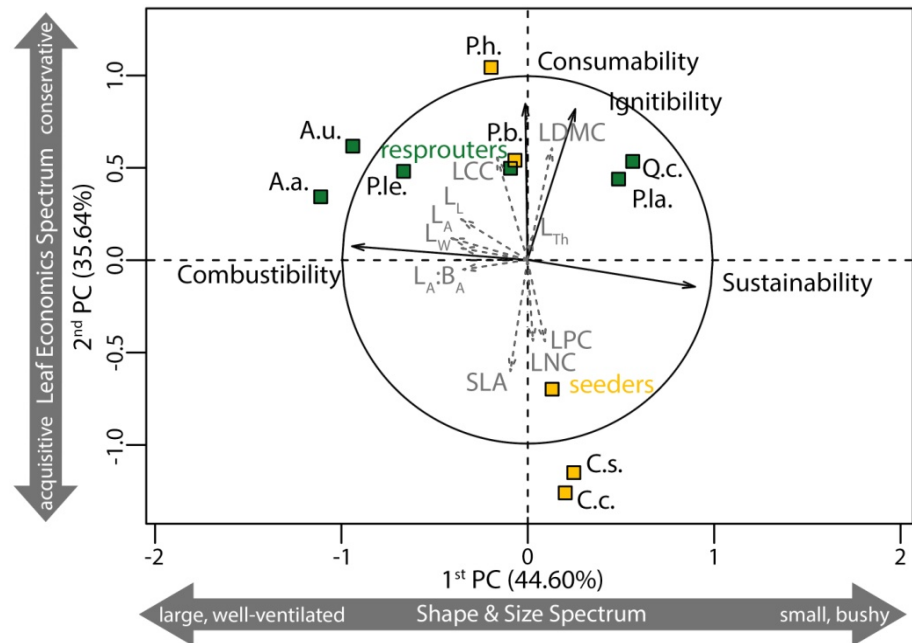


Figure 15: Principal components analysis performed on the four leaf flammability attributes (variables in black) measured in Mediterranean lowland thermophilous vegetation along Greece, with 10 leaf functional traits measured on the same individuals as supplementary, continuous variables (in grey) and “species” and “fire-response strategy” (green for resprouters and yellow for seeders) as supplementary, categorical variables (see also Table 5) ($n = 810$; PC: principal component; SLA, $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$: specific leaf area; LDMC, mg g^{-1} : leaf dry matter content; L_{Th} , mm: leaf thickness; LNC, LPC & LCC, mg g^{-1} : leaf nitrogen, phosphorus & carbon concentrations; L_A , cm^2 : leaf area; L_W , cm: leaf width; L_L , cm: leaf length; $L_A:B_A$, $\text{m}^2 \text{m}^{-2}$: leaf area-basal area ratio; A.a.: *Arbutus andrachne*; A.u.: *Arbutus unedo*; C.c.: *Cistus creticus*; C.s.: *Cistus salviifolius*; P.b.: *Pinus brutia*; P.h.: *Pinus halepensis*; P.la.: *Phillyrea latifolia*; P.le.: *Pistacia lentiscus*; Q.c.: *Quercus coccifera*).

coefficients (i.e. mean change) whose interpretation is unaffected by R^2 values. R^2 captures the high variability (around the mean) observed at the individual scale for each of the measured flammability attributes. Resource-conservative and larger leaves (LCC & L_L 2 % of the explained variance, LDMC 1 %) ignited after longer exposure to heat and smothered fire rapidly (L_L -9 %, SLA -7 %, L_A -5 %, LPC 5 %, $L_A:B_A$ -4 %) whilst being more combustible (L_A 7 %, L_L 6 %, LCC 5%, LDMC, L_{Th} & LNC -4 %) and consumable (LCC 24 %, SLA -18 %, LDMC 16 %, L_L 13 %, LPC -11 %). As we move upwards the altitudinal gradient plants carry less combustible (-8 %) leaves that took longer to ignite (21 %) but once aflame burned hotter (consumability 11 %). North- and east-facing slopes in the North hemisphere catch sun mainly in the morning when the temperature is still lower, thus are generally cooler and wetter. Communities established at northeast-facing slopes carried leaves that took longer to ignite

Table 4: Description of the first two principal components produced by an analysis performed on the four leaf flammability attributes (variables in white rows) measured in Mediterranean lowland thermophilous vegetation along Greece, with 10 leaf functional traits measured on the same individuals as supplementary, continuous variables and “species”, “fire-response strategy” and “site” as supplementary, categorical variables (grey rows) (see also Fig. 15). For each dimension: the correlation coefficient with each flammability attribute (i.e. active continuous variable) and functional trait (i.e. supplementary continuous variable) (note that only significant correlations are printed); the R² of the one-way analysis of variance with the supplementary categorical variables “species”, “fire-response strategy” and “site”; and the hat alpha_i coefficient for each “species” and “fire-response strategy” category are given (green rows for resprouters and yellow for seeders; n = 810; ***, p < 0.001, **, p < 0.01, *, p < 0.05; SLA, cm² g⁻¹: specific leaf area; LDMC, mg g⁻¹: leaf dry matter content; LCC, LNC & LPC, mg g⁻¹: leaf carbon, nitrogen & phosphorus concentrations; L_L, cm: leaf length; L_{Th}, mm: leaf thickness; L_A, cm²: leaf area; L_W, cm: leaf width; L_A:B_A, m² m⁻²: leaf area-basal area ratio).

Dimension 1 (44.60 %)		Dimension 2 (35.64 %)	
Sustainability	0.91***	Consumability	0.85***
Ignitibility	0.26***	Ignitibility	0.82***
Combustibility	-0.95***	Combustibility	0.07 *
		Sustainability	-0.15***
LDMC	0.13***	LDMC	0.61***
LNC	0.09***	LCC	0.56***
SLA	-0.09 **	L _L	0.22***
LCC	-0.16***	L _{Th}	0.12***
L_A:B_A	-0.35***	L _A	0.12***
L_W	-0.36***	LPC	-0.44***
L_L	-0.36***	LNC	-0.44***
L_A	-0.41***	SLA	-0.61***
Species:	0.18***		0.46***
<i>Quercus coccifera</i>	0.73***	<i>Pinus halepensis</i>	0.87***
<i>Phillyrea latifolia</i>	0.65***	<i>Arbutus unedo</i>	0.44***
<i>Cistus creticus</i>	0.37 *	<i>Quercus coccifera</i>	0.36***
<i>Pistacia lentiscus</i>	-0.50***	<i>Pinus brutia</i>	0.36***
<i>Arbutus unedo</i>	-0.77***	<i>Pistacia lentiscus</i>	0.30***
<i>Arbutus andrachne</i>	-0.95***	<i>Phillyrea latifolia</i>	0.26***
		<i>Arbutus andrachne</i>	0.17 *
		<i>Cistus salviifolius</i>	-1.33***
		<i>Cistus creticus</i>	-1.44***
Fire-response strategies:	0.01 *		0.24***
seeders	0.11 *	resprouters	0.60***
resprouters	-0.11 *	seeders	-0.60***
Sampling sites:	0.43***		0.50***

Table 5: Significant Partial Least Squares Regressions' coefficients presenting the effect of leaf functional traits and environmental characteristics on the four leaf flammability attributes measured in Mediterranean lowland thermophilous vegetation along Greece (n = 810; SLA, cm² g⁻¹: specific leaf area; LDMC, mg g⁻¹: leaf dry matter content; L_{Th}, mm: leaf thickness; LNC, LPC & LCC, mg g⁻¹: leaf nitrogen, phosphorus & carbon

concentrations; L_A , cm²: leaf area; L_W , cm: leaf width; L_L , cm: leaf length; $L_A:B_A$, m² m⁻²: leaf area-basal area ratio; aspect was cosine and sine transformed into two new variables: Northness and Eastness; T_{mean}^{an} , °C: mean annual temperature; T_{mean}^{wq} , °C: mean temperature of the warmest quarter; T^{season} , standard deviation*100: temperature seasonality; $Prec^{an}$, mm: total annual precipitation; $Prec^{wq}$, mm: precipitation of the warmest quarter; $Prec^{season}$, coefficient of variation: precipitation seasonality; WHC, %: water holding capacity; sand and clay % were cosine and sine transformed to remove circularity; SOM, %: soil organic matter; SNC, SPC, SKC, SMgC, mg g⁻¹: soil nitrogen, phosphorus, potassium, and magnesium contents; EC, μ S cm⁻¹: electrical conductivity).

Flammability attribute		Ignitibility	Sustainability	Combustibility	Consumability
R²		0.65	0.27	0.51	0.67
Retained latent vectors		14	5	8	2
Predictors		98 %	60 %	71 %	55 %
leaf functional traits	<i>SLA</i>	-	-11	-	-0.86
	<i>LDMC</i>	19	-	-3.40 10 ⁻⁵	0.76
	<i>L_{Th}</i>	-	-	-3.18 10 ⁻⁵	-
	<i>LNC</i>	-	-	-3.15 10 ⁻⁵	-
	<i>LPC</i>	-	9	-	-0.52
	<i>LCC</i>	24	-	3.88 10 ⁻⁵	1.10
	<i>L_A</i>	-	-9	5.87 10 ⁻⁵	-
	<i>L_W</i>	-	-	-	-
	<i>L_L</i>	21	-13	4.84 10 ⁻⁵	0.59
	<i>L_A:B_A</i>	-	-7	-	-
topography	<i>Latitude</i>	-	-	-	-0.30
	<i>Longitude</i>	-	4	6.02 10 ⁻⁵	-
	<i>Elevation</i>	284	-	-6.92 10 ⁻⁵	0.53
	<i>Northness</i>	-	-12	4.06 10 ⁻⁵	-
	<i>Eastness</i>	38	-7	-	-
	<i>Slope</i>	-37	-	-	-
	<i>Heat load</i>	-18	-	-2.05 10 ⁻⁵	-
climate	<i>T_{mean}^{an}</i>	94	-	-	-
	<i>T_{mean}^{wq}</i>	184	-8	-	-
	<i>T^{season}</i>	71	-12	-	-
	<i>Prec^{an}</i>	-30	6	2.89 10 ⁻⁵	-
	<i>Prec^{wq}</i>	-	-	1.05 10 ⁻⁵	-
	<i>Prec^{season}</i>	218	6	-7.34 10 ⁻⁵	-
edaphic characteristics	<i>WHC</i>	24	8	-	-
	<i>sand</i>	-	8	-2.65 10 ⁻⁵	-
	<i>clay</i>	24	6	-	-
	<i>SOM</i>	-25	-	-	-
	<i>SNC</i>	-	9	-4.23 10 ⁻⁵	-
	<i>SPC</i>	-207	-10	7.06 10 ⁻⁵	-
	<i>SKC</i>	-	-	-	-
	<i>SMgC</i>	-	-	-2.69 10 ⁻⁵	-
	<i>pH</i>	-	-8	3.72 10 ⁻⁵	-
	<i>EC</i>	-21	-4	-	-

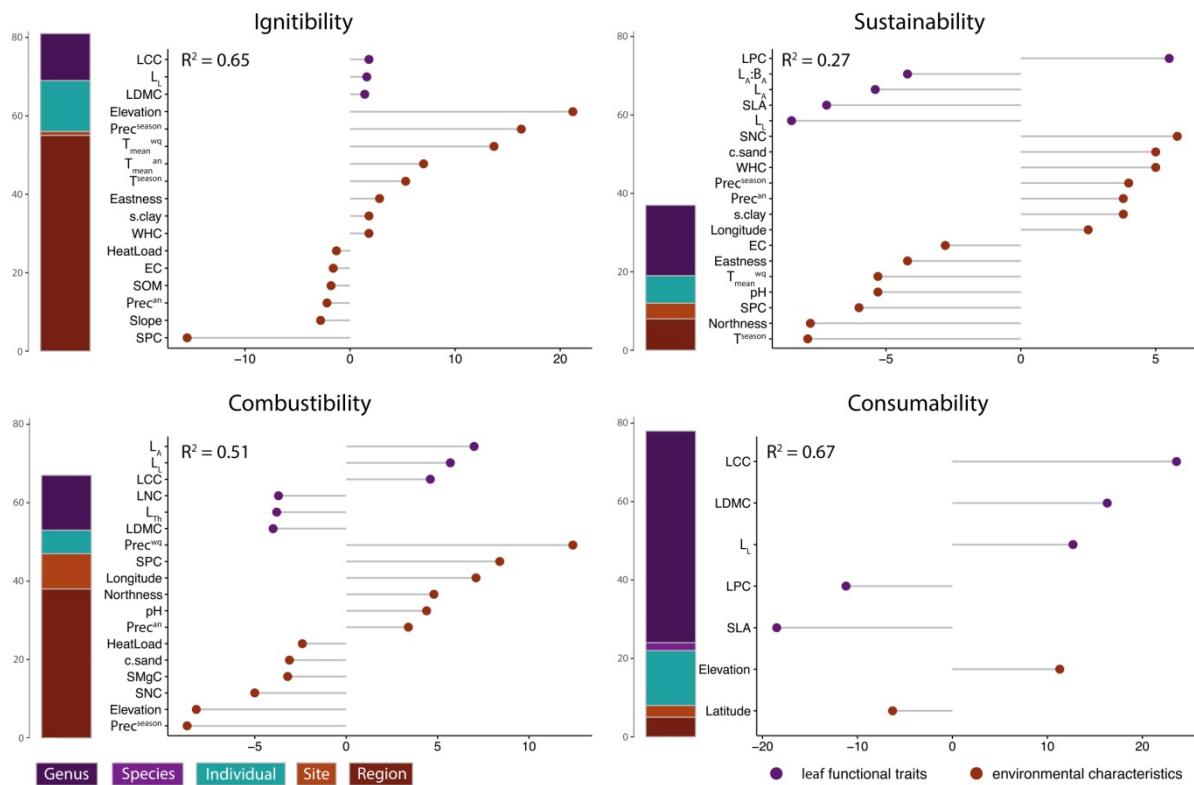


Figure 16-Lollipop plots: Normalised Partial Least Squares Regressions' coefficients presenting the relative importance of leaf functional traits and environmental characteristics on leaf flammability attributes (see also Table 6). Predictors are ranked based upon how strongly each influences the response variable. **Bar plots:** Variance partitioning for each leaf flammability attribute measured in Mediterranean lowland thermophilous vegetation along Greece, across five ecological scales: between genera and species, within-species, among sites, and across regions. Factor significance was inferred with parametric bootstrapping and all factors in all models were highly significant. All axes show % of the explained variance ($n = 810$; SLA, $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$: specific leaf area; LDMC, mg g^{-1} : leaf dry matter content; L_{Th} , mm: leaf thickness; LNC, LPC & LCC, mg g^{-1} : leaf nitrogen, phosphorus & carbon concentrations; L_A , cm^2 : leaf area; L_L , cm: leaf length; $L_A:B_A$, $\text{m}^2 \text{m}^{-2}$: leaf area-basal area ratio; aspect was cosine and sine transformed into two new variables: Northness and Eastness; HL: Heat Load; $T_{\text{mean}}^{\text{an}}$, $^{\circ}\text{C}$: mean annual temperature; $T_{\text{mean}}^{\text{wq}}$, $^{\circ}\text{C}$: mean temperature of the warmest quarter; T^{season} , standard deviation*100: temperature seasonality; Prec^{an} , mm: total annual precipitation; Prec^{wq} , mm: precipitation of the warmest quarter; $\text{Prec}^{\text{season}}$, coefficient of variation: precipitation seasonality; WHC, %: water holding capacity; SOM, %: soil organic matter; sand and clay % were cosine and sine transformed to remove circularity; SNC, SPC, SMgC, mg g^{-1} : soil nitrogen, phosphorus and magnesium contents; EC, $\mu\text{S cm}^{-1}$: electrical conductivity).

(eastness 3 %, heat load -1 %) but were more combustible (northness 5 %, heat load -2 %) and smother fire fast (northness -8 %, eastness -4 %). In nutrient-rich soils plants supported leaves that ignited (SPC -15 %, SOM & EC -2 %) and exhausted fire fast (sustainability SPC -6 %, pH -5 %, sand 5 %, EC -3 %, combustibility SNC -5 %, SMgC & sand -3 %). Plants acclimated to drier summers carried leaves that resisted ignition for longer ($\text{Prec}^{\text{season}}$ 16 %), but once aflame were less combustible (Prec^{wq} 12 %, $\text{Prec}^{\text{season}}$ -9 %, Prec^{an}

3%) and burned for longer ($Prec^{an}$ & $Prec^{season}$ 4 %). Finally, leaves from individuals adapted to higher (annual and especially summer) temperatures took longer to ignite (T_{mean}^{wq} 14 %, T_{mean}^{an} 7 %, T^{season} 5 %) and extinguished fire faster (T^{season} -8 %, T_{mean}^{wq} -5 %).

4.3.2 LEAF FLAMMABILITY VARIATION ACROSS ECOLOGICAL SCALES

The partitioning of leaf flammability variance across five ecological scales revealed unequal distributions among the studied flammability attributes (Fig. 16-bar plots). The majority of total variance in ignitibility (57 %) and combustibility (47 %) occurs at the “*Region*” and “*Site*” scales mainly driven by large scale environmental variability. While in consumability the majority of total variance is detected at the “*Genus*” scale (54 %), primarily constrained by species’ evolutionary histories. Great variability was observed in sustainability among the measured individuals (C.V. 21 %), but just 37 % of the total variation was driven by the mechanisms considered in this study, suggesting that it is probably controlled by weather conditions (e.g. strong winds) during the fire episode (Plucinski et al. 2010; Moreno et al. 2014). The “*Species*” scale stands out as it explains none of the total variance in any of the flammability attributes (but consumability, 2 %). However, all attributes, (including sustainability, 7 %) and especially consumability (14 %) and ignitibility (13 %), displayed considerable within-species variation driven by genetic, developmental and micro-environmental differences among the individuals of each species.

4.4. Discussion

4.4.1 FLAMMABILITY IS A CONTINUOUS SPECTRUM DEFINED BY ITS ATTRIBUTES

By studying all four flammability attributes (i.e. ignitibility, sustainability, combustibility, and consumability) on species with alternative resource-use and fire-response strategies across their distributions in Greece (Fig. 12, Appendices 6 & 9) we were able to detect some fundamental relationships that define leaf flammability in thermo-Mediterranean vegetation (Figs 14 & 15, Table 4). Leaves that took longer to ignite were also consumed thoroughly, while less combustible ones sustained fire for longer. Our results demonstrate that leaf flammability variation can be captured by a two dimensional plane produced by its four attributes. The first dimension is associated with combustion rate and sustainability driven by leaf shape and size, and the second with ignitibility and consumability controlled by leaf economics. Previous studies have consistently demonstrated that leaf flammability

has two major dimensions: one related with heat release rate (i.e. combustibility) and controlled by size through its effect on natural packing (Magalhães and Schwilk 2012; Schwilk 2015; Cornwell et al. 2015), and a second associated with total heat release (i.e. consumability in this study) used to predict soil heating and damage to well-protected tissues (Schwilk 2015). This second dimension in the past has been represented by sustainability and has been found to be negatively correlated to the first (Magalhães and Schwilk 2012; Grootemaat et al. 2015). Ignitibility has been reported as orthogonal to both sustainability and combustibility (Grootemaat et al. 2015; Simpson et al. 2016).

We propose that a non-hierarchical scheme for the classification of species according to their leaf flammability, such as the one presented here, may be more useful in describing general patterns of fire-related vegetation dynamics. Knowledge of species leaf flammability syndromes (mean and standard deviation) can inform fire-regime management, plant-lists for landscaping in the Wildland–Urban Interface, conservation of rare species and restoration efforts.

4.4.2 RESOURCE-USE STRATEGIES REFLECT ALTERNATIVE LEAF FLAMMABILITY SYNDROMES

The identified leaf flammability spectrum cannot be adequately explained by the dichotomy between seeders and resprouters, but it can be captured by species' leaf trait syndromes. Relationships among the measured leaf traits reveal a spectrum of alternative, coexisting resource-use strategies in our system: from fast-growing, acquisitive tissues with higher nutrient concentrations, to thick and sturdy leaves and stems that provide hydraulic efficiency (Michelaki et al. 2019). We observe that these investment trade-offs also reflect alternative flammability syndromes that confer fitness in fire-prone ecosystems (Fig 14, Table 4). Leaves from shrubs that employ resource-acquisitive strategies (i.e. high SLA and nutrient concentrations, low LCC and LDMC, e.g. *Cistus* species) ignited faster (after 13.7 minutes C.V. *C. creticus* 18 %, *C. salviifolius* 9 %) and sustained fire for longer (6.3 minutes C.V. 18 %), making them “dangerous” neighbours. However, these leaves did not burn well (combustibility $13.7 \cdot 10^{-4} \text{ g sec}^{-1}$ C.V. 15 %, consumability 88 % C.V. 3 %), promoting moderate intensity fires that would stimulate germination of their soil-stored seeds, but protect seed viability from high temperatures (Scarff and Westoby 2006; Paula and Pausas 2008). These chamaephytes often colonise old fields and highly degraded ecosystems, thus

benefit from being flammable (in this case ignite fast and sustain fire), because fire opens gaps that enhance establishment opportunities for a future generation of individuals.

At the opposite end of the flammability spectrum we found individuals carrying conservative leaves, amongst them pines that form thick and sturdy needles (with high LDMC and LCC) with increased hydraulic efficiency. Pine needles displayed the slowest ignitibility (16.4 min C.V. 10 %), but highest residence time (consumability 95 % C.V. 3 %, sustainability 6 min C.V. 22 %, combustibility $15.0 \cdot 10^{-4} \text{ g sec}^{-1}$ C.V. *P. halepensis* 20 %, *P. brutia* 12 %). This flammability syndrome delays ignition, but once aflame needles burn hot and for a long time, spreading fire to make space for a future generation of trees. These species have been described as fire prone due to needle architecture and structure (i.e. resins, oils and volatile products) and retention of dead fuel in the canopy (Bond and Midgley 1995; Schwilk and Ackerly 2001). Regeneration capacity depends on the accumulation of sufficient seed bank of serotinous cones banked in the canopy between fire intervals (i.e. 15-30 years depending on environmental conditions and site quality) (Thanos and Daskalaku 2000). Extended drought periods have steadily increased fire occurrence and as a result many of the early pine woodlands are being taken over by shrublands (Baeza et al. 2007; Koutsias et al. 2012).

All studied evergreen arborescent shrubs are located towards the conservative extreme of the resource-allocation spectrum (Michelaki et al. 2019) and (like pines) carry leaves that resisted fire for longer but once aflame were consumed to a greater extent releasing more heat. Sclerophyllous evergreen arborescent shrubs (e.g. *Q. coccifera*, *P. latifolia*) produce small, tough, fibrous leaves characterized by efficient resource conservation (i.e. the sclerophylly syndrome: high LDMC, L_{Th} and LCC, low SLA, LNC, LPC, L_A , L_L and L_W) (Michelaki et al. 2019). These leaves that minimize nutrient loss and increase competitive ability in dry and unproductive habitats (Wright et al. 2004; Grime 2006; Pérez-Ramos et al. 2012) displayed belated ignitibility (16.1 min C.V. *Q. coccifera* 19 %, *P. latifolia* 27 %) and low combustibility ($13.8 \cdot 10^{-4} \text{ g sec}^{-1}$ C.V. 17 %), but increased consumability (94 % C.V. 2 %) and the highest sustainability (6.6 minutes C.V. *Q. coccifera* 20 %, *P. latifolia* 16 %). This leaf flammability syndrome in combination with their well-protected tissues and high resprouting capacity confers survival during multiple fire cycles and allows coexistence with highly flammable species (in this case species that ignite fast, or are more combustible) unable to survive prolonged extreme temperatures (Vesk and Westoby 2004; Pausas and

Keeley 2014). Contrary to conservative individuals that can afford greater photosynthetic area per unit of invested biomass with higher leaf water content (high SLA and L_A , low L_{Th} and LCC, e.g. *Arbutus* species, *P. lentiscus*), whose leaves ignited a minute earlier (at 15.2 min C.V. 8 %) and were consumed fast and hot (sustainability 5.4 min C.V. 21 %, consumability 94 % C.V. 2 %) spreading fire to others (i.e. displayed the highest combustibility $16.4 \cdot 10^{-4} \text{ g sec}^{-1}$ C.V. *Arbutus* species 14 %, *P. lentiscus* C.V. 11 %). Water in plant tissue acts as heat sink, increasing the amount of energy required for fuels to ignite and sustain combustion. This pyrogenic flammability syndrome decreases fire-residence time and soil heating, thus protecting below-ground organs that implement resprouting (Vesk and Westoby 2004; Scarff and Westoby 2006; Gagnon et al. 2010). These species produce seeds with little or no dormancy and benefit from shorter and low-intensity fires that do not obliterate parent plants (Paula and Pausas 2008).

Climatic changes and land-use shifts have been altering the landscape mosaic and fire regime of the Mediterranean region for over 10 millennia. Since the middle of the 20th century decreased precipitation and increased average temperatures and heat wave frequency (Founda et al. 2019) accompanied by major socioeconomic changes in many southern European countries have lead to densification of shrublands and transitional woodlands, afforestation, biomass (i.e. fuel) accumulation, and higher exposure to man induced fires (Moreira et al. 2011; Pausas and Fernández-Muñoz 2012; Pausas and Millán 2019). Wildfire risk is predicted to increase significantly worldwide, and especially in southern Europe, during the 21st century (Fyllas and Troumbis 2009; Liu et al. 2010; Moreno et al. 2014; Turco et al. 2018). As fire occurrence increases becomes in itself an additional factor of change, both by altering carbon budgets (Page et al. 2002; Mouillot and Field 2005) and by turning forested areas into more flammable shrublands thus perpetuating fire hazard (Moreira et al. 2011; Pausas and Fernández-Muñoz 2012). In fire-prone ecosystems, changes in the fire regime may be more important than the direct changes in climatic conditions with respect to species' distribution, migration, substitution, and extinction (Flannigan et al. 2000). Fire regimes changes can promote, reduce, or even remove species with particular resource-use strategies and flammability syndromes (Bond and Midgley 1995; Bond et al. 2005; van Altena et al. 2012). Frequent wildfires have been identified as one of the main causes of forest degradation, especially in the Mediterranean region (Bond et al. 2005; Vallejo et al. 2012). Different vegetation types are expected to vary in their contribution to

fuel continuity and total fuel load. Vegetation shifts will lead to leaf trait and flammability changes within communities that will influence future ecosystem properties and fire regimes (Lavorel and Garnier 2002; Scarff and Westoby 2006; Magalhães and Schwilk 2012; van Altena et al. 2012; Zylstra et al. 2016). Evidence of covariation between leaf flammability attributes and functional traits indicative of alternative resource-use strategies are beginning to accumulate from a variety of systems (Scarff and Westoby 2006; Magalhães and Schwilk 2012; Murray et al. 2013; Grootemaat et al. 2015). Identifying relationships between resource allocation trade-offs and the leaf flammability spectrum across biomes would improve the predictive value of vegetation dynamic models (e.g. Fyllas and Troumbis 2009; Zylstra et al. 2016) and help us describe past and future fire regimes under changing environmental and socioeconomic conditions.

4.4.3 ECOLOGICAL AND EVOLUTIONARY DRIVERS OF LEAF FLAMMABILITY VARIATION

Flammability attributes' variance emerged unevenly distributed across scales, revealing that different ecological and evolutionary processes drive each leaf flammability component's values (Fig. 16-bar plots). These results indicate in which flammability attributes future research efforts should focus, depending on the questions they seek to answer and the ecological scale they study. The "*Region*" and "*Site*" scales account for the majority of the explained variance in ignitibility and combustibility (70 % in both, 32 % in sustainability and 10 % in consumability), suggesting that these flammability attributes show greater sensitivity to large scale environmental gradients (i.e. climate, soil, topography). Plants acclimated to hotter, drier and nutrient-limited conditions carried more conservative leaves that resisted ignition for longer (Fig. 16-lollipop plots, Table 5). At nutrient-poor, but wetter sites plants could support larger leaves that were more combustible. At lower elevations individuals carried combustible leaves that ignited faster since less energy is required for water evaporation. However, only a small fraction of this environmental variability was observed at the "*Site*" scale. The small amount of variability between neighbouring sites implies that strong filtering processes operate on the overall distribution of leaf flammability components' values within a region. Environmental filtering creates soft constraints at the individual to community scales that can change over short temporal and spatial gradients as the environment changes (Pausas et al. 2012; Pausas and Keeley 2014).

Local changes in moisture and/or nutrient availability may trigger vegetation (and functional traits) shifts that could limit the range of successful flammability syndromes in a community.

Nonetheless, a number of species can pass the filtering process by displaying alternative flammability syndromes (with qualitative differences in survival or reproduction) that offer equivalent fitness. Interspecific variation manifested mainly at the “*Genus*” scale accounts for the majority of the explained variance in consumability (70 %) and sustainability (49 %, 21 % for combustibility and 15 % for ignitibility). Many thermo-Mediterranean species carry conservative leaves with greater proportion of dry matter in relation to saturated weight that display slower production of biomass, longer lifespan and more efficient conservation of water and nutrients (Wright et al. 2004; Grime 2006), and not all of them are reproters. These leaves took longer to ignite, but they were consumed to a greater extent releasing more heat. Leaf shape and size vary greatly among the measured species and were found to determined fire sustainability and spread rate. Larger leaves exhaust fire faster due to better ventilation (Scarff and Westoby 2006; Cornwell et al. 2015). Aeration between leaves increases oxygen availability and allows thermal radiation to extent further.

One possible limitation of previous flammability studies is that they were performed on few individuals, omitting biologically relevant intraspecific variability. While conspecific plants are systematically treated as identical in terms of their flammability, species-mean values may underestimate a species ability to respond (i.e. survive, grow, and reproduce) to community and fire regime changes (Pausas et al. 2012). Indeed significant amount of the explained variance for all flammability attributes (10 – 20 %) was detected at the “*Individual*” scale, driven by plastic differences among conspecific individuals within sampling sites established along environmental gradients. High levels of plasticity can potentially blur interspecific differences, thus owe to be accounted for in studies comparing leaf flammability among species. We propose that the full ecological and evolutionary significance of flammability can only be understood in the context of its components’ variance.

Criticism about the evolution of flammability stem from the term itself, which should not be treated as a single trait but rather as a spectrum, as well as from the disbelief that plants can be driven by mechanisms unrelated to resource capture. Our results show that trade-offs and constraints that define resource-allocation strategies across environmental gradients appeared to drive leaf flammability syndromes as well. Of course many traits that

promote (or inhibit) alternative flammability syndromes can be exaptations, i.e. adaptations to other pressures (e.g. water and/or nutrient limitation, high solar radiation, herbivory) (Troumbis and Trabaud 1989; Keeley et al. 2011; Bowman et al. 2014), but if the benefits a species enjoys from damaging its competitors outweigh the harm its individuals' suffer, then higher flammability, or rather alternative flammability syndromes can increase fitness (Mutch 1970; Bond and Midgley 1995; Zedler 1995; Schwilk and Ackerly 2001).

4.5. Conclusions

We report that leaf flammability in thermo-Mediterranean vegetation is a continuous two-dimensional spectrum defined by its four attributes and driven by resource allocation trade-offs (Fig. 15, Table 4). Smaller leaves sustained combustion for longer, while larger leaves were more combustible and extinguished fire faster. Acquisitive leaves ignited faster, but conservative leaves were consumed to a greater extent releasing more heat. Species with distinct resource-use strategies growing along environmental gradients displayed alternative leaf flammability syndromes with different ecological impacts that increase their survival or reproduction under frequent fires. These syndromes can be captured by plants' resource-allocation trade-offs in response to environmental pressures (Fig. 16, Table 5). We discovered that different ecological and evolutionary mechanisms operate independently on each flammability attribute, creating considerable leaf flammability variation. Strong environmental filtering limits the successful leaf flammability syndromes that can persist in a community. However, inter- and intra-specific differences in flammability attributes among individuals with alternative resource-use strategies can promote fire-vegetation feedbacks that will favour particular flammability syndromes, influence ecosystem properties, and affect future fire regimes. Linking plant resource economics with the leaf flammability spectrum on a global scale could open new research avenues in a world facing fast vegetation and socioeconomic changes.

5. Συζήτηση

5.1 Φαινοτυπική συνδιακύμανση στη θερμόφιλη μεσογειακή βλάστηση

5.1.1 ΤΟ ΦΑΣΜΑ ΕΠΙΜΕΡΙΣΜΟΥ ΤΩΝ ΠΟΡΩΝ

Μελετώντας συστηματικά την ενδοειδική και διαειδική διακύμανση (Fig. 8, Παράρτημα 7) και την αλληλοσυσχέτιση (Figs 5 & 6, Παράρτημα 8) έντεκα λειτουργικών χαρακτηριστικών, που αντικατοπτρίζουν το φάσμα των οικονομικών ολόκληρου του φυτού κατά μήκος περιβαλλοντικών βαθμίδων (Παράρτημα 6) αναγνωρίστηκαν ισχυρές αντισταθμίσεις και φαινοτυπική συνδιακύμανση, αναδεικνύοντας ένα συνεχόμενο φάσμα επιμερισμού των πόρων στη θερμόφιλη μεσογειακή βλάστηση (Fig. 7, Table 2). Ο πρώτος άξονας διακύμανσης (32 %) αντιπαραθέτει άτομα που ακολουθούν στρατηγικές αποδοτικής διατήρησης των πόρων με λειτουργικά χαρακτηριστικά τα οποία προσφέρουν ανοχή στην καταπόνηση (σκληρόφυλλοι θάμνοι και κωνοφόρα, θετική συσχέτιση με τον άξονα 1), με άτομα που φέρουν λειτουργικά χαρακτηριστικά τα οποία τους επιτρέπουν να εκμεταλλεύονται άμεσα τους περιοδικά διαθέσιμους πόρους και αποφεύγουν τις δριμείες περιόδους (εποχικά διμορφικά χαμαίφυτα, αρνητική συσχέτιση με τον άξονα 1). Αυτός ο άξονας διακύμανσης συμπεριλαμβάνει και επεκτείνει το φάσμα οικονομικών του φύλλου (SLA, LNC vs. LDMC) συσχετίζοντάς το με περισσότερα δομικά λειτουργικά χαρακτηριστικά (όπως LPC, LCC, L_{Th} , SWD). Ο δεύτερος άξονας διακύμανσης (27 %) σχετίζεται με το μέγεθος και το σχήμα του φύλλου και διακρίνει άτομα που επενδύουν σε μεγαλύτερα φύλλα (δηλ. μεγαλύτερη φωτοσυνθετική επιφάνεια) τα οποία θα τους επιτρέψουν την ταχεία δέσμευση των διαθέσιμων πόρων (πλατύφυλλοι αειθαλείς θάμνοι, θετική συσχέτιση με τον άξονα 2), από αυτά που φέρουν λειτουργικά χαρακτηριστικά τα οποία «θυσιάζουν» τη φωτοσυνθετική αποδοτικότητα, αλλά επιτρέπουν την καλύτερη διαχείριση του νερού ή την αποφυγή της ξηρασίας (αρνητική συσχέτιση με τον άξονα 2). Ένας τρίτος άξονας διακύμανσης (14 %) που εκφράζει μια αντιστάθμιση ανάμεσα στο πάχος και το μήκος των φύλλων και την πυκνότητα του βλαστού, μας επιτρέπει να διαχωρίσουμε εναλλακτικές «λύσεις» που έχουν αναπτύξει οι ανεκτικοί στην καταπόνηση οργανισμοί για το κοινό πρόβλημα της μειωμένης διαθεσιμότητας του νερού που αντιμετωπίζουν: βελονοειδή φύλλα σε βλαστούς με χαμηλή πυκνότητα (επομένως υψηλότερη αγωγιμότητα), τα πεύκα, ώστε να ελέγχουν τη θερινή διαπνοή (θετική συσχέτιση με τον άξονα 3), έναντι μικρών

φύλλων σε πυκνούς βλαστούς, οι σκληρόφυλλοι θάμνοι, ώστε να μειώνεται ο κίνδυνος σπηλαιώσης (cavitation) (αρνητική συσχέτιση με τον άξονα 3).

Αυτά τα αποτελέσματα συμφωνούν με εμπειρικές μελέτες από όλο τον πλανήτη (Wright et al. 2004; Díaz et al. 2004, 2016; Pierce et al. 2013, 2017). Οι δύο πρώτοι άξονες διακύμανσης (Leaf Economic Spectrum και Size & Shape Spectrum) έχουν αναγνωριστεί για όλα τα ανώτερα φυτά σε παγκόσμιο επίπεδο (Σχήμα 1) επιτρέποντας την κατάταξή τους βάσει των εναλλακτικών προσαρμοστικών στρατηγικών που υιοθετούν. Μελετώντας ένα μικρό αριθμό μόνο, εύκολα μετρήσιμων, λειτουργικών χαρακτηριστικών (όπως SLA, LDMC και L_A) μπορούμε να ομαδοποιήσουμε τους φυτικούς οργανισμούς σύμφωνα με τον τρόπο με τον οποίο επηρεάζουν τη λειτουργία των οικοσυστημάτων στα οποία διαβιούν (Pierce et al. 2013, 2017). Η μελέτη περισσότερων λειτουργικών χαρακτηριστικών μπορεί να αποκαλύψει περαιτέρω άξονες διακύμανσης και αντισταθμίσεις που επηρεάζουν την επιβιωσιμότητα ενός οργανισμού σε ένα ενδιαίτημα ανεξαρτήτως προσαρμοστικής στρατηγικής, δημιουργώντας «διαφορετικές λύσεις για το ίδιο πρόβλημα». Ποιοτικές διαφοροποιήσεις στην πραγμάτωση των οικοσυστημικών διεργασιών προσφέρουν ισοδύναμη αρμοστικότητα (equivalent fitness) σε λειτουργικά ομόλογα είδη και εξηγούν την υπάρχουσα ποικιλότητα μεταξύ και εντός των κοινοτήτων (όπως προβλέπει ο διπλός οικολογικός έλεγχος (Σχήμα 2, Grime and Pierce 2012) και παρατηρείται στον άξονα 3). Λειτουργικές προσεγγίσεις έχουν αποδειχθεί ιδιαίτερα χρήσιμες σε συνθήκες όπου η γεωγραφική κλίμακα μελέτης ή ο αριθμός των ειδών αποκλείουν άλλου τύπου μεθοδολογικές προσεγγίσεις.

5.1.2 ΤΟ ΦΑΣΜΑ ΤΗΣ ΕΥΦΛΕΚΤΟΤΗΤΑΣ

Μελετώντας συστηματικά την ενδοειδική και διαειδική διακύμανση (Fig. 12, Παράρτημα 9) και την αλληλοσυσχέτιση (Figs 13 & 14) των τεσσάρων συνιστωσών της ευφλεκτότητας (δηλ. ταχύτητα ανάφλεξης, διάρκεια, ρυθμό και συνολική θερμότητα που εκλύεται κατά την καύση) στα ίδια άτομα αναγνωρίστηκαν, για πρώτη φορά, ισχυρές αντισταθμίσεις που καθορίζουν την ευφλεκτότητα των φύλλων στη θερμόφιλη μεσογειακή βλάστηση (Figs 14 & 15, Table 4). Φύλλα που αναφλέγονται βραδύτερα (slow ignitibility) καίγονται καλύτερα εκλύοντας περισσότερη συνολική θερμότητα κατά την καύση τους (high consumability), ενώ φύλλα που καίγονται με πιο αργό ρυθμό (low combustibility) διατηρούν την καύση για περισσότερη ώρα (high sustainability). Παρατηρούμε ότι η ευφλεκτότητα είναι ένα

συνεχόμενο φάσμα με δύο άξονες διακύμανσης οριοθετούμενο από τις τέσσερις συνιστώσες της. Ο πρώτος άξονας διακύμανσης (45 %) σχετίζεται με τη διάρκεια (sustainability) και τον ρυθμό της καύσης (combustibility) και συσχετίζεται με το φάσμα του μεγέθους και του σχήματος των φύλλων. Μεγάλα φύλλα καίγονται γρηγορότερα λόγω καλύτερου αερισμού που επιτρέπει περισσότερο οξυγόνο να κινείται ανάμεσα τους (Scarff and Westoby 2006; Cornwell et al. 2015) (πλατύφυλλοι αειθαλείς θάμνοι, αρνητική συσχέτιση με τον άξονα 1). Ο δεύτερος άξονας διακύμανσης (36 %) εκφράζει μια αντιστάθμιση ανάμεσα στην ταχύτητα ανάφλεξης (ignitibility) και στη συνολική θερμότητα που εκλύεται κατά την καύση (consumability) και συσχετίζεται με το φάσμα οικονομικών του φύλλου. Φύλλα ανεκτικά στην καταπόνηση αναφλέγονται βραδύτερα αλλά απελευθερώνουν περισσότερη συνολική θερμότητα κατά την καύση τους (αειθαλείς θάμνοι και πεύκα, θετική συσχέτιση με τον άξονα 2), ενώ φύλλα που επιτρέπουν την ταχεία δέσμευση των διαθέσιμων πόρων αναφλέγονται γρήγορα αλλά καίγονται ήπια (χαμαίφυτα, αρνητική συσχέτιση με τον άξονα 2).

Η επιβεβαίωση του φάσματος της ευφλεκτότητας σε ένα εύρος μεσογειακού τύπου -και όχι μόνο- οικοσυστημάτων θα μπορούσε να επιλύσει πολλαπλές διαφωνίες και να εξηγήσει αντιφατικά αποτελέσματα που προκύπτουν από την ασάφεια του όρου και από την έλλειψη ενός ευρέως αποδεκτού οικολογικού και εξελικτικού θεωρητικού πλαισίου μελέτης της ευφλεκτότητας. Η ομαδοποίηση των φυτικών οργανισμών βάσει των χαρακτηριστικών της ευφλεκτότητάς τους μπορεί να αποβεί χρησιμότερη για τη διαχείριση των πυρκαγιών, τη σύνταξη καταλόγων φυτών κατάλληλων προς φύτευση στις διεπιφάνειες φυσικών και αστικών περιοχών, τη διατήρηση σπάνιων ειδών και τις προσπάθειες αποκατάστασης της φυσικής βλάστησης, από την κατάταξή τους σε λιγότερο ή περισσότερο εύφλεκτα. Εμπειρικές μελέτες από μια ποικιλία συστημάτων έχουν αρχίσει να παρουσιάζουν συσχετίσεις ανάμεσα σε ορισμένες από τις συνιστώσες της ευφλεκτότητας και λειτουργικά χαρακτηριστικά ενδεικτικά εναλλακτικών προσαρμοστικών στρατηγικών επιμερισμού των πόρων (Scarff and Westoby 2006; Magalhães and Schwillk 2012; Murray et al. 2013; Grootemaat et al. 2015). Η συσχέτιση σε παγκόσμιο επίπεδο του φάσματος της ευφλεκτότητας με το φάσμα επιμερισμού των πόρων θα μας επιτρέψει να βελτιώσουμε την προγνωστική δύναμη των μοντέλων κατανομής της βλάστησης (π.χ. Fyllas and Troumbis 2009; Zylstra et al. 2016) ώστε να περιγράψουμε και να διαχειριστούμε

μελλοντικά καθεστώτα πυρκαγιάς, υπό μεταβαλλόμενες περιβαλλοντικές και κοινωνικοοικονομικές συνθήκες.

5.2 Εναλλακτικές προσαρμοστικές στρατηγικές συνυπαρχόντων, θερμόφιλων μεσογειακών φυτών

5.2.1 ΤΑ ΟΙΚΟΝΟΜΙΚΑ ΤΩΝ ΦΥΤΩΝ ΑΝΤΙΚΑΤΟΠΤΡΙΖΟΥΝ ΤΗΝ ΕΥΦΛΕΚΤΟΤΗΤΑ ΤΟΥΣ

Το παρατηρούμενο φάσμα επιμερισμού των πόρων που οριοθετούν τα λειτουργικά χαρακτηριστικά των φυτών (Fig. 7, Table 2) φαίνεται να συμμεταβάλλεται με το φάσμα της ευφλεκτότητας των φύλλων στη θερμόφιλη μεσογειακή βλάστηση (Fig. 15, Table 4). Είδη που ακολουθούν στρατηγικές ταχείας δέσμευσης των διαθέσιμων πόρων (με υψηλή SLA, LNC και LPC αλλά μειωμένη LDMC, LCC και SWD) μπορούν να παραμείνουν λειτουργικά δραστήρια μόνο κατά τους ευνοϊκούς μήνες του έτους (δηλ. φθινόπωρο με άνοιξη, Arisanoutsou and Diamantopoulos 1985) και αναγκάζονται να ανταλλάξουν τα υψηλού κόστους (acquisitive) φύλλα τους με λιγότερο απαιτητικά κατά τη διάρκεια της θερμής και ξηρής θερινής περιόδου απορρίπτοντάς τα (εποχικά διμορφικά χαμαίφυτα, R-selected). Αυτά τα φύλλα αναφλέγονται γρήγορα και διατηρούν τη φωτιά για πολλή ώρα, διασπείροντάς την στα γειτονικά τους άτομα, αλλά δεν παράγουν πολλή συνολική θερμότητα κατά την καύση τους, προάγοντας ήπιας έντασης πυρκαγιές που θα ενεργοποιήσουν αλλά δεν θα κάψουν τα σπέρματα της εδαφικής τράπεζας (Scarff and Westoby 2006; Paula and Pausas 2008).

Στον αντίποδα συναντώνται είδη ανεκτικά στην καταπόνηση που ακολουθούν στρατηγικές αποδοτικής διατήρησης των πόρων (S-selected), ανάμεσά τους τα πεύκα τα οποία αποφεύγουν την αφυδάτωση παράγοντας παχιές (με υψηλή LDMC και LCC) βελόνες που υποστηρίζονται από βλαστούς με χαμηλή πυκνότητα που επιτρέπουν αυξημένη αγωγιμότητα. Στην παρούσα έρευνα οι πευκοβελόνες αναφλέγησαν βραδύτερα από όλα τα φύλλα που μετρήθηκαν, αλλά ταυτόχρονα απελευθέρωσαν και την περισσότερη συνολική θερμότητα με υψηλό χρόνο παραμονής της φωτιάς. Αυτά τα αποτελέσματα εξηγούν την κατάταξη των πεύκων σε ορισμένους καταλόγους στα λιγότερο ενώ σε άλλες στα περισσότερο εύφλεκτα είδη από ερευνητές που μελετούν διαφορετικές συνιστώσες της ευφλεκτότητά τους. Αυτό το σύνδρομο ευφλεκτότητας καθυστερεί την ανάφλεξη, προστατεύοντας τα πεύκα από ήπιες πυρκαγιές, αλλά όταν οι πευκοβελόνες αναφλεγούν καίγονται σε υψηλές θερμοκρασίες για πολλή ώρα, εξαπλώνοντας την πυρκαγιά. Η

αναγέννηση των πεύκων βασίζεται στη δημιουργία επαρκούς επίγειας τράπεζας σπερμάτων, μέσα σε βραδύχωρους κώνους που παραμένουν κλειστοί για χρόνια στην κομοστέγη, και οι οποίοι υπό υψηλές θερμοκρασίες απελευθερώνουν τα σπέρματά τους ταυτόχρονα (Thanos and Daskalaku 2000).

Το σύνδρομο της σκληροφυλλίας χαρακτηρίζει είδη με μικρά, παχιά, ανεκτικά στην καταπόνηση φύλλα (χαμηλή SLA, LNC, και LPC και υψηλή LDMC, and LCC). Αυτά τα φύλλα αργούν να αναφλεγούν και έχουν χαμηλό ρυθμό καύσης, απελευθερώνοντας μεγάλα ποσά θερμότητας και διατηρώντας τη φωτιά για μεγαλύτερο χρονικό διάστημα. Οι υπό μελέτη σκληρόφυλλοι θάμνοι φαίνεται να φέρουν επίσης και πυκνούς βλαστούς, που προσφέρουν μειωμένη παροχή νερού στα φύλλα και επομένως μειωμένους ρυθμούς φωτοσύνθεσης και αύξησης, αλλά ταυτόχρονα υψηλότερη ανθεκτικότητα στην ξηρασία και αυξημένα ποσοστά επιβίωσης (Grime 2006; Chave et al. 2009). Το σύνδρομο ευφλεκτότητας αυτών των φύλλων σε συνδυασμό με τους καλά προστατευμένους βλαστούς τους και την υψηλή αναγεννητική τους ικανότητα επιτρέπει στους σκληρόφυλλους θάμνους να επιβιώνουν πολλαπλούς κύκλους πυρκαγιών και να συνυπάρχουν με είδη που αναφλέγονται γρήγορα και συμβάλουν στην εξάπλωση της πυρκαγιάς.

Τέλος, είδη που επενδύουν πόρους στην κατασκευή οργάνων που αυξάνουν την ανταγωνιστική τους ικανότητα, δηλαδή μεγάλα φύλλα (επομένως μεγαλύτερη φωτοσυνθετική επιφάνεια) και πυκνούς βλαστούς (που παρέχουν δομική αντοχή και υδραυλική ισορροπία), καταφέρνουν να μονοπωλούν τους διαθέσιμους πόρους σε συνθήκες ήπιων καταπονήσεων και διαταραχών (πλατύφυλλοι αειθαλείς θάμνοι, C-selected). Αυτά τα είδη φέρουν φύλλα με υψηλά ποσοστά υγρασίας που απαιτούν περισσότερη ενέργεια για να αναφλεγούν και να διατηρήσουν την καύση. Έτσι αναφλέγονται βραδύτερα, καίγονται γρήγορα και σε υψηλές θερμοκρασίες, μεταφέροντας το μέτωπο της πυρκαγιάς στα γειτονικά τους άτομα, μειώνοντας με αυτόν τον τρόπο την υπερθέρμανση τους εδάφους ώστε να προστατεύσουν τα υπόγεια αναγεννητικά τους όργανα (Vesk and Westoby 2004; Scarff and Westoby 2006; Gagnon et al. 2010).

5.2.2 ΟΙΚΟΛΟΓΙΚΕΣ ΚΑΙ ΕΞΕΛΙΚΤΙΚΕΣ ΠΙΕΣΕΙΣ

Σύμφωνα με τον Hutchinson (1957) η οικοθέση ενός είδους μπορεί να οριοθετηθεί ως υπερόγκος, με διαστάσεις τις οικολογικές μεταβλητές του, μέσα στον οποίο το είδος μπορεί να διατηρεί βιώσιμους πληθυσμούς. Χρησιμοποιώντας την n-dimensional niche

space μέθοδο των Blonder et al. 2018, η οποία βασίζεται στην ιδέα της πολυδιάστατης οικοθέσης, οριοθετήθηκαν οι λειτουργικοί (από τα λειτουργικά χαρακτηριστικά) και κλιματικοί (χαρτογραφώντας δεδομένα παρουσίας των ειδών στα κλιματικά δεδομένα) υπερόγκοι των υπό μελέτη ειδών στην Ελλάδα και συγκρίθηκαν ώστε να ελεγχθεί ο βαθμός της αλληλοεπικάλυψής τους (Fig. 10). Παρατηρούμε ότι τα υπό μελέτη είδη μοιράζονται ισχυρά αλληλεπικαλυπτόμενες κλιματικές οικοθέσεις. Ως εκ τούτου, αλλαγές στην υγρασία και/ή τη διαθεσιμότητα των θρεπτικών θα επιφέρουν αλλαγές στη βλάστηση και την ευφλεκτότητά της, και επομένως στον χαρακτήρα και τη λειτουργία των θερμόφιλων μεσογειακών οικοσυστημάτων. Παρ' όλα αυτά, μια ποικιλία λειτουργικά ομόλογων ειδών καταφέρνουν και ξεπερνούν τους περιβαλλοντικούς ελέγχους ακολουθώντας εναλλακτικές στρατηγικές επιμερισμού των πόρων που προσφέρουν ισοδύναμη αρμοστικότητα (equivalent fitness). Τα υπό μελέτη είδη εμφανίζουν υψηλή λειτουργική διακριτότητα παρά την ισχυρή αλληλοεπικάλυψη των κλιματικών τους οικοθέσεων. Η φαινοτυπική πλαστικότητα επιτρέπει στα είδη να αποκρίνονται σε ένα εύρος θεμελιωδών περιορισμών (δηλ. καταπονήσεων, διαταραχών και συνθηκών ανταγωνισμού) και αποτελεί την πρώτη ύλη της φυσικής επιλογής.

Ποσοτικοποιώντας την επίδραση λειτουργικών, τοπογραφικών, εδαφολογικών και κλιματολογικών χαρακτηριστικών στη διακύμανση κάθε μιας από τις συνιστώσες της ευφλεκτότητας (Fig. 16-lollipop plots, Table 5) βρέθηκε πως άτομα προσαρμοσμένα σε συνθήκες υψηλής καταπόνησης (δηλ. σε θερμότερες, ξηρότερες και φτωχότερες από άποψη θρεπτικών περιοχές) αναπτύσσουν ανεκτικά στην καταπόνηση φύλλα που αναφλέγονται βραδύτερα. Καθώς μειώνεται η πίεση της ξηρασίας (δηλ. σε περιοχές με υψηλότερα ποσοστά βροχόπτωσης) τα άτομα καταφέρνουν και αναπτύσσουν μεγαλύτερα, πιο ανταγωνιστικά φύλλα τα οποία καίγονται γρηγορότερα. Ενώ, σε χαμηλότερα υψόμετρα, που τα επεισόδια διαταραχής και οι ανθρωπογενής πιέσεις είναι συχνότερες, είδη που αναπτύσσουν εποχικά, υψηλού κόστους φύλλα καταφέρνουν να εκμεταλλευτούν αποδοτικότερα τις περιοδικά εμφανιζόμενες ευνοϊκές περιόδους, όμως αυτά τα φύλλα αναφλέγονται ταχύτερα κατά τη διάρκεια της ξηρής περιόδου, όταν πλέον βρίσκονται στη φυλλοστρωμή.

Η λειτουργική ποικιλότητα και η διακύμανση στην ευφλεκτότητα των θερμόφιλων μεσογειακών φυτών δημιουργούνται ως απόκριση σε ένα εύρος οικολογικών και εξελικτικών πιέσεων που ασκούνται πάνω στους εκάστοτε οργανισμούς που διαβιούν σε

ένα οικοσύστημα, και μπορεί έχουν γενετικά και περιβαλλοντικά αίτια. Καθώς διαφορετικές πιέσεις ασκούνται σε διαφορετικές οικολογικές κλίμακες διαχωρίζοντας το ποσοστό της μεταβλητότητας που παρατηρείται σε κάθε κλίμακα, μπορούμε να εκτιμήσουμε την επίδραση διαφορετικών πιέσεων στα λειτουργικά χαρακτηριστικά των φυτών και στις συνιστώσες της ευφλεκτότητάς τους. Ομαδοποιώντας ταξινομικά συγγενή άτομα από ένα εύρος ενδιαιτημάτων (οικολογικές κλίμακες «είδος» και «γένος») μπορούμε να απομονώσουμε το ποσοστό της διακύμανσης των χαρακτηριστικών τους που οφείλεται στη ταξινομική καταγωγή των διαφορετικών θερμόφιλων μεσογειακών ειδών. Ενώ, ομαδοποιώντας πληθυσμούς διαφορετικών, συνυπαρχόντων ειδών σε θέσεις δειγματοληψίας και γεωγραφικές περιοχές (οικολογικές κλίμακες «θέση δειγματοληψίας» και «γεωγραφική περιοχή») μπορούμε να διαχωρίσουμε το ποσοστό της διακύμανσης που προκαλείται από περιβαλλοντικές πιέσεις (δηλ. διαβαθμίσεις στο κλίμα, την ποιότητα του εδάφους, την τοπογραφία). Τέλος, το ποσοστό της ενδοειδικής διακύμανσης των λειτουργικών χαρακτηριστικών και των συνιστωσών της ευφλεκτότητας (οικολογική κλίμακα «άτομο») αντικατοπτρίζει διαφορές στο αναπτυξιακό στάδιο, την ηλικία, και την πλαστικότητα με την οποία συνυπάρχοντες οργανισμοί αποκρίνονται στις μικρο-περιβαλλοντικές πιέσεις. Η υπολειπόμενη μη εξηγηθείσα διακύμανση αποδίδεται σε διαφοροποιήσεις μεταξύ των φύλλων ενός ατόμου και σε σφάλμα μέτρησης. Παρατηρούμε ότι ένα εύρος διαφορετικών οικολογικών και εξελικτικών πιέσεων δρουν πάνω στα υπό μελέτη χαρακτηριστικά και συνιστώσες της ευφλεκτότητας (Figs 9 & 16-barplots).

Η ταχύτητα ανάφλεξης (57 %), ο ρυθμός της καύσης (47 %) και η συγκέντρωση φωσφόρου στα φύλλα (37 %) παρουσιάζουν μεγαλύτερη ευαισθησία σε μεγάλης κλίμακας περιβαλλοντικές πιέσεις (δηλ. οικολογικές κλίμακες «θέση δειγματοληψίας» και «γεωγραφική περιοχή», αλλά και άλλα λειτουργικά χαρακτηριστικά σε μικρότερο βαθμό: LNC 24 %, SLA 23 %, SWD 22 %, L_{Th} 21 %, LDMC 15 %). Παρ' όλα αυτά, στα περισσότερα λειτουργικά χαρακτηριστικά και συνιστώσες της ευφλεκτότητας ένα μικρό μόνο ποσοστό (κατά μέσο όρο 4 %) της διακύμανσής τους παρατηρείται ανάμεσα σε γειτονικές θέσεις δειγματοληψίας (οικολογική κλίμακα «θέση δειγματοληψίας», με εξαίρεση τις LPC 20 % και LNC 16 %). Υποδηλώνοντας πως ισχυροί έλεγχοι ασκούμενοι από περιβαλλοντικές παραμέτρους (environmental filtering) περιορίζουν το εύρος της διακύμανσης των λειτουργικών χαρακτηριστικών και συνδρόμων ευφλεκτότητας που μπορούν να φέρουν οι οργανισμοί, οι οποίοι καταφέρνουν να επιβιώσουν σε ένα τύπο ενδιαιτήματος. Δεδομένου

ότι κάθε είδος έχει σημαντική αλλά γενετικά περιορισμένη ικανότητα να μεταβάλει τη φαινοτυπική του έκφραση, οι περιβαλλοντικοί έλεγχοι που δρουν πάνω στα λειτουργικά χαρακτηριστικά των φυτών καθορίζουν τις κατανομές των προσαρμοστικών στρατηγικών κατά μήκος περιβαλλοντικών βαθμίδων.

Τα περισσότερα από τα υπό μελέτη λειτουργικά χαρακτηριστικά, και ειδικά όσα σχετίζονται με το φάσμα του μεγέθους και του σχήματος των φύλλων (SSS: L_w 93 %, L_l 86 %, L_A 82 %, $L_A:B_A$ 54 %, LES: LDMC 57 %, L_{Th} 56 %, SLA 53 %), αλλά και η απελευθέρωση θερμότητας κατά την καύση (consumability 55 %), βρέθηκε ότι καθορίζονται από τη στρατηγική κύκλου ζωής και την ταξινομική θέση του εκάστοτε οργανισμού. Όμως παρότι ομοειδή άτομα συστηματικά αντιμετωπίζονται ως απaráλλακτα όσον αφορά στα λειτουργικά τους χαρακτηριστικά (συμπεριλαμβανομένης και της ευφλεκτότητας), φάνηκε πως ένα μικρό μόνο ποσοστό της διαειδικής τους διαφοροποίησης εμφανίζεται στην κλίμακα του είδους (κατά μέσο όρο 4 %). Αντίθετα, γύρω στο 10 % της διακύμανσης όλων των υπό μελέτη λειτουργικών χαρακτηριστικών και συνιστωσών της ευφλεκτότητας οφείλεται σε πλαστικές διαφοροποιήσεις ανάμεσα σε ομοειδή άτομα εντός δειγματοληπτικών θέσεων εγκατεστημένων κατά μήκος περιβαλλοντικών βαθμίδων. Υψηλή ενδοειδική λειτουργική ποικιλότητα αυξάνει την φαινοτυπική πλαστικότητα, επιτρέποντας την συνύπαρξη ειδών με υψηλά αλληλεπικαλυπτόμενες ανάγκες για πόρους (Ashton et al. 2010). Μόνο μέσω της συμπερίληψης της ενδοειδικής ποικιλότητας σε μελέτες λειτουργικών χαρακτηριστικών, συμπεριλαμβανομένης και της ευφλεκτότητας, μπορούμε να κατανοήσουμε και να εξετάσουμε την οικολογική και εξελικτική σημασία των λειτουργικών χαρακτηριστικών και της ευφλεκτότητας των φυτικών οργανισμών.

Αμφιβολίες περί της εξέλιξης της ευφλεκτότητας πηγάζουν αφενός από την απροσδιοριστία του όρου, και αφετέρου από τη «δυσπιστία» ότι τα φυτά μπορούν να αναπτύξουν προσαρμογές ασύνδετες από τα οικονομικά τους, οι οποίες αυξάνουν την ευφλεκτότητά τους (Troumbis and Trabaud 1989; Keeley et al. 2011; Bowman et al. 2014). Πώς είναι δυνατόν να ωφελούν έναν οργανισμό «αυτοκαταστροφικές» προσαρμογές που αυξάνουν την ευφλεκτότητά του οδηγώντας στην καταστροφή των ιστών του ή ακόμα και στο θάνατό του; Αναγνωρίζοντας πως η ευφλεκτότητα δεν είναι ένα μονοδιάστατο λειτουργικό χαρακτηριστικό, αλλά ένα φάσμα οριοθετούμενο από τις συνιστώσες της, το οποίο ελέγχεται από το φάσμα επιμερισμού των πόρων των φυτών, μπορούμε να γεφυρώσουμε διαφορετικές σχολές σκέψεις και να εξηγήσουμε παρατηρούμενα

αντιφατικά αποτελέσματα από φυσικά οικοσυστήματα από όλο τον πλανήτη. Εξελικτικοί περιορισμοί και αντισταθμίσεις που διέπουν τις στρατηγικές επιμερισμού των πόρων των φυτικών οργανισμών, φαίνεται να καθορίζουν και τα σύνδρομα της ευφλεκτότητάς τους. Εάν τα οφέλη που απολαμβάνουν τα είδη από την απώλεια των γειτόνων τους υπερτερούν της ζημιάς που υφίστανται τα άτομά τους, τότε υψηλότερη ευφλεκτότητα, ή καλύτερα εναλλακτικά σύνδρομα ευφλεκτότητας, μπορεί να αυξήσουν την ανταγωνιστική τους ικανότητα σε ένα δεδομένο τύπο ενδιαιτήματος και καθεστώς πυρκαγιάς.

6. Συμπεράσματα

1. Τα υπό μελέτη λειτουργικά χαρακτηριστικά που αντικατοπτρίζουν τα οικονομικά ολόκληρου του φυτού και την ευφλεκτότητά του οριοθετούν έναν πολυδιάστατο, ισχυρά αλληλοσυσχετιζόμενο χώρο βιώσιμων προσαρμοστικών στρατηγικών στη θερμόφιλη μεσογειακή βλάστηση. Ισχυροί έλεγχοι από περιβαλλοντικούς παράγοντες διαμορφώνουν τη σύνθεση των φυτοκοινοτήτων και την ποικιλία των βιώσιμων στρατηγικών επιμερισμού των πόρων και συνδρόμων ευφλεκτότητας κατά μήκος περιβαλλοντικών βαθμίδων. Τα διαφορετικά είδη οδηγούνται σε αναπόφευκτες αντισταθμίσεις μεταξύ της παραγωγικότητας, της επιβίωσης και του ανταγωνισμού τους με τους γειτονικούς τους οργανισμούς για τους διαθέσιμους πόρους.

2. Παρ' όλα αυτά, σημαντική ενδοειδική και διαειδική λειτουργική ποικιλότητα επιτρέπει σε άτομα από διαφορετικά, λειτουργικά ομόλογα είδη να συνυπάρχουν στο ίδιο εύρος περιβαλλοντικών συνθηκών.

3. Μελετώντας και τις τέσσερις συνιστώσες της ευφλεκτότητας, στα ίδια άτομα, αποδεικνύεται ότι η ευφλεκτότητα είναι ένα συνεχές, δισδιάστατο φάσμα, το οποίο συμμεταβάλλεται με το φάσμα επιμερισμού των πόρων των φυτών.

- Φύλλα υψηλού κόστους επιτυγχάνουν την άμεση δέσμευση των διαθέσιμων πόρων, αδυνατούν όμως να παραμείνουν λειτουργικά δραστήρια κατά τη διάρκεια των δριμείων περιόδων και αναφλέγονται γρήγορα (fast ignitibility).
- Ανεκτικά στην καταπόνηση φύλλα φέρουν προσαρμογές που αυξάνουν την επιβιωσιμότητά τους, όμως καίγονται καλύτερα απελευθερώνοντας περισσότερη συνολική θερμότητα (high combustibility).
- Μικρά φύλλα επιτυγχάνουν αποτελεσματικότερη διαχείριση του νερού, αλλά καίγονται για περισσότερη ώρα (high sustainability).
- Φύλλα με μεγαλύτερη φωτοσυνθετική επιφάνεια, που αυξάνει την ανταγωνιστική τους ικανότητα, καίγονται με ταχύτερο ρυθμό (high combustibility).

4. Το σύνδρομο ευφλεκτότητας ενός ατόμου συσχετίζεται με την στρατηγική επιμερισμού των πόρων που ακολουθεί και τις περιβαλλοντικές πιέσεις που του ασκούνται. Εναλλακτικά σύνδρομα ευφλεκτότητας προσφέρουν ποιοτικές διαφοροποιήσεις που αυξάνουν την επιβίωση ή την αναπαραγωγή ενός οργανισμού, και

καθορίζουν την επιβιωσιμότητά του στην μεταπυρική κοινότητα. Ενδοειδικές και διαειδικές διαφοροποιήσεις στην ευφλεκτότητα φυτών με εναλλακτικές στρατηγικές επιμερισμού των πόρων μπορεί να οδηγήσουν σε αλλαγές στη βλάστηση, οι οποίες θα επηρεάσουν τη μελλοντική λειτουργία των οικοσυστημάτων και τα καθεστώτα πυρκαγιάς.

Παράστημα 1. Πρωτόκολλο πεδίου

Appendix 1. Field protocol

1. Σε κάθε θέση δειγματοληψίας δόθηκε ένα κωδικό όνομα.
2. Το κωδικό όνομα, οι συντεταγμένες, το υψόμετρο και ο προσανατολισμός, της θέσης δειγματοληψίας καταγράφηκαν.
3. Η κλίση του εδάφους μετρήθηκε με τη χρήση κλινόμετρου σε πέντε διαφορετικά σημεία και λήφθηκε η μέση τιμή.
4. Το βάθος του εδάφους υπολογίστηκε ως το μήκος του βυθισμένου κομματιού μιας μεταλλικής βέργας, η οποία με τη βοήθεια βαριοπούλας βυθίστηκε μέχρι το σημείο που ήταν δυνατό, σε πέντε διαφορετικά σημεία και λήφθηκε η μέση τιμή.
5. Δείγματα εδάφους συλλέχθηκαν από βάθος τριάντα εκατοστών μετά την απομάκρυνση του οργανικού ορίζοντα από πέντε διαφορετικά σημεία και αποθηκεύτηκαν σε πλαστικές, σφραγιζόμενες σακούλες.
6. Πέντε υγιή, χωρίς εμφανή σημάδια βόσκησης ή προσβολής από έντομα ή παθογόνα, ενήλικα άτομα, εγκατεστημένα σε ηλιόλουστα σημεία, κατά προτίμηση τελείως ασκίαστα και όταν αυτό δεν είναι εφικτό, άτομα με τη μικρότερη σκίαση, επιλέχθηκαν τυχαία για κάθε είδος ενδιαφέροντος.
7. Η επιλογή των ατόμων έγινε με τη μέθοδο του τυχαίου περιπάτου (random walk). Ένα τυχαίο σημείο επιλέχθηκε ως αφετηρία σε κάθε θέση δειγματοληψίας και το άτομο που βρίσκεται εκεί μετρήθηκε. Στη συνέχεια, ένας τυχαίος αριθμός από το 0 ως το 360 παράχθηκε με τη χρήση λογισμικού τυχαίων αριθμών. Ο αριθμός αυτός, καθορίζει την ένδειξη της πυξίδας, ενώ ένας δεύτερος τυχαίος αριθμός από το 1 έως το 9, καθορίζει τον αριθμό των βημάτων που οδηγούν στο επόμενο δειγματοληπτικό σημείο. Στην περίπτωση που κανένα άτομο δεν απαντούσε ακριβώς πάνω στο σημείο, τότε επιλεγόταν το πλησιέστερο.
8. Από κάθε άτομο περίπου 500 g ακραία κλαδάκια από τα εξωτερικά τμήματα της κόμης, με πλήρη έκθεση στον ήλιο συλλέχθηκαν με προσοχή ώστε να διατηρήσουν όλα τα φύλλα που φέρουν και τοποθετήθηκαν σε χάρτινες σακούλες για τη μεταφορά τους.
9. Από κάθε άτομο συλλέχθηκε ένα κομμάτι βλαστού.

10. Άμεσα μετά την επιστροφή από το πεδίο οι χάρτινες σακούλες ανοίχθηκαν και αποθηκεύτηκαν σε ξηρό χώρο μέχρι την περαιτέρω ανάλυση των δειγμάτων (Παραρτήματα 2, 3, 4 & 5).

Εξοπλισμός / Αναλώσιμα

- GPS
- Πυξίδα
- Κλινόμετρο
- Μεταλλική βέργα
- Βαριοπούλα
- Γάντια εργασίας
- Φτυάρι
- Αξίνα
- Μεζούρα
- Πλαστικές σφραγιζόμενες σακούλες
- Γεννήτρια τυχαίων αριθμών
- Κλαδευτήρι
- Πριόνι με επεκτεινόμενο κοντάρι
- Χάρτινες σακούλες

Παράρτημα 2. Πρωτόκολλο εργαστηρίου

Appendix 2. Laboratory protocol

1. Άμεσα μετά την επιστροφή από το πεδίο τρία ακραία κλαδάκια από κάθε άτομο (με όλα τους τα φύλλα ανέπαφα) τοποθετήθηκαν σε νερό και αφέθηκαν για τουλάχιστον 10 ώρες σε συνθήκες σκότους ώστε να επέλθει κορεσμός.
2. Η διάμετρος της διατομής του κάθε κλαδιού μετρήθηκε με παχύμετρο.
3. Ο συνολικός αριθμός φύλλων που φέρει το καθένα καταγράφηκε.
4. Πέντε υγιή, πλήρως ανεπτυγμένα φύλλα ή 10 βελόνες επιλέχθηκαν από κάθε κλαδάκι για τις μετρήσεις που περιγράφονται στα βήματα 6 - 14.
5. Στη περίπτωση των σύνθετων φύλλων η κεντρική ράχη αφαιρέθηκε και χρησιμοποιήθηκαν όλα τα φυλλάκια των πέντε επιλεγμένων φύλλων για τις μετρήσεις που περιγράφονται στα βήματα 6 - 14.
6. Το μέσο πάχος φύλλου (L_{Th}) ανά κλαδάκι μετρήθηκε με παχύμετρο.
7. Το μέσο κορεσμένο σε νερό βάρος φύλλου ανά κλαδάκι ζυγίστηκε με ακρίβεια τουλάχιστον δύο δεκαδικών.
8. Τα κορεσμένα φύλλα του κάθε κλαδιού σαρώθηκαν ηλεκτρονικά τοποθετημένα σε τετραγωνισμένο χαρτί (millimetre).
9. Η μέση προβαλλόμενη επιφάνεια (L_A), πλάτος (L_W) και μήκος (L_L) φύλλου ανά κλαδάκι υπολογίστηκαν με τη χρήση του λογισμικού ImagJ, NIH, version 1.47 από τα αρχεία των ηλεκτρονικών σαρώσεων.
10. Η ποσότητα φυλλικής επιφάνειας ανά μονάδα διατομής του βλαστού ($L_A:B_A$) υπολογίστηκε ως ο λόγος της μέσης προβαλλόμενης επιφάνειας φύλλου επί το συνολικό αριθμό φύλλων ανά κλαδάκι προς τη διάμετρο της διατομής του.
11. Όσο το δυνατό συντομότερα μετά τα πρώτα στάδια των μετρήσεων τα δείγματα (φύλλα και βλαστοί) αποξηράθηκαν σε κλίβανο για τουλάχιστον 48 ώρες στους 60 °C.
12. Το μέσο ξηρό βάρος φύλλου ανά κλαδάκι ζυγίστηκε με ακρίβεια τουλάχιστον τεσσάρων δεκαδικών.
13. Η ειδική επιφάνεια φύλλου ανά μονάδα ξηρής μάζας (SLA) υπολογίστηκε ως ο λόγος της μέσης επιφάνειας φύλλου προς το μέσο ξηρό βάρος ανά κλαδάκι.
14. Η περιεχόμενη ξηρή μάζα φύλλου (LDMC) υπολογίστηκε ως ο λόγος του μέσου ξηρού βάρους προς το μέσο κορεσμένο σε νερό βάρος φύλλου ανά κλαδάκι.

15. Από το υπόλοιπο δείγμα 10 γραμμάρια υγιή, πλήρως ανεπτυγμένα φύλλα από κάθε άτομο κονιορτοποιήθηκαν για να υπολογιστεί η περιεκτικότητά τους σε θρεπτικά (Παραρτήματα 3 & 4).
16. Ένα γραμμάριο υγιή, πλήρως ανεπτυγμένα φύλλα από κάθε άτομο αποξηράθηκε σε κλίβανο για τουλάχιστον 48 ώρες στους 60 °C και αποθηκεύτηκε σε ξηραντήριο για την εκτίμηση ευφλεκτότητας (Παράρτημα 5).
17. Ένα κομμάτι αποξηραμένου βλαστού από κάθε άτομο ζυγίστηκε με ακρίβεια τουλάχιστον τεσσάρων δεκαδικών και έπειτα βυθίστηκε σε ογκομετρικό σωλήνα ώστε να υπολογιστεί ο όγκος του.
18. Η πυκνότητα βλαστού (SWD) υπολογίστηκε ως ο λόγος της ξηρής μάζας προς τον όγκο του τμήματος του βλαστού.

Εξοπλισμός / Αναλώσιμα

- Πλαστικά ποτήρια
- Παχύμετρο
- Κοπίδι
- Φορητός ψηφιακός ζυγός ακρίβειας τουλάχιστον δύο δεκαδικών
- Τετραγωνισμένο χαρτί
- Πλαστικό κάλυπτρο
- Φορητός σαρωτής
- Χάρτινοι φάκελοι
- Δίσκοι / ταψιά αλουμινίου
- Κλίβανος
- Ψηφιακός ζυγός ακρίβειας τουλάχιστον τεσσάρων δεκαδικών
- Μύλος άλεσης φυτικών ιστών
- Ξηραντήριο
- Silica gel
- Πλαστικά σφραγιζόμενα δοχεία
- Ογκομετρικός σωλήνας
- Λαβίδα

Παράρτημα 3. Πρωτόκολλο μέτρησης περιεκτικότητας αζώτου και άνθρακα

Appendix 3. Nitrogen and carbon estimation protocol

1. Τα κονιορτοποιημένα δείγματα φύλλων αποξηράθηκαν σε κλίβανο για τουλάχιστον 48 ώρες στους 60 °C.
2. Η περιεκτικότητα των φύλλων του κάθε ατόμου σε άζωτο (LNC) και άνθρακα (LCC) υπολογίστηκε με τη χρήση ενός στοιχειομετρικού αναλυτή (LECO, TruSpec Micro, St. Joseph, USA), σύμφωνα με τις οδηγίες του κατασκευαστή.
3. 0,1 γραμμάρια αποξηραμένου και κονιορτοποιημένου δείγματος φύλλων από κάθε άτομο ζυγίστηκαν μέσα σε έλασμα κασσιτέρου και σφραγίστηκαν σε σχήμα σφαιριδίων.
4. Τα σφαιρίδια τοποθετήθηκαν στον αυτόματο δειγματολήπτη του αναλυτή, ο οποίος βασίζεται στη μεθοδολογία της ανάφλεξης Dumas.
 - 4.1. Στην πρώτη φάση της ανάλυσης απομακρύνονται από το δείγμα ατμοσφαιρικά αέρια τα όποια είχαν εισέλθει στον αναλυτή κατά τη διαδικασία της γέμισης.
 - 4.2. Κατά τη δεύτερη φάση το δείγμα εισέρχεται στον κύριο κλίβανο στους 950 °C και κατακλύζεται με καθαρό οξυγόνο για άμεση ανάφλεξη.
 - 4.3. Μια σειρά υπέρυθρων ανιχνευτών μετρούν τη περιεκτικότητα των αναπτυσσόμενων αερίων σε άνθρακα και υδρογόνο.
 - 4.4. Ταυτόχρονα, 3 cm³ τμήματος του μίγματος δεσμεύονται σε ένα βρόγχο, το οξυγόνο αφαιρείται και τα οξείδια του αζώτου μετατρέπονται σε άζωτο (N₂).
 - 4.5. Τέλος ένας ανιχνευτής θερμικής αγωγιμότητας υπολογίζει την περιεκτικότητα του αζώτου.

Εξοπλισμός / Αναλώσιμα

- Κλίβανος
- Αναλυτής LECO TruSpec Micro, St. Joseph, USA
- Ψηφιακός ζυγός ακρίβειας τουλάχιστον τεσσάρων δεκαδικών
- Ελάσματα κασσιτέρου
- Σπάτουλα

Παράρτημα 4. Πρωτόκολλο μέτρησης περιεκτικότητας φωσφόρου^ε

Appendix 4. Phosphorus estimation protocol

Αντιδραστήρια

- **Πρότυπο διάλυμα παρακαταθήκης φωσφορικών, 50 mgPO₄³⁻-P /L:** 0,2195 g δισόξινουφωσφορικού καλίου (KH₂PO₄) ζυγίστηκαν και αραιώθηκαν στο 1 λίτρο με απιονισμένο νερό.
- **Όξινο διάλυμα μολυβδαινικών:** 125 g μολυβδαινικού αμμωνίου ((NH₄)₆Mo₇O₂₄*4H₂O) ζυγίστηκαν και διαλύθηκαν σε 400 ml απιονισμένου νερού με θέρμανση. Αφού το διάλυμα επανήλθε σε θερμοκρασία δωματίου προστέθηκαν 2,9 g τρυγικού καλιοαντιμονυλίου (K(SbO)C₄H₄O₆*¹/₂H₂O) και διαλύθηκαν. Το διάλυμα τοποθετήθηκε σε λουτρό πάγου και 1500 ml πυκνού θειικού οξέος (H₂SO₄) προστέθηκαν με αργό ρυθμό. Αφού το διάλυμα επανήλθε σε θερμοκρασία δωματίου αραιώθηκε στα 2 λίτρα με απιονισμένο νερό και αποθηκεύτηκε σε σκουρόχρωμο μπουκάλι στους 4 °C.
- **Διάλυμα ασκορβικού οξέος:** 105,6 g ασκορβικού οξέος (C₆H₈O₆) ζυγίστηκαν σε ογκομετρική φιάλη 1 λίτρου και διαλύθηκαν σε απιονισμένο νερό. Το διάλυμα αποθηκεύτηκε σε σκουρόχρωμο μπουκάλι στους 4 °C.
- **Μικτό αντιδραστήριο:** Πρέπει να παρασκευάζεται καθημερινά φρέσκο. 20 ml από το όξινο διάλυμα μολυβδαινικών και 10 ml από το διάλυμα ασκορβικού οξέος αραιώθηκαν στο 1 λίτρο με απιονισμένο νερό.

Διαδικασία

1. Τα κονιορτοποιημένα δείγματα φύλλων ξηράθηκαν σε κλίβανο για τουλάχιστον 48 ώρες στους 60 °C.
2. 0,2 – 0,25 g αποξηραμένου και κονιορτοποιημένου δείγματος φύλλων από κάθε άτομο ζυγίστηκαν μέσα σε οβίδες από teflon.
3. 5 ml HNO₃ και 3 ml H₂O₂ προστέθηκαν σε κάθε οβίδα μέσα σε απαγωγό αερίων και τα δείγματα αφέθηκαν για μισή ώρα για την ελεύθερη απομάκρυνση των αερίων προϊόντων της αντίδρασης.

^ε Η χώνευση δειγμάτων έγινε με τη βοήθεια μικροκυμάτων σύμφωνα με τη μέθοδο που περιγράφεται από τους Matejovic I, Durackova A (1994) Comparison of microwave digestion, wet and dry mineralization, and solubilization of plant sample for determination of calcium, magnesium, potassium, phosphorus, sodium, iron, zinc, copper, and manganese. Communications in Soil Science and Plant Analysis 25:1277–1288. <https://doi.org/10.1080/00103629409369114>. Και ο προσδιορισμός του φωσφόρου στα διαλύματα της χώνευσης σύμφωνα με την μέθοδο που περιγράφεται από την US Environmental Protection Agency (1978) Method 365.3: Phosphorus, all forms (colorimetric, ascorbic acid, two reagents). Retrieved from https://www.epa.gov/sites/production/files/2015-08/documents/method_365-3_1978.pdf

4. Οι οβίδες αναδεύτηκαν ελαφρά, σφραγίστηκαν και τοποθετήθηκαν σε φούρνο μικροκυμάτων **Samsung MW711K800** W για 1 λεπτό στα 180 W, 2 λεπτά στα 300 W, 2 λεπτά στα 450 W, 10 λεπτά στα 600 W, 1 λεπτό στα 100 W και 10 λεπτά στα 700 W.
5. Οι οβίδες τοποθετήθηκαν σε λουτρό πάγου μέχρι να επανέλθουν σε θερμοκρασία δωματίου μέσα σε απαγωγό αερίων.
6. Οι οβίδες αποσφραγίστηκαν για να απελευθερώσουν τα αέρια τους μέσα σε απαγωγό αερίων.
7. Τα δείγματα παραλήφθηκαν σε φυγοκεντρικούς σωλήνες με καπάκι και αραιώθηκαν στα 50 ml με απιονισμένο νερό μέσα σε απαγωγό αερίων.
8. Παρασκευάστηκε το μικτό αντιδραστήριο.
9. Για την ανάπτυξη του χρώματος 2 ml διαλύματος (δείγματος ή προτύπου) τοποθετήθηκαν σε ογκομετρική φιάλη των 50 ml και η φιάλη συμπληρώθηκε με μικτό αντιδραστήριο μέχρι τη χαραγή.
10. Τα δείγματα αφέθηκαν για μισή ώρα ώστε να αναπτυχθεί το χρώμα (μπλε).
11. Ο προσδιορισμός του φωσφόρου στα δείγματα έγινε με μέτρηση της απορρόφησης του (A) στα 880 nm με τη βοήθεια φασματόμετρου ορατού – υπεριώδους LAMBDA 25, PerkinElmer (Waltham, USA).
12. Το φασματόμετρο μηδενίστηκε με ‘τυφλό’ διάλυμα, που αντί για δείγμα η πρότυπο περιείχε 2 ml απιονισμένο νερό.
13. Το φασματόμετρο βαθμονομήθηκε σε ημερήσια βάση με τη μέθοδο των προσθηκών γνωστής ποσότητας, ως εξής:
 - 13.1. Από 5 ml ενός δείγματος τοποθετήθηκαν σε 3 σωλήνες.
 - 13.2. 0,9 ml απιονισμένου νερού προστέθηκαν στον πρώτο σωλήνα για την αντιστάθμιση της αραιώσης που συνέβαινε στα επόμενα διαλύματα.
 - 13.3. 0,6 ml απιονισμένου νερού και 0,3 ml προτύπου διαλύματος παρακαταθήκης προστέθηκαν στο δεύτερο σωλήνα. Αυτό αντιστοιχούσε σε προσθήκη 3 mg/L.
 - 13.4. 0,9 ml προτύπου διαλύματος παρακαταθήκης προστέθηκαν στον τρίτο σωλήνα προκαλώντας αύξηση της συγκέντρωσης κατά 9mg/L.
 - 13.5. Κατασκευάστηκε καμπύλη βαθμονόμησης της μορφής $A = f$ (συγκέντρωση) σύμφωνα με το τον νόμο Beer – Lambert, ο οποίος δηλώνει ότι η απορρόφηση είναι ανάλογη της περιεκτικότητας του αναλύτη.

14. Μετρήθηκε η απορρόφηση κάθε δείγματος και με τη βοήθεια της καμπύλης βαθμονόμησης υπολογίστηκε η συγκέντρωση του φωσφόρου στο διάλυμα της χώνευσης και στη συνέχεια η περιεκτικότητα του δείγματος των φύλλων σε φώσφορο.

Εξοπλισμός / Αναλώσιμα

- Δισόξινο φωσφορικό Κάλιο (KH_2PO_4)
- Ψηφιακός ζυγός ακρίβειας τουλάχιστον τεσσάρων δεκαδικών
- Σπάτουλα και δίσκοι ζύγισης
- Κωνικές φιάλες 1 λίτρου
- Απιονισμένο νερό
- Υδροβολέας
- Πλαστικό μπουκάλι 1 λίτρου
- Μολυβδαινικό αμμώνιο ($(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24} \cdot 4\text{H}_2\text{O}$)
- Ποτήρια, αναδευτήρες
- Τράπεζα θέρμανσης και ανάδευσης
- Τρυγικό καλιοαντιμονύλιο ($(\text{K}(\text{SbO})\text{C}_4\text{H}_4\text{O}_6 \cdot 1/2\text{H}_2\text{O})$)
- Λουτρό πάγου
- Θειικό οξύ (H_2SO_4)
- Κωνική φιάλη 2 λίτρων
- Καφέ μπουκάλι 2 λίτρων
- Ασκορβικό οξύ ($\text{C}_6\text{H}_8\text{O}_6$)
- Καφέ μπουκάλι 1 λίτρου
- Σιφώνιο των 20ml, βαθμονομημένο
- Σιφώνια των 10 ml, βαθμονομημένα και αριθμημένα
- Πουάρ
- Κλίβανος
- Οβίδες teflon με τα κλειδιά τους
- Χάρτινες ετικέτες
- Νιτρικό οξύ (HNO_3)
- Υπεροξείδιο του υδρογόνου (H_2O_2)
- Πυρέξ σκεύος με καπάκι και γάντια φούρνου
- Φούρνος μικροκυμάτων **Samsung MW711K800 W**
- Φυγοκεντρικοί σωλήνες των 50 ml με τις βάσεις τους.
- Αυτόματη πιπέτα, μύτες πιπέτας, πλαστικές πιπέτες
- Ογκομετρικές φιάλες των 50 ml
- Διηθητικό χαρτί
- Φασματόμετρο LAMBDA 25 Perkin Elmer, Waltham, USA
- Κυψελίδες

Παράρτημα 5. Πρωτόκολλο εκτίμησης ευφλεκτότητας

Appendix 5. Flammability estimation protocol

1. Ένα γραμμάριο υγιή, πλήρως ανεπτυγμένα, αποξηραμένα (σε κλίβανο για τουλάχιστον 48 ώρες στους 60 °C) φύλλα από κάθε δείγμα τοποθετήθηκαν σε κρύο πυριαντήριο (type 1400, Barnstead Thermolyne, Dubuque, USA). Καθ' όλη τη διάρκεια της καύσης η πόρτα παρέμεινε ανοιχτή ώστε να παρατηρείται το δείγμα.
2. Η μέτρηση του χρόνου ξεκίνησε όταν το πυριαντήριο θερμάνθηκε στους 60 °C.
3. Καταγράφηκαν:
 - 3.1. ο χρόνος εμφάνισης καπνού
 - 3.2. ο χρόνος εκκίνησης της πυρόλυσης, δηλαδή η ταχύτητα με την οποία το δείγμα αναφλέγηκε (ignitibility, sec, Anderson 1970; Gill and Zylstra 2005)
 - 3.3. ο χρόνος στον οποίο ολοκληρώθηκε η πυρόλυση
 - 3.4. το βάρος του δείγματος (αφού πρώτα επανήλθε σε θερμοκρασία δωματίου) μετά το τέλος της καύσης
4. Υπολογίστηκαν:
 - 4.1. η διάρκεια της καύσης του δείγματος, από την εκκίνηση έως το τέλος της πυρόλυσης (sustainability, sec, Anderson 1970; Gill and Zylstra 2005)
 - 4.2. ο λόγος της απώλειας μάζας του δείγματος προς το συνολικό χρόνο καύσης (από την εμφάνιση καπνού έως το τέλος της πυρόλυσης), δηλαδή ο ρυθμός της καύσης (combustibility, g sec⁻¹, Anderson 1970; Gill and Zylstra 2005)
 - 4.3. η απώλεια μάζας του δείγματος, ως ένδειξη της συνολικής θερμότητας που εκλύεται κατά την καύση (consumability, %, Martin et al. 1994)

Εξοπλισμός / Αναλώσιμα

- Πυριαντήριο type 1400, Barnstead Thermolyne, Dubuque, USA
- Πορσελάνινη κάψα
- Χρονόμετρο
- Μεταλλική τσιμπίδα
- Ψηφιακός ζυγός ακρίβειας τουλάχιστον τεσσάρων δεκαδικών

Παράρτημα 6. Περιβαλλοντική ετερογένεια ανάμεσα στις θέσεις δειγματοληψίας και κατά μήκος των κατανομών των υπό μελέτη ειδών στην Ελλάδα

Appendix 6. Environmental heterogeneity among sampling sites and along species' distributions in Greece

		<i>a. Topographic characteristics</i>						<i>b. Climatic characteristics</i>					
		<i>Lat</i>	<i>Lon</i>	<i>Elev.</i>	<i>Asp.</i>	<i>Slope</i>	<i>HL</i>	T_{mean}^{an}	T_{mean}^{wq}	T^{season}	$Prec^{an}$	$Prec^{wq}$	$Prec^{season}$
Thermo-Mediterranean vegetation:	<i>minimum</i>	35.0500	20.4747	2	0	0	0.46	9.7	18.0	50	444	5	24
	<i>1st quarter</i>	37.0144	22.4908	200	40	11	0.72	13.1	22.1	58	553	19	48
	<i>median</i>	39.0225	24.0084	432	116	19	0.88	15.2	23.2	62	647	31	74
	<i>mean</i>	38.2648	24.2333	458	137	19	0.84	14.8	22.9	62	690	43	64
	<i>3rd quarter</i>	39.3164	26.1645	602	230	25	0.95	16.4	24.2	66	766	74	81
	<i>maximum</i>	41.2312	26.5994	1298	349	41	1.10	18.6	25.5	75	1197	113	87
	<i>S.D.</i>	1.8	1.7	312.2	113.3	9.9	0.2	2.1	1.8	6.8	164.9	31.8	21.0
	Resprouters	<i>mean</i>	38.2549	24.1267	472	142	20	0.82	14.7	22.8	62	687	45
	<i>S.D.</i>	1.9	1.7	320.2	119.6	9.8	0.2	2.2	1.8	7.1	171.5	32.2	21.8
Broadleaved evergreen arborescent shrubs	<i>mean</i>	38.2653	24.0498	422	119	23	0.77	15.0	23.2	62	680	43	62
	<i>S.D.</i>	1.9	1.8	220.7	113.9	10.4	0.2	1.9	1.3	7.6	178.1	32.6	23.4
<i>Arbutus andrachne</i>	<i>mean</i>	38.4848	23.8206	480	135	25	0.73	14.6	22.9	64	678	49	58
	<i>S.D.</i>	1.8	1.9	192.7	125.0	10.4	0.2	2.0	1.4	7.7	179.5	34.6	24.3
<i>Arbutus unedo</i>	<i>mean</i>	38.1035	24.2187	379	107	21	0.79	15.4	23.4	61	681	39	65
	<i>S.D.</i>	2.0	1.7	235.0	106.6	10.2	0.2	1.8	1.3	7.5	182.0	31.4	23.0
Sclerophyllous evergreen arborescent shrubs	<i>mean</i>	38.2498	24.1651	498	154	18	0.85	14.6	22.7	62	690	45	63
	<i>S.D.</i>	1.9	1.7	358.7	121.6	9.2	0.1	2.4	2.0	6.9	169.3	32.2	21.1
<i>Phillyrea latifolia</i>	<i>mean</i>	38.3957	24.1028	478	135	19	0.81	14.5	22.7	62	684	47	61
	<i>S.D.</i>	2.0	1.7	347.2	117.6	9.9	0.1	2.2	1.9	7.1	180.0	32.5	21.9
<i>Pistacia lentiscus</i>	<i>mean</i>	37.3308	25.5794	165	174	16	0.90	17.2	24.6	57	660	16	81
	<i>S.D.</i>	2.0	0.9	151.8	118.9	9.4	0.1	0.8	0.5	5.5	100.2	7.5	6.3

<i>...continuing from page 85</i>		<i>Lat</i>	<i>Lon</i>	<i>Elev.</i>	<i>Asp.</i>	<i>Slope</i>	<i>HL</i>	T_{mean}^{an}	T_{mean}^{wq}	T^{season}	$Prec^{an}$	$Prec^{wq}$	$Prec^{season}$
<i>Quercus coccifera</i>	<i>mean</i>	38.4609	23.7237	627	160	19	0.85	13.7	22.0	63	705	54	57
	<i>S.D.</i>	1.7	1.6	346.7	127.1	8.9	0.1	2.2	2.0	6.6	182.5	31.8	21.0
Seeders	<i>mean</i>	38.2789	24.3863	437	130	18	0.87	14.9	23.0	61	694	42	65
	<i>S.D.</i>	1.8	1.8	301.4	103.9	9.9	0.1	2.0	1.7	6.5	156.3	31.5	19.7
Chamaephytes	<i>mean</i>	38.3277	24.0734	430	133	19	0.87	14.9	23.0	62	697	45	64
	<i>S.D.</i>	1.8	1.8	309.4	102.0	10.3	0.1	2.2	1.8	6.7	158.7	32.9	19.9
<i>Cistus creticus</i>	<i>mean</i>	38.6142	23.5860	490	146	20	0.86	14.3	22.6	63	697	56	57
	<i>S.D.</i>	1.8	1.8	338.6	104.3	10.8	0.2	2.4	2.1	7.1	180.2	35.4	21.1
<i>Cistus salvifolius</i>	<i>mean</i>	37.8182	24.9399	325	111	18	0.87	16.0	23.8	59	699	25	75
	<i>S.D.</i>	1.7	1.6	220.2	96.7	9.6	0.1	0.9	0.9	5.3	115.6	14.6	10.5
Coniferous trees	<i>mean</i>	38.1505	25.2096	455	122	16	0.87	15.0	23.0	61	686	34	70
	<i>S.D.</i>	2.0	1.3	286.6	111.0	8.7	0.1	1.6	1.4	6.1	153.6	26.6	18.9
<i>Pinus brutia</i>	<i>mean</i>	38.0198	25.6620	427	133	15	0.90	15.1	22.9	59	722	31	74
	<i>S.D.</i>	2.2	1.0	318.0	116.3	9.2	0.1	1.8	1.6	6.1	153.7	27.4	17.8
<i>Pinus halepensis</i>	<i>mean</i>	38.6408	23.5133	558	81	22	0.79	14.5	23.1	65	551	46	54
	<i>S.D.</i>	0.8	0.6	53.1	88.6	3.2	0.1	0.7	0.3	4.2	21.0	22.2	15.1

c. Edaphic characteristics

		<i>WHC</i>	<i>sand</i>	<i>clay</i>	<i>silt</i>	<i>SOM</i>	<i>SNC</i>	<i>SPC</i>	<i>SKC</i>	<i>SMgC</i>	<i>pH</i>	<i>EC</i>	<i>n</i>
Thermo-Mediterranean vegetation	<i>minimum</i>	42.89	28	7	4	0.2	0.43	0.001	0.016	0.08	5.5	36	65
	<i>1st quarter</i>	52.85	45	19	18	1.4	0.66	0.005	0.078	0.39	6.7	351	
	<i>median</i>	58.62	55	24	20	2.3	1.10	0.488	0.129	0.78	7.3	543	
	<i>mean</i>	62.03	54	25	21	2.5	1.35	0.360	0.180	1.14	7.2	642	
	<i>3rd quarter</i>	72.63	63	29	25	3.2	1.70	0.525	0.273	1.48	7.8	968	
	<i>maximum</i>	94.55	77	49	44	10.0	4.10	0.580	0.624	4.68	8.5	2020	
	<i>S.D.</i>	12.3	12.3	9.7	6.4	1.5	0.9	0.2	0.1	1.1	0.7	418.6	

...continuing from page 86		WHC	sand	clay	silt	SOM	SNC	SPC	SKC	SMgC	pH	EC	n
Resprouters	<i>mean</i>	64.13	52	26	22	2.8	1.47	0.336	0.192	1.15	7.2	649	50
	<i>S.D.</i>	12.5	12.6	10.0	6.8	1.6	0.9	0.2	0.1	1.0	0.7	434.4	
Broadleaved evergreen arborescent shrubs	<i>mean</i>	63.18	53	26	22	2.7	1.33	0.353	0.163	1.27	7.2	628	27
	<i>S.D.</i>	13.1	14.5	11.4	5.7	1.8	0.9	0.2	0.1	1.3	0.6	397.2	
<i>Arbutus andrachne</i>	<i>mean</i>	67.26	51	27	23	3.2	1.49	0.332	0.170	2.00	7.5	689	14
	<i>S.D.</i>	12.8	13.1	11.8	4.9	2.3	1.0	0.3	0.1	1.6	0.4	403.5	
<i>Arbutus unedo</i>	<i>mean</i>	60.23	54	25	21	2.4	1.22	0.367	0.158	0.74	7.0	585	19
	<i>S.D.</i>	12.9	15.6	11.4	6.4	1.4	0.9	0.2	0.1	0.7	0.7	398.4	
Sclerophyllous evergreen arborescent shrubs	<i>mean</i>	64.62	52	26	22	2.8	1.53	0.327	0.207	1.09	7.2	660	39
	<i>S.D.</i>	12.3	11.7	9.3	7.3	1.5	0.9	0.3	0.1	0.9	0.7	455.2	
<i>Phillyrea latifolia</i>	<i>mean</i>	66.52	51	27	22	3.0	1.54	0.321	0.209	1.30	7.2	677	23
	<i>S.D.</i>	11.4	12.2	9.4	8.2	1.4	0.9	0.3	0.1	1.0	0.6	458.8	
<i>Pistacia lentiscus</i>	<i>mean</i>	61.43	58	24	19	2.7	1.55	0.514	0.272	1.26	7.3	864	11
	<i>S.D.</i>	13.4	11.7	4.1	9.5	1.8	1.1	0.0	0.2	0.8	0.7	357.1	
<i>Quercus coccifera</i>	<i>mean</i>	64.51	52	25	23	2.7	1.53	0.260	0.182	0.89	7.1	572	32
	<i>S.D.</i>	12.7	11.3	10.3	5.9	1.5	0.9	0.3	0.1	0.7	0.8	473.0	
Seeders	<i>mean</i>	58.62	56	25	20	2.2	1.16	0.401	0.160	1.10	7.1	631	49
	<i>S.D.</i>	11.1	11.7	9.4	5.5	1.2	0.8	0.2	0.1	1.2	0.7	395.3	
Chamaephytes	<i>mean</i>	59.26	55	25	20	2.2	1.22	0.388	0.160	1.00	7.0	613	40
	<i>S.D.</i>	11.7	12.8	9.7	6.4	1.3	0.8	0.2	0.1	1.1	0.7	382.7	
<i>Cistus creticus</i>	<i>mean</i>	61.45	53	26	21	2.4	1.37	0.307	0.170	0.96	7.0	530	32
	<i>S.D.</i>	13.4	12.6	10.3	6.3	1.5	0.9	0.3	0.1	0.8	0.9	396.5	
<i>Cistus salviifolius</i>	<i>mean</i>	56.25	57	25	18	2.0	1.01	0.498	0.148	1.07	7.1	727	18
	<i>S.D.</i>	8.4	13.3	9.1	6.3	0.9	0.6	0.04	0.1	1.4	0.6	342.4	
Coniferous trees	<i>mean</i>	57.26	58	23	19	2.1	1.04	0.428	0.159	1.31	7.3	668	19
	<i>S.D.</i>	9.8	8.6	8.6	2.3	1.1	0.7	0.2	0.1	1.3	0.8	429.6	
<i>Pinus brutia</i>	<i>mean</i>	55.49	60	21	19	2.0	0.88	0.477	0.156	1.28	7.1	699	15
	<i>S.D.</i>	6.4	5.7	5.2	2.4	0.7	0.4	0.1	0.2	1.5	0.8	459.7	

<i>...continuing from page 87</i>		<i>WHC</i>	<i>sand</i>	<i>clay</i>	<i>silt</i>	<i>SOM</i>	<i>SNC</i>	<i>SPC</i>	<i>SKC</i>	<i>SMgC</i>	<i>pH</i>	<i>EC</i>	<i>n</i>
<i>Pinus halepensis</i>	<i>mean</i>	63.48	52	29	19	2.7	1.62	0.254	0.171	1.44	7.7	560	4
	<i>S.D.</i>	17.3	13.5	14.7	2.2	2.2	1.3	0.3	0.1	0.8	0.6	331.3	

¹ Lat, °: Latitude; Lon, °: Longitude; Elev., m: Elevation; Asp., °: Aspect; Slope, °; HL: Heat Load; T_{mean^{an}}, °C: mean annual temperature; T_{mean^{wq}}, °C: mean temperature of the warmest quarter; T_{season}, S.D.*100: temperature seasonality; Prec^{an}, mm: total annual precipitation; Prec^{wq}, mm: precipitation of the warmest quarter; Prec^{season}, coefficient of variation: precipitation seasonality; WHC, %: water holding capacity; sand, clay, silt, %; SOM, %: soil organic matter; SNC, SPC, SKC, SMgC, mg g⁻¹: soil nitrogen, phosphorus, potassium, and magnesium contents; EC, μS cm⁻¹: electrical conductivity; S.D., standard deviation

Παράρτημα 7. Έντεκα λειτουργικά χαρακτηριστικά εννέα κυρίαρχων θερμόφιλων μεσογειακών ειδών κατά μήκος της Ελλάδας

Appendix 7. Eleven functional traits of nine dominant thermo-Mediterranean species, measured across Greece

		SLA	LDMC	L_{Th}	LNC	LPC	LCC	L_A	L_W	L_L	L_A:B_A	SWD	n
Thermo-Mediterranean vegetation	<i>minimum</i>	6.14	146.76	0.08	6.38	0.28	401.76	0.29	0.13	1.35	0.86	0.18	810
	<i>1st quarter</i>	59.48	284.91	0.26	10.63	0.65	466.49	1.78	1.00	2.36	9.25	0.71	
	<i>median</i>	78.42	401.34	0.32	12.67	0.90	487.58	2.73	1.32	3.02	13.39	0.81	
	<i>mean</i>	101.41	388.32	0.36	13.34	1.00	483.11	5.54	1.58	3.96	19.06	0.80	
	<i>3rd quarter</i>	125.69	474.54	0.43	15.79	1.21	498.47	4.92	1.80	5.55	23.47	0.88	
	<i>maximum</i>	347.24	789.13	0.92	30.97	3.37	540.26	50.41	6.17	12.95	135.66	1.56	
	<i>C.V.</i>	0.58	0.31	0.39	0.28	0.48	0.04	1.28	0.67	0.56	0.81	0.17	
Resprouters	<i>mean</i>	78.17	443.35	0.32	12.20	0.80	494.21	7.52	1.95	3.75	19.91	0.84	473
	<i>C.V.</i>	0.41	0.22	0.28	0.28	0.40	0.02	1.15	0.59	0.54	0.90	0.12	
Broadleaved evergreen arborescent shrubs	<i>mean</i>	90.61	372.78	0.34	11.19	0.76	496.14	18.22	3.40	6.50	38.86	0.78	149
	<i>C.V.</i>	0.40	0.21	0.21	0.28	0.42	0.03	0.45	0.29	0.17	0.52	0.12	
<i>Arbutus andrachne</i>	<i>mean</i>	94.59	356.64	0.34	11.79	0.80	488.47	24.73	4.31	7.10	38.73	0.77	60
	<i>C.V.</i>	0.37	0.22	0.19	0.30	0.48	0.02	0.29	0.17	0.13	0.44	0.11	
<i>Arbutus unedo</i>	<i>mean</i>	87.93	383.65	0.34	10.79	0.74	501.31	13.84	2.79	6.10	38.94	0.79	89
	<i>C.V.</i>	0.42	0.19	0.22	0.26	0.37	0.02	0.38	0.21	0.17	0.56	0.12	
Sclerophyllous evergreen arborescent shrubs	<i>mean</i>	72.44	475.80	0.31	12.66	0.82	493.32	2.60	1.29	2.49	11.19	0.86	324
	<i>C.V.</i>	0.38	0.19	0.30	0.27	0.38	0.02	0.47	0.26	0.22	0.60	0.12	
<i>Phillyrea latifolia</i>	<i>mean</i>	93.53	437.61	0.26	14.76	0.90	498.85	2.44	1.23	2.43	10.37	0.86	110
	<i>C.V.</i>	0.34	0.20	0.25	0.29	0.41	0.02	0.37	0.21	0.19	0.47	0.12	
<i>Pistacia lentiscus</i>	<i>mean</i>	51.78	477.22	0.43	10.63	0.59	502.31	1.89	1.00	2.35	17.64	0.90	55
	<i>C.V.</i>	0.22	0.12	0.26	0.16	0.39	0.01	0.27	0.16	0.15	0.60	0.07	

...continuing from page 89		SLA	LDMC	L _{Th}	LNC	LPC	LCC	L _A	L _W	L _L	L _A :B _A	SWD	<i>n</i>
<i>Quercus coccifera</i>	mean	65.00	501.74	0.30	11.91	0.84	486.38	2.95	1.43	2.57	9.54	0.86	159
	C.V.	0.27	0.18	0.21	0.18	0.30	0.01	0.49	0.25	0.24	0.48	0.12	
Seeders	mean	134.04	311.07	0.41	14.95	1.28	467.54	2.75	1.04	4.25	17.88	0.74	337
	C.V.	0.53	0.33	0.43	0.23	0.41	0.05	0.57	0.56	0.57	0.62	0.21	
Chamaephytes	mean	164.15	258.78	0.33	15.93	1.38	456.83	3.25	1.35	2.89	20.58	0.76	243
	C.V.	0.37	0.25	0.39	0.20	0.40	0.03	0.48	0.26	0.22	0.57	0.23	
<i>Cistus creticus</i>	mean	171.71	252.88	0.32	16.62	1.55	457.79	3.29	1.35	2.97	16.37	0.73	153
	C.V.	0.37	0.27	0.42	0.20	0.38	0.02	0.48	0.26	0.22	0.50	0.22	
<i>Cistus salviifolius</i>	mean	151.29	268.81	0.36	14.75	1.10	455.19	3.18	1.36	2.75	27.74	0.80	90
	C.V.	0.34	0.22	0.34	0.19	0.32	0.03	0.47	0.27	0.22	0.49	0.23	
Coniferous trees	mean	56.20	446.25	0.62	12.43	1.00	495.24	1.46	0.24	7.77	10.90	0.69	94
	C.V.	0.12	0.12	0.18	0.23	0.30	0.02	0.36	0.28	0.20	0.33	0.16	
<i>Pinus brutia</i>	mean	56.06	445.07	0.66	12.67	1.03	493.24	1.59	0.26	8.10	11.20	0.71	74
	C.V.	0.12	0.12	0.12	0.23	0.30	0.02	0.29	0.25	0.17	0.32	0.16	
<i>Pinus halepensis</i>	mean	56.74	450.59	0.47	11.55	0.89	502.68	0.97	0.19	6.56	9.77	0.64	20
	C.V.	0.10	0.11	0.15	0.21	0.24	0.01	0.45	0.23	0.27	0.36	0.12	

² SLA, cm² g⁻¹: specific leaf area; LDMC, mg g⁻¹: leaf dry matter content; L_{Th}, mm: leaf thickness; LNC, LPC & LCC, mg g⁻¹: leaf nitrogen, phosphorus & carbon concentrations; L_A, cm²: leaf area; L_W, cm: leaf width; L_L, cm: leaf length; L_A:B_A, m² m⁻²: leaf area-basal area ratio; SWD, g cm⁻³: stem wood density;

³ C.V., coefficient of variation

Παράρτημα 8. Σημαντικές συσχετίσεις ανάμεσα στα 11 λειτουργικά χαρακτηριστικά
Appendix 8. Significant bivariate relationships³ among the 11 functional traits,
measured in Mediterranean lowland thermophilous vegetation along Greece

<i>a. Thermo-Mediterranean vegetation</i>				n = 810	Differences among groups
Functional traits		β	α	R ²	
SLA	LDMC	-0.43 (-0.44 to -0.41)	262.35 (255.02 to 269.68)	0.60***	yes***
SLA	L _{Th}	-381.6 (-355.84 to -409.23)	231.58 (221.4 to 241.76)	0.19***	yes***
SLA	LNC	14.37 (15.33 to 13.47)	-92.69 (-105.19 to -80.18)	0.32***	yes***
SLA	LPC	118.5 (126.29 to 111.2)	-18.25 (-25.88 to -10.61)	0.38***	yes***
SLA	LCC	-2.41 (-2.27 to -2.56)	1264.24 (1193.43 to 1335.04)	0.37***	yes***
SLA	L _w	59.5 (64.28 to 55.07)	9.98 (1.93 to 18.02)	0.01 **	yes***
SLA	L _A :B _A	4.48 (4.84 to 4.15)	19.7 (12.68 to 26.72)	0.03***	yes***
SLA	SWD	-387.02 (-358.69 to -417.59)	405.11 (381.11 to 429.11)	0.08***	yes***
LDMC	L _{Th}	947.21 (1015.99 to 883.09)	53.23 (27.24 to 79.22)	0.02***	yes***
LDMC	LNC	-34.53 (-32.47 to -36.71)	844.05 (814.77 to 873.34)	0.21***	yes***
LDMC	LPC	-293.87 (-275.98 to -312.93)	671.5 (651.85 to 691.14)	0.22***	yes***
LDMC	LCC	5.65 (5.96 to 5.35)	-2342.3 (-2488.68 to -2195.91)	0.32***	yes***
LDMC	L _A	-3.95 (-3.67 to -4.25)	541.14 (524.88 to 557.39)	0.02***	yes***
LDMC	L _w	-147.6 (-137.94 to -157.94)	601.77 (582.86 to 620.67)	0.03***	yes***
LDMC	L _A :B _A	-11.08 (-10.35 to -11.86)	577.73 (561.35 to 594.1)	0.07***	yes***
LDMC	SWD	952.69 (1019.22 to 890.5)	-370.68 (-423 to -318.37)	0.08***	yes***
L _{Th}	LNC	-0.04 (-0.03 to -0.04)	0.83 (0.79 to 0.86)	0.06***	yes***
L _{Th}	LPC	-0.32 (-0.29 to -0.34)	0.65 (0.62 to 0.67)	0.03***	yes **
L _{Th}	LCC	0.01 (0.01 to 0.01)	-2.57 (-2.79 to -2.34)	0.01 **	yes***
L _{Th}	L _A	0 (0 to 0)	0.52 (0.5 to 0.53)	0.02***	yes***
L _{Th}	L _w	-0.17 (-0.16 to -0.19)	0.6 (0.58 to 0.62)	0.10***	yes***
L _{Th}	L _L	0.06 (0.07 to 0.06)	0.11 (0.09 to 0.13)	0.20***	yes***
LNC	LPC	8.93 (9.46 to 8.42)	4.62 (4.09 to 5.15)	0.36***	yes***
LNC	LCC	-0.17 (-0.16 to -0.18)	94.9 (89.62 to 100.17)	0.20***	No
LNC	L _L	-1.7 (-1.58 to -1.82)	19.7 (19.14 to 20.26)	0.04***	yes***
LNC	SWD	-27.35 (-25.38 to -29.47)	34.97 (33.31 to 36.63)	0.04***	yes***
LPC	LCC	-0.02 (-0.02 to -0.02)	10.31 (9.71 to 10.91)	0.26***	yes***
LPC	L _w	-0.48 (-0.44 to -0.52)	1.65 (1.58 to 1.72)	0.01 **	yes***
LPC	SWD	-3.18 (-2.96 to -3.41)	3.49 (3.31 to 3.67)	0.09***	No
LCC	L _L	10.13 (10.81 to 9.49)	444.05 (440.84 to 447.25)	0.08***	yes***
LCC	SWD	164.2 (176.83 to 152.47)	352.9 (343 to 362.81)	0.04***	yes***
L _A	L _w	53.66 (55.77 to 51.63)	-36.17 (-39.18 to -33.17)	0.90***	yes***
L _A	L _L	26.24 (27.43 to 25.11)	-41.69 (-45.29 to -38.08)	0.31***	yes***
L _A	L _A :B _A	3.04 (3.25 to 2.84)	-10.53 (-13.92 to -7.14)	0.42***	yes***
L _w	L _L	0.49 (0.51 to 0.46)	-0.06 (-0.15 to 0.02)	0.11***	yes***
L _w	L _A :B _A	0.07 (0.08 to 0.07)	0.17 (0.08 to 0.27)	0.40***	yes***
L _L	L _A :B _A	0.16 (0.17 to 0.15)	0.84 (0.6 to 1.07)	0.14***	yes***
L _L	SWD	-17.05 (-15.88 to -18.32)	17.51 (16.52 to 18.51)	0.08***	yes***

		<i>b. Broadleaved evergreen arborescent shrubs</i>		n = 149
Functional traits		β	α	R ²
SLA	LDMC	-0.41 (-0.45 to -0.37)	239.81 (224.9 to 254.73)	0.65***
SLA	L _{Th}	-420.83 (-478.86 to -369.84)	231.63 (212.49 to 250.76)	0.38***
SLA	LNC	10.57 (8.83 to 12.66)	-30.17 (-52.09 to -8.24)	0.05 **
SLA	LPC	109.61 (91.98 to 130.62)	4.81 (-10.24 to 19.85)	0.15***
SLA	L _A	0.4 (0.34 to 0.47)	15.27 (2.59 to 27.95)	0.14***
SLA	L _W	30.94 (26.38 to 36.3)	-17.55 (-35.16 to 0.06)	0.10***
SLA	L _L	28.83 (24.76 to 33.56)	-99.58 (-128.48 to -70.67)	0.18***
SLA	L _A :B _A	1.87 (1.58 to 2.21)	18.17 (4.98 to 31.36)	0.03 *
SLA	SWD	-369.39 (-441.7 to -308.92)	375.51 (323.34 to 427.67)	0.05***
LDMC	L _{Th}	1064.75 (915.61 to 1238.17)	6.7 (-49.98 to 63.38)	0.24***
LDMC	LNC	-26.45 (-31.28 to -22.36)	668.18 (616.42 to 719.94)	0.11***
LDMC	LPC	-278.97 (-332.69 to -233.92)	582.17 (542.73 to 621.61)	0.14***
LDMC	L _A	-1.03 (-1.22 to -0.87)	556.54 (521.89 to 591.18)	0.09***
LDMC	L _W	-78.92 (-92.8 to -67.12)	639.7 (593.55 to 685.86)	0.09***
LDMC	L _L	-72.41 (-84.94 to -61.72)	842.47 (765.69 to 919.24)	0.10***
LDMC	SWD	883.42 (750.67 to 1039.64)	-316.96 (-430.34 to -203.59)	0.18***
L _{Th}	LPC	-0.27 (-0.31 to -0.23)	0.54 (0.51 to 0.58)	0.18***
L _{Th}	L _A	0 (0 to 0)	0.51 (0.48 to 0.55)	0.10***
L _{Th}	L _W	-0.07 (-0.09 to -0.06)	0.59 (0.55 to 0.63)	0.08***
L _{Th}	L _L	-0.07 (-0.08 to -0.06)	0.78 (0.71 to 0.85)	0.16***
L _{Th}	L _A :B _A	0 (-0.01 to 0)	0.5 (0.47 to 0.53)	0.04 *
L _{Th}	SWD	0.87 (0.73 to 1.05)	-0.34 (-0.46 to -0.21)	0.03 *
LNC	LPC	10.57 (9.12 to 12.25)	3.18 (1.98 to 4.39)	0.39***
LNC	LCC	-0.24 (-0.28 to -0.2)	130.34 (110.71 to 149.98)	0.06 **
LPC	L _A	0 (0 to 0)	0.11 (-0.01 to 0.23)	0.09***
LPC	L _W	0.27 (0.23 to 0.32)	-0.18 (-0.34 to -0.01)	0.07***
LPC	L _L	0.25 (0.21 to 0.3)	-0.88 (-1.17 to -0.59)	0.11***
LCC	L _A	-0.16 (-0.19 to -0.14)	525.21 (520.07 to 530.36)	0.14***
LCC	L _W	-12.73 (-14.94 to -10.85)	539.31 (532.06 to 546.57)	0.18***
LCC	L _L	-11.3 (-13.45 to -9.49)	569.47 (556.41 to 582.54)	0.06 **
L _A	L _W	77.3 (74.43 to 80.28)	-82.08 (-92.23 to -71.94)	0.94***
L _A	L _L	73.74 (68.99 to 78.8)	-296.68 (-328.68 to -264.68)	0.84***
L _A	L _A :B _A	4.47 (3.82 to 5.22)	10.91 (-18.99 to 40.81)	0.09***
L _W	L _L	0.94 (0.86 to 1.03)	-2.7 (-3.27 to -2.14)	0.67***
L _W	L _A :B _A	0.06 (0.05 to 0.07)	1.18 (0.8 to 1.57)	0.07 **
L _L	L _A :B _A	0.06 (0.05 to 0.07)	4.15 (3.71 to 4.58)	0.13***

...continuing from page 92

		<i>c. Sclerophyllous evergreen arborescent shrubs</i>		n = 324
Functional traits		β	α	R ²
SLA	LDMC	-0.31 (-0.34 to -0.28)	216.73 (201.93 to 231.52)	0.39***
SLA	L _{Th}	-252.61 (-279.31 to -228.46)	147.19 (139.17 to 155.21)	0.39***
SLA	LNC	7.29 (6.53 to 8.15)	-20.85 (-31.04 to -10.67)	0.24***
SLA	LPC	73.5 (65.93 to 81.95)	11.13 (4.39 to 17.86)	0.16***
SLA	L _A	1.94 (1.73 to 2.19)	20.6 (14.18 to 27.02)	0.04***
SLA	L _W	64.79 (57.61 to 72.86)	-12.72 (-22.81 to -2.64)	0.03 **
SLA	SWD	-245.42 (-277.02 to -217.43)	282.34 (256.32 to 308.36)	0.03 **
LDMC	LNC	-25.9 (-28.95 to -23.16)	797.16 (759.98 to 834.33)	0.14***
LDMC	LPC	-269.2 (-302.09 to -239.88)	687.54 (660.81 to 714.27)	0.02 *
LDMC	SWD	880.52 (784.36 to 988.47)	-289.53 (-378.56 to -200.5)	0.02 **
L _{Th}	LNC	-0.03 (-0.03 to -0.03)	0.67 (0.62 to 0.71)	0.10***
L _{Th}	LPC	-0.29 (-0.33 to -0.26)	0.54 (0.51 to 0.57)	0.16***
L _{Th}	L _A	-0.01 (-0.01 to -0.01)	0.5 (0.47 to 0.52)	0.09***
L _{Th}	L _W	-0.26 (-0.29 to -0.23)	0.63 (0.59 to 0.67)	0.09***
L _{Th}	L _A :B _A	0.02 (0.02 to 0.02)	0.12 (0.1 to 0.15)	0.01 *
L _{Th}	SWD	0.95 (0.84 to 1.07)	-0.52 (-0.61 to -0.42)	0.05***
LNC	LPC	10.26 (9.24 to 11.38)	4.21 (3.3 to 5.11)	0.28***
LNC	SWD	-33.35 (-37.47 to -29.69)	41.27 (37.87 to 44.67)	0.01 *
LPC	LCC	-0.03 (-0.03 to -0.02)	13.15 (11.78 to 14.52)	0.06***
LPC	L _A	0.03 (0.02 to 0.03)	0.13 (0.05 to 0.22)	0.04***
LPC	L _W	0.89 (0.8 to 0.99)	-0.33 (-0.46 to -0.21)	0.05***
LPC	L _L	0.55 (0.49 to 0.61)	-0.56 (-0.72 to -0.4)	0.03 **
LPC	SWD	-3.36 (-3.75 to -3.01)	3.71 (3.39 to 4.03)	0.04***
LCC	L _A	-1.02 (-1.15 to -0.91)	519.54 (516.12 to 522.96)	0.02 *
LCC	L _W	-34.32 (-38.35 to -30.71)	537.38 (532.28 to 542.49)	0.05***
LCC	L _A :B _A	2.33 (2.07 to 2.61)	468.84 (465.6 to 472.09)	0.05***
LCC	SWD	130.17 (115.68 to 146.47)	380.71 (367.26 to 394.16)	0.04***
L _A	L _W	33.84 (32.48 to 35.24)	-17.65 (-19.44 to -15.86)	0.84***
L _A	L _L	21.76 (20.62 to 22.96)	-27.79 (-30.68 to -24.89)	0.64***
L _A	L _A :B _A	2.27 (2.02 to 2.55)	1.24 (-1.87 to 4.35)	0.04***
L _A	SWD	-125.97 (-142.03 to -111.72)	134.11 (120.88 to 147.35)	0.02 *
L _W	L _L	0.64 (0.59 to 0.69)	-0.3 (-0.42 to -0.17)	0.53***
L _W	SWD	-3.79 (-4.25 to -3.37)	4.55 (4.16 to 4.93)	0.03 **
L _L	L _A :B _A	0.11 (0.1 to 0.12)	1.31 (1.16 to 1.46)	0.05***
L _L	SWD	-6.07 (-6.86 to -5.37)	7.72 (7.07 to 8.37)	0.01 *

...continuing from page 93

		<i>d. Seasonal-dimorphic chamaephytes</i>		
		n = 243		
Functional traits		β	α	R ²
SLA	LDMC	-1.16 (-1.27 to -1.05)	454.35 (426.28 to 482.43)	0.32***
SLA	L _{Th}	-445.04 (-494.11 to -400.83)	308.8 (292.03 to 325.56)	0.35***
SLA	LNC	18.28 (16.32 to 20.49)	-127.55 (-161.23 to -93.86)	0.29***
SLA	LPC	112.33 (99.91 to 126.3)	8.85 (-10.27 to 27.97)	0.26***
SLA	LCC	-4.88 (-5.62 to -4.24)	2393.18 (2075.81 to 2710.56)	0.03 **
SLA	L _A	4.17 (3.68 to 4.72)	31.26 (13.15 to 49.37)	0.12***
SLA	L _W	174.12 (153.11 to 198)	-71.24 (-102.71 to -39.77)	0.06***
SLA	L _L	90.02 (80.14 to 101.12)	-96.71 (-127.65 to -65.77)	0.22***
SLA	SWD	-382.56 (-434.04 to -337.18)	450.86 (413.13 to 488.6)	0.11***
LDMC	L _{Th}	418.46 (368.48 to 475.21)	113.84 (94.81 to 132.88)	0.06***
LDMC	LNC	-16.87 (-19.24 to -14.8)	518.92 (482.98 to 554.87)	0.03 **
LDMC	LPC	-103.21 (-117.54 to -90.63)	392.76 (372.91 to 412.62)	0.08***
LDMC	L _A	-3.89 (-4.43 to -3.42)	375.67 (357.75 to 393.59)	0.07***
LDMC	L _W	-164.14 (-187.39 to -143.77)	473.1 (442.64 to 503.55)	0.05***
LDMC	L _L	-81.41 (-92.51 to -71.65)	486.35 (455.45 to 517.26)	0.06***
L _{Th}	LNC	-0.04 (-0.04 to -0.04)	0.96 (0.88 to 1.04)	0.23***
L _{Th}	LPC	-0.25 (-0.29 to -0.22)	0.67 (0.62 to 0.72)	0.08***
L _{Th}	L _A	-0.01 (-0.01 to -0.01)	0.61 (0.57 to 0.65)	0.04 **
L _{Th}	L _W	-0.37 (-0.43 to -0.33)	0.83 (0.76 to 0.9)	0.02 *
L _{Th}	L _L	-0.2 (-0.23 to -0.18)	0.9 (0.83 to 0.98)	0.10***
L _{Th}	SWD	0.82 (0.72 to 0.93)	-0.29 (-0.37 to -0.2)	0.16***
LNC	LPC	6.25 (5.54 to 7.05)	7.43 (6.35 to 8.52)	0.25***
LNC	L _L	4.94 (4.29 to 5.67)	1.68 (-0.37 to 3.72)	0.03 **
LNC	L _A :B _A	-0.31 (-0.35 to -0.27)	21.94 (20.95 to 22.93)	0.03 **
LNC	SWD	-20.55 (-23.52 to -17.95)	31.31 (29.15 to 33.47)	0.07***
LPC	LCC	-0.04 (-0.05 to -0.04)	20.45 (17.7 to 23.2)	0.07***
LPC	L _A	0.04 (0.03 to 0.04)	0.23 (0.05 to 0.41)	0.03 **
LPC	L _L	0.79 (0.69 to 0.91)	-0.92 (-1.25 to -0.59)	0.09***
LPC	L _A :B _A	-0.05 (-0.06 to -0.04)	2.29 (2.14 to 2.45)	0.02 *
LPC	SWD	-3.34 (-3.8 to -2.94)	3.87 (3.53 to 4.21)	0.11***
LCC	L _A	0.84 (0.72 to 0.96)	430.53 (426.27 to 434.79)	0.02 *
LCC	L _W	34.99 (30.39 to 40.29)	410.04 (403.14 to 416.94)	0.05***
LCC	SWD	76.47 (66.15 to 88.4)	399.5 (390.89 to 408.1)	0.03 **
L_A	L_W	42.51 (40.78 to 44.31)	-25.36 (-27.78 to -22.94)	0.91***
L_A	L_L	21.75 (20.62 to 22.96)	-30.28 (-33.66 to -26.89)	0.80***
L_A	L_A:B_A	1.38 (1.24 to 1.54)	4.63 (1.29 to 7.97)	0.34***
L_W	L_L	0.53 (0.49 to 0.58)	-0.17 (-0.3 to -0.05)	0.62***
L _W	L _A :B _A	0.03 (0.03 to 0.04)	0.71 (0.63 to 0.79)	0.35***
L_L	L_A:B_A	0.06 (0.06 to 0.07)	1.64 (1.47 to 1.82)	0.19***

...continuing from page 94

		<i>e. Coniferous trees</i>		n = 94
Functional traits		β	α	R ²
SLA	LDMC	-0.13 (-0.16 to -0.1)	112.56 (99.39 to 125.73)	0.13***
SLA	L _{Th}	-58.82 (-74.55 to -46.41)	92.49 (83.61 to 101.37)	0.09 **
SLA	LNC	2.25 (1.79 to 2.82)	28.34 (21.88 to 34.8)	0.09 **
SLA	LCC	-0.55 (-0.69 to -0.44)	328.12 (267.52 to 388.72)	0.07 **
LDMC	LNC	-18.8 (-22.52 to -15.7)	679.88 (636.98 to 722.78)	0.33***
LDMC	LCC	4.56 (3.7 to 5.62)	-1809.71 (-2285.63 to -1333.79)	0.06 *
LDMC	L _A	-10.28 (-12.74 to -8.29)	596.35 (562.73 to 629.97)	0.26***
LDMC	L _W	-813.24 (-988.06 to -669.34)	644.15 (604.73 to 683.58)	0.37***
LDMC	SWD	633.65 (516.4 to 777.52)	14.34 (-75.68 to 104.36)	0.15***
L _{Th}	LNC	0.04 (0.03 to 0.05)	0.13 (0.02 to 0.25)	0.08 **
L _{Th}	LCC	-0.01 (-0.01 to -0.01)	5.49 (4.39 to 6.59)	0.06 *
L _{Th}	L _A	0.02 (0.02 to 0.02)	0.31 (0.26 to 0.36)	0.54***
L _{Th}	L _W	1.76 (1.49 to 2.08)	0.2 (0.12 to 0.27)	0.48***
L _{Th}	L _L	0.07 (0.06 to 0.09)	0.07 (-0.04 to 0.18)	0.22***
L _{Th}	L _A :B _A	0.03 (0.02 to 0.04)	0.29 (0.21 to 0.37)	0.05 *
LNC	LCC	-0.26 (-0.32 to -0.21)	139.43 (111.03 to 167.83)	0.06 *
LNC	L _A	0.55 (0.45 to 0.67)	4.6 (2.94 to 6.26)	0.19***
LNC	L _W	42.7 (34.96 to 52.15)	2.12 (0.02 to 4.22)	0.29***
LPC	SWD	3.3 (2.65 to 4.12)	-1.27 (-1.78 to -0.77)	0.14***
LCC	L _A	-2.21 (-2.75 to -1.78)	526.85 (519.35 to 534.35)	0.07 *
LCC	L _W	-175.52 (-219.17 to -140.56)	537.21 (527.41 to 547.01)	0.09 **
L _A	L _W	87.33 (78.15 to 97.58)	-6.39 (-8.74 to -4.04)	0.64***
L _A	L _L	3.23 (2.81 to 3.71)	-10.85 (-14.4 to -7.31)	0.55***
L _A	L _A :B _A	1.45 (1.18 to 1.77)	-1.17 (-4.59 to 2.25)	0.11***
L _W	L _L	0.04 (0.03 to 0.05)	-0.07 (-0.13 to 0)	0.05 *
L _W	L _A :B _A	0.02 (0.01 to 0.02)	0.05 (0.01 to 0.09)	0.05 *
L _L	L _A :B _A	0.45 (0.37 to 0.55)	2.95 (1.96 to 3.94)	0.14***

² SLA, cm² g⁻¹: specific leaf area; LDMC, mg g⁻¹: leaf dry matter content; L_{Th}, mm: leaf thickness; LNC, LPC & LCC, mg g⁻¹: leaf nitrogen, phosphorus & carbon concentrations; L_A, cm²: leaf area; L_W, cm: leaf width; L_L, cm: leaf length; L_A:B_A, m² m⁻²: leaf area-basal area ratio; ; SWD, g cm⁻³: stem wood density

³ Standardized major axis regressions, $y = \alpha + \beta x$

⁴ (a) for the full dataset and (b through e) among 4 alternative life history strategies

⁵ In bold relationships that hold in all cases; in light blue panels relationships that hold in at least 4 of the 5 groups; in dark blue panels relationships that shift among the 5 groups

⁶ *: p < 0.05; **: p < 0.01; ***: p < 0.001

Παράρτημα 9. Χαρακτηριστικά ευφλεκτότητας των φύλλων εννέα κυρίαρχων θερμόφιλων μεσογειακών ειδών κατά μήκος της Ελλάδας
Appendix 9. Leaf flammability attributes of nine dominant thermo-Mediterranean species, measured across Greece

Flammability attributes		Ignitibility (sec)	Sustainability (sec)	Combustibility (g sec ⁻¹)	Consumability (%)	<i>n</i>
Thermo-Mediterranean vegetation	<i>minimum</i>	500	184	6.44 10 ⁻⁴	75.3	810
	<i>1st quarter</i>	818	315	1.30 10 ⁻³	90.0	
	<i>median</i>	873	367	1.45 10 ⁻³	93.4	
	<i>mean</i>	906	370	1.46 10 ⁻³	92.3	
	<i>3rd quarter</i>	947	421	1.62 10 ⁻³	95.0	
	<i>maximum</i>	1827	846	2.49 10 ⁻³	99.5	
	<i>C.V.</i>	0.18	0.21	0.17	0.04	
Resprouters	<i>mean</i>	939	367	1.50 10 ⁻³	94.1	473
	<i>C.V.</i>	0.19	0.22	0.18	0.02	
Broadleaved	<i>mean</i>	905	329	1.69 10 ⁻³	94.3	149
	<i>C.V.</i>	0.07	0.21	0.14	0.02	
<i>Arbutus andrachne</i>	<i>mean</i>	896	322	1.70 10 ⁻³	93.6	60
	<i>C.V.</i>	0.08	0.20	0.14	0.02	
<i>Arbutus unedo</i>	<i>mean</i>	911	334	1.68 10 ⁻³	94.8	89
	<i>C.V.</i>	0.07	0.21	0.15	0.01	
Sclerophyllous	<i>mean</i>	955	385	141 10 ⁻³	93.9	324
	<i>C.V.</i>	0.21	0.20	0.17	0.02	
<i>Phillyrea latifolia</i>	<i>mean</i>	984	387	1.37 10 ⁻³	93.1	110
	<i>C.V.</i>	0.27	0.16	0.16	0.02	
<i>Pistacia lentiscus</i>	<i>mean</i>	922	322	1.55 10 ⁻³	93.9	55
	<i>C.V.</i>	0.08	0.20	0.11	0.02	
<i>Quercus coccifera</i>	<i>mean</i>	946	406	1.39 10 ⁻³	94.5	159
	<i>C.V.</i>	0.19	0.20	0.19	0.02	
Seeders	<i>mean</i>	860	374	1.41 10 ⁻³	89.8	337
	<i>C.V.</i>	0.16	0.19	0.15	0.05	
Chamaephytes	<i>mean</i>	826	379	1.38 10 ⁻³	88.0	243
	<i>C.V.</i>	0.16	0.18	0.15	0.04	
<i>Cistus creticus</i>	<i>mean</i>	831	383	1.40 10 ⁻³	87.7	153
	<i>C.V.</i>	0.18	0.19	0.15	0.04	
<i>Cistus salviifolius</i>	<i>mean</i>	818	372	1.34 10 ⁻³	88.5	90
	<i>C.V.</i>	0.09	0.17	0.14	0.03	
Coniferous	<i>mean</i>	948	361	1.48 10 ⁻³	94.6	94
	<i>C.V.</i>	0.11	0.21	0.14	0.02	
<i>Pinus brutia</i>	<i>mean</i>	923	364	1.47 10 ⁻³	94.6	74
	<i>C.V.</i>	0.09	0.21	0.12	0.02	
<i>Pinus halepensis</i>	<i>mean</i>	1042	350	1.52 10 ⁻³	94.5	20
	<i>C.V.</i>	0.10	0.23	0.20	0.04	

³ C.V., coefficient of variation

Βιβλιογραφία

- Ackerly D, Knight C, Weiss S, et al (2002) Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia* 130:449–457. <https://doi.org/10.1007/s004420100805>
- Anderson HE (1970) Forest fuel ignitibility. *Fire Technol* 6:312–319. <https://doi.org/10.1007/BF02588932>
- Arianoutsou M, Diamantopoulos J (1985) Comparative phenology of five dominant plant species in maquis and phrygana ecosystems in Greece. *Phyton* 25:77–85
- Ashton IW, Miller AE, Bowman WD, Suding KN (2010) Niche complementarity due to plasticity in resource use: plant partitioning of chemical N forms. *Ecology* 91:3252–3260. <https://doi.org/10.1890/09-1849.1>
- Baeza MJ, Valdecantos A, Alloza JA, Vallejo VR (2007) Human disturbance and environmental factors as drivers of long-term post-fire regeneration patterns in Mediterranean forests. *Journal of Vegetation Science* 18:243–252. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2007.tb02535.x>
- Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting Linear Mixed-Effects Models using lme4. *Journal of Statistical Software* 67:1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Belcher CM, Mander L, Rein G, et al (2010) Increased fire activity at the Triassic/Jurassic boundary in Greenland due to climate-driven floral change. *Nature Geoscience* 3:426–429. <https://doi.org/10.1038/ngeo871>
- Bellingham PJ, Sparrow AD (2000) Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. *Oikos* 89:409–416. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.890224.x>
- Blonder B, Morrow CB, Maitner B, et al (2018) New approaches for delineating n-dimensional hypervolumes. *Methods in Ecology and Evolution* 9:305–319. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12865>
- Bolnick DI, Amarasekare P, Araújo MS, et al (2011) Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends Ecol Evol* 26:183–192. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.01.009>
- Bond WJ, Midgley JJ (1995) Kill Thy Neighbour: An Individualistic Argument for the Evolution of Flammability. *Oikos* 73:7–85. <https://doi.org/10.2307/3545728>
- Bond WJ, Scott AC (2010) Fire and the spread of flowering plants in the Cretaceous. *New Phytologist* 188:1137–1150. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03418.x>
- Bond WJ, Woodward FI, Midgley GF (2005) The global distribution of ecosystems in a world without fire. *New Phytologist* 165:525–538. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01252.x>

- Borghetti M, Cinnirella S, Magnani F, Saracino A (1998) Impact of long-term drought on xylem embolism and growth in *Pinus halepensis* Mill. *Trees* 12:187–195. <https://doi.org/10.1007/PL00009709>
- Bouyoucos GJ (1962) Hydrometer Method Improved for Making Particle Size Analyses of Soils. *Agronomy Journal* 54:464–465. <https://doi.org/10.2134/agronj1962.00021962005400050028x>
- Bowman DMJS, French BJ, Prior LD (2014) Have plants evolved to self-immolate? *Front Plant Sci* 5:Article 590. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00590>
- Bremner JM, Mulvaney CS (1982) Total Nitrogen. In: Page AL (ed) *Methods of Soil Analysis. Part 2. Chemical and Microbiological Properties*. American Society of Agronomy, Soil Science Society of America, Madison, WI, USA, pp 595–624
- Brodribb TJ (2009) Xylem hydraulic physiology: The functional backbone of terrestrial plant productivity. *Plant Science* 177:245–251. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2009.06.001>
- Bruelheide H, Dengler J, Purschke O, et al (2018) Global trait–environment relationships of plant communities. *Nature Ecology & Evolution* 2:1906–1917. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0699-8>
- Cardinale BJ, Duffy JE, Gonzalez A, et al (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486:59–67. <https://doi.org/10.1038/nature11148>
- Carrión JS, Sánchez-Gómez P, Mota JF, et al (2003) Holocene vegetation dynamics, fire and grazing in the Sierra de Gádor, southern Spain. *The Holocene* 13:839–849. <https://doi.org/10.1191/0959683603hl662rp>
- Casals P, Valor T, Rios AI, Shipley B (2018) Leaf and bark functional traits predict resprouting strategies of understory woody species after prescribed fires. *Forest Ecology and Management* 429:158–174. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.07.002>
- Cerabolini BEL, Brusa G, Ceriani RM, et al (2010) Can CSR classification be generally applied outside Britain? *Plant Ecol* 210:253–261. <https://doi.org/10.1007/s11258-010-9753-6>
- Chapin FS (1980) The Mineral Nutrition of Wild Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:233–260. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.11.110180.001313>
- Chave J, Coomes D, Jansen S, et al (2009) Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12:351–366. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x>
- Choat B, Jansen S, Brodribb TJ, et al (2012) Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* 491:752–760. <https://doi.org/10.1038/nature11688>
- Clark JS (2010) Individuals and the variation needed for high species diversity in forest trees. *Science* 327:1129–1132. <https://doi.org/10.1126/science.1183506>

- Clarke PJ, Lawes MJ, Midgley JJ, et al (2013) Resprouting as a key functional trait: how buds, protection and resources drive persistence after fire. *New Phytologist* 197:19–35. <https://doi.org/10.1111/nph.12001>
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, et al (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51:335. <https://doi.org/10.1071/BT02124>
- Cornwell WK, Elvira A, van Kempen L, et al (2015) Flammability across the gymnosperm phylogeny: the importance of litter particle size. *New Phytologist* 206:672–681. <https://doi.org/10.1111/nph.13317>
- Csardi G, Nepusz T (2006) The igraph software package for complex network research. *InterJournal, Complex Systems* 1695:1–9
- Darwin C, Wallace A (1858) On the tendency of species to form varieties; and on the perpetuation of varieties and species by natural means of selection. *Zoological Journal of the Linnean Society* 3:45–62. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1858.tb02500.x>
- Darwin CR (1859) *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray, London, UK
- de la Riva EG, Marañón T, Violle C, et al (2017) Biogeochemical and Ecomorphological Niche Segregation of Mediterranean Woody Species along a Local Gradient. *Front Plant Sci* 8. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01242>
- de la Riva EG, Tosto A, Pérez-Ramos IM, et al (2016) A plant economics spectrum in Mediterranean forests along environmental gradients: is there coordination among leaf, stem and root traits? *Journal of Vegetation Science* 27:187–199. <https://doi.org/10.1111/jvs.12341>
- de la Riva EG, Violle C, Pérez-Ramos IM, et al (2018) A Multidimensional Functional Trait Approach Reveals the Imprint of Environmental Stress in Mediterranean Woody Communities. *Ecosystems* 21:248–262. <https://doi.org/10.1007/s10021-017-0147-7>
- di Castri F (1981) Mediterranean-type shrublands of the world. In: di Castri F, Goodall DW, Specht RL (eds) *Mediterranean-type shrublands*. Elsevier, Amsterdam, Netherlands, pp 1–52
- Díaz S, Hodgson JG, Thompson K, et al (2004) The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *JAVS* 15:295–304. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2004.tb02266.x>
- Díaz S, Kattge J, Cornelissen JHC, et al (2016) The global spectrum of plant form and function. *Nature* 529:167–171. <https://doi.org/10.1038/nature16489>
- Dimitrakopoulos AP, Vlahou M, Anagnostopoulou ChG, Mitsopoulos ID (2011) Impact of drought on wildland fires in Greece: implications of climatic change? *Climatic Change* 109:331–347. <https://doi.org/10.1007/s10584-011-0026-8>

- Dobzhansky T (1973) Nothing in Biology Makes Sense Except in the Light of Evolution. *ambt* 35:125–129. <https://doi.org/10.2307/4444260>
- Donovan LA, Maherali H, Caruso CM, et al (2011) The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. *Trends in Ecology & Evolution* 26:88–95. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.11.011>
- Engelbrecht BMJ, Comita LS, Condit R, et al (2007) Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature* 447:80–82. <https://doi.org/10.1038/nature05747>
- Enquist BJ, Niklas KJ (2002) Global Allocation Rules for Patterns of Biomass Partitioning in Seed Plants. *Science* 295:1517–1520. <https://doi.org/10.1126/science.1066360>
- Enquist BJ, West GB, Charnov EL, Brown JH (1999) Allometric scaling of production and life-history variation in vascular plants. *Nature* 401:907–911. <https://doi.org/10.1038/44819>
- [EPA] US Environmental Protection Agency (1978) Method 365.3: Phosphorus, all forms (colorimetric, ascorbic acid, two reagents). Retrieved from https://www.epa.gov/sites/production/files/2015-08/documents/method_365-3_1978.pdf, last accessed 08/2018
- Fick SE, Hijmans RJ (2017) WorldClim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *Int J Climatol* 37:4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Flannigan MD, Stocks BJ, Wotton BM (2000) Climate change and forest fires. *Science of The Total Environment* 262:221–229. [https://doi.org/10.1016/S0048-9697\(00\)00524-6](https://doi.org/10.1016/S0048-9697(00)00524-6)
- Fortunel C, Fine PVA, Baraloto C (2012) Leaf, stem and root tissue strategies across 758 Neotropical tree species. *Functional Ecology* 26:1153–1161. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.02020.x>
- Founda D, Varotsos KV, Pierros F, Giannakopoulos C (2019) Observed and projected shifts in hot extremes' season in the Eastern Mediterranean. *Global and Planetary Change* 175:190–200. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2019.02.012>
- Freschet GT, Cornelissen JHC, van Logtestijn RSP, Aerts R (2010) Evidence of the 'plant economics spectrum' in a subarctic flora. *Journal of Ecology* 98:362–373. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01615.x>
- Fyllas NM, Christopoulou A, Galanidis A, et al (2017) Tree growth-climate relationships in a forest-plot network on Mediterranean mountains. *Science of the Total Environment* 598:393–403. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.04.145>
- Fyllas NM, Patiño S, Baker TR, et al (2009) Basin-wide variations in foliar properties of Amazonian forest: phylogeny, soils and climate. *Biogeosciences* 6:2677–2708. <https://doi.org/10.5194/bg-6-2677-2009>

- Fyllas NM, Troumbis AY (2009) Simulating vegetation shifts in north-eastern Mediterranean mountain forests under climatic change scenarios. *Global Ecology and Biogeography* 18:64–77. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00419.x>
- Gagnon PR, Passmore HA, Platt WJ, et al (2010) Does pyrogenicity protect burning plants? *Ecology* 91:3481–3486. <https://doi.org/doi.org/10.1890/10-0291.1>
- Gardner WH (1986) Water Content. In: Klute A (ed) *Methods of Soil Analysis. Part 1. Physical and Mineralogical Methods*. Soil Science Society of America, American Society of Agronomy, Madison, WI, USA
- Garnier E, Laurent G (1994) Leaf anatomy, specific mass and water content in congeneric annual and perennial grass species. *New Phytologist* 128:725–736. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1994.tb04036.x>
- Garnier E, Laurent G, Bellmann A, et al (2001) Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytologist* 152:69–83. <https://doi.org/10.1046/j.0028-646x.2001.00239.x>
- Gill AM (1975) Fire and The Australian Flora: A Review. *Australian Forestry* 38:4–25. <https://doi.org/10.1080/00049158.1975.10675618>
- Gill AM, Moore PHR (1996) *Ignitability of leaves of Australian plants*. CSIRO Plant Industry, Canberra, Australian Capital Territory, Australia
- Gill AM, Zylstra P (2005) Flammability of Australian forests. *Australian Forestry* 68:87–93. <https://doi.org/10.1080/00049158.2005.10674951>
- Grime JP (1979) *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*. John Wiley & Sons, New York, USA
- Grime JP (2006) *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*, 2nd edn. John Wiley & Sons, Chichester, UK
- Grime JP, Pierce S (2012) *The Evolutionary Strategies that Shape Ecosystems*. Wiley, UK
- Grootemaat S, Wright IJ, van Bodegom PM, et al (2015) Burn or rot: leaf traits explain why flammability and decomposability are decoupled across species. *Functional Ecology* 29:1486–1497. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12449>
- Gross N, Börger L, Soriano-Morales SI, et al (2013) Uncovering multiscale effects of aridity and biotic interactions on the functional structure of Mediterranean shrublands. *Journal of Ecology* 101:637–649. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12063>
- Gross N, Suding KN, Lavorel S, Roumet C (2007) Complementarity as a mechanism of coexistence between functional groups of grasses. *Journal of Ecology* 95:1296–1305. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01303.x>
- He T, Lamont BB, Downes KS (2011) Banksia born to burn. *New Phytologist* 191:184–196. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03663.x>

- Hermý M, Stieperaere H (1985) Capitalists and Proletarians (MacLeod 1894): An Early Theory of Plant Strategies. *Oikos* 44:364–366. <https://doi.org/10.2307/3544714>
- Hodgkinson KC (1998) Sprouting success of shrubs after fire: height-dependent relationships for different strategies. *Oecologia* 115:64–72. <https://doi.org/10.1007/s004420050492>
- Hodgson JG, Santini BA, Montserrat Marti G, et al (2017) Trade-offs between seed and leaf size (seed–phytomer–leaf theory): functional glue linking regenerative with life history strategies ... and taxonomy with ecology? *Annals of Botany* 120:633–652. <https://doi.org/10.1093/aob/mcx084>
- Hoffmann AA, Merilä J (1999) Heritable variation and evolution under favourable and unfavourable conditions. *Trends in Ecology & Evolution* 14:96–101. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01595-5](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01595-5)
- Hooper DU, Chapin FS, Ewel JJ, et al (2005) Effects of Biodiversity on Ecosystem Functioning: A Consensus of Current Knowledge. *Ecological Monographs* 75:3–35. <https://doi.org/10.1890/04-0922>
- Hutchinson G (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22:415–427
- Ibañez J, de Alba S, Boixadera J (1995) The pedodiversity concept and its measurement: application to soil information systems. In: King DA, Jones RJA, Thomasson AJ (eds) *European Land Information Systems for Agro-Environmental Monitoring*. Institute for Remote Sensing Applications, European Commission, Brussels, Luxembourg, pp 181–195
- Jacobsen AL, Agenbag L, Esler KJ, et al (2007) Xylem density, biomechanics and anatomical traits correlate with water stress in 17 evergreen shrub species of the Mediterranean-type climate region of South Africa. *Journal of Ecology* 95:171–183. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01186.x>
- Jung V, Albert CH, Violle C, et al (2014) Intraspecific trait variability mediates the response of subalpine grassland communities to extreme drought events. *Journal of Ecology* 102:45–53. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12177>
- Kamada T, Kawai S (1989) An algorithm for drawing general undirected graphs. *Information Processing Letters* 31:7–15. [https://doi.org/10.1016/0020-0190\(89\)90102-6](https://doi.org/10.1016/0020-0190(89)90102-6)
- Kattge J, Bönisch G, Díaz S, et al (2020) TRY plant trait database – enhanced coverage and open access. *Global Change Biology* 26:119–188. <https://doi.org/10.1111/gcb.14904>
- Kazakou E, Violle C, Roumet C, et al (2009) Litter quality and decomposability of species from a Mediterranean succession depend on leaf traits but not on nitrogen supply. *Ann Bot* 104:1151–1161. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp202>
- Keeley JE, Pausas JG, Rundel PW, et al (2011) Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits. *Trends in Plant Science* 16:406–411. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2011.04.002>

- Keeley JE, Rundel PW (2005) Fire and the Miocene expansion of C4 grasslands. *Ecology Letters* 8:683–690. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00767.x>
- Kerr B, Schwilk DW, Bergman A, Feldman MW (1999) Rekindling an old flame: A haploid model for the evolution and impact of flammability in resprouting plants. *Evol Ecol Res* 1:807–833
- King DA, Davies SJ, Tan S, Noor NSMd (2006) The role of wood density and stem support costs in the growth and mortality of tropical trees. *Journal of Ecology* 94:670–680. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01112.x>
- Koutsias N, Arianoutsou M, Kallimanis AS, et al (2012) Where did the fires burn in Peloponnisos, Greece the summer of 2007? Evidence for a synergy of fuel and weather. *Agricultural and Forest Meteorology* 156:41–53. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2011.12.006>
- Kramer-Walter KR, Bellingham PJ, Millar TR, et al (2016) Root traits are multidimensional: specific root length is independent from root tissue density and the plant economic spectrum. *Journal of Ecology* 104:1299–1310. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12562>
- Kutsch WL, Bahn M, Heinemeyer A (eds) (2010) *Soil Carbon Dynamics: An Integrated Methodology*, 1 edition. Cambridge University Press, Cambridge, UK
- Lavorel S, Díaz S, Cornelissen JHC, Garnier E, et al (2007) Plant functional types: are we getting any closer to the Holy Grail? In: Canadell JG, Pataki D, Pitelka L (eds) *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. The IGBP Series, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, Germany, pp 149-160
- Lavorel S, Garnier E (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16:545–556. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>
- Le Bagousse-Pinguet Y, Gross N, Maestre FT, et al (2017) Testing the environmental filtering concept in global drylands. *J Ecol* 105:1058–1069. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12735>
- Lê J, Husson F (2008) FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software* 25:1–18. <https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01>
- Liu Y, Stanturf J, Goodrick S (2010) Trends in global wildfire potential in a changing climate. *Forest Ecology and Management* 259:685–697. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.002>
- Lopez-Iglesias B, Villar R, Poorter L (2014) Functional traits predict drought performance and distribution of Mediterranean woody species. *Acta Oecologica* 56:10–18. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2014.01.003>
- Macarthur R, Levins R (1967) The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *The American Naturalist* 101:377–385. <https://doi.org/10.1086/282505>

- MacArthur RH, Wilson EO (1967) *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, USA
- Magalhães RMQ de, Schwilk DW (2012) Leaf traits and litter flammability: evidence for non-additive mixture effects in a temperate forest. *Journal of Ecology* 100:1153–1163. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2012.01987.x>
- Maire V, Gross N, Börger L, et al (2012) Habitat filtering and niche differentiation jointly explain species relative abundance within grassland communities along fertility and disturbance gradients. *New Phytologist* 196:497–509. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04287.x>
- Martin RE, Gordon DA, Gutierrez MG, et al (1994) Assessing the flammability of domestic and wildland vegetation. In: *Proceedings of the International Conference on Fire and Forest Meteorology*. Society of American Foresters, Bethesda, MD, USA, pp 130–137
- Martinez-Ferri E, Balaguer L, Valladares F, et al (2000) Energy dissipation in drought-avoiding and drought-tolerant tree species at midday during the Mediterranean summer. *Tree Physiology* 20:131–138. <https://doi.org/10.1093/treephys/20.2.131>
- McGill BJ, Enquist B, Weiher E, Westoby M (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21:178–185. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>
- Méndez-Alonzo R, Paz H, Cruz Zuluaga R, et al (2012) Coordinated evolution of leaf and stem economics in tropical dry forest trees. *Ecology* 93:2397–2406. <https://doi.org/10.1890/11-1213.1>
- Messier J, Lechowicz MJ, McGill BJ, et al (2017a) Interspecific integration of trait dimensions at local scales: the plant phenotype as an integrated network. *Journal of Ecology* 105:1775–1790. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12755>
- Messier J, McGill BJ, Enquist BJ, Lechowicz MJ (2017b) Trait variation and integration across scales: is the leaf economic spectrum present at local scales? *Ecography* 40:685–697. <https://doi.org/10.1111/ecog.02006>
- Messier J, McGill BJ, Lechowicz MJ (2010) How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology: How do traits vary across ecological scales? *Ecology Letters* 13:838–848. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01476.x>
- Mevik B-H, Wehrens R, Liland KH (programmers) (2016) *pls: Partial Least Squares and Principal Component Regression*, R package v. 2.6-0
- Michelaki C, Fyllas NM, Galanidis A, et al (2019) An integrated phenotypic trait-network in thermo-Mediterranean vegetation describing alternative, coexisting resource-use strategies. *Science of The Total Environment* 672:583–592. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.04.030>
- Miller AE, Bowman WD, Suding KN (2007) Plant uptake of inorganic and organic nitrogen: Neighbor identity matters. *Ecology* 88:1832–1840. <https://doi.org/10.1890/06-0946.1>

- Moreira F, Viedma O, Arianoutsou M, et al (2011) Landscape – wildfire interactions in southern Europe: Implications for landscape management. *Journal of Environmental Management* 92:2389–2402. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2011.06.028>
- Moreno JM, Arianoutsou M, González-Cabán A, et al (eds) (2014) Forest fires under climate, social and economic changes in Europe, the Mediterranean and other fire-affected areas of the world : FUME : lessons learned and outlook. Calyptra Pty, Adelaide, Australia
- Mouillot F, Field CB (2005) Fire history and the global carbon budget: a 1°× 1° fire history reconstruction for the 20th century. *Global Change Biology* 11:398–420. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.00920.x>
- Murray BR, Hardstaff LK, Phillips ML (2013) Differences in leaf flammability, leaf traits and flammability-trait relationships between native and exotic plant species of dry sclerophyll forest. *PLOS ONE* 8:e79205. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0079205>
- Mutch RW (1970) Wildland Fires and Ecosystems - A Hypothesis. *Ecology* 51:1046–1051. <https://doi.org/10.2307/1933631>
- Nelson DW, Sommers LE (1982) Total Carbon, Organic Carbon, and Organic Matter. In: Page AL (ed) *Methods of Soil Analysis. Part 2. Chemical and Microbiological Properties*. American Society of Agronomy, Soil Science Society of America, Madison, WI, USA, pp 539–579
- Niinemets Ü, Portsmouth A, Tena D, et al (2007) Do we underestimate the importance of leaf size in plant economics? Disproportional scaling of support costs within the spectrum of leaf physiognomy. *Ann Bot* 100:283–303. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm107>
- Oliver TH, Heard MS, Isaac NJB, et al (2015) Biodiversity and Resilience of Ecosystem Functions. *Trends in Ecology & Evolution* 30:673–684. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.08.009>
- Pacala SW, Tilman D (1994) Limiting Similarity in Mechanistic and Spatial Models of Plant Competition in Heterogeneous Environments. *The American Naturalist* 143:222–257. <https://doi.org/10.1086/285602>
- Page SE, Siegert F, Rieley JO, et al (2002) The amount of carbon released from peat and forest fires in Indonesia during 1997. *Nature* 420:61. <https://doi.org/10.1038/nature01131>
- Paula S, Arianoutsou M, Kazanis D, et al (2009) Fire-related traits for plant species of the Mediterranean Basin. *Ecology* 90:1420–1420. <https://doi.org/10.1890/08-1309.1>
- Paula S, Pausas JG (2008) Burning seeds: germinative response to heat treatments in relation to resprouting ability. *Journal of Ecology* 96:543–552. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01359.x>
- Pausas JG (2001) Resprouting vs seeding – a Mediterranean perspective. *Oikos* 94:193–194. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2001.t01-1-10979.x>
- Pausas JG (2004) Changes in fire and climate in the eastern Iberian peninsula (Mediterranean Basin). *Climatic Change* 63:337–350. <https://doi.org/10.1023/B:CLIM.0000018508.94901.9c>

- Pausas JG, Alessio GA, Moreira B, Corcobado G (2012) Fires enhance flammability in *Ulex parviflorus*. *New Phytologist* 193:18–23. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03945.x>
- Pausas JG, Bradstock RA, Keith DA, Keeley JE (2004) Plant functional traits in relation to fire in crown-fire ecosystems. *Ecology* 85:1085–1100. <https://doi.org/10.1890/02-4094>
- Pausas JG, Fernández-Muñoz S (2012) Fire regime changes in the Western Mediterranean Basin: from fuel-limited to drought-driven fire regime. *Climatic Change* 110:215–226. <https://doi.org/10.1007/s10584-011-0060-6>
- Pausas JG, Keeley JE (2009) A Burning Story: The Role of Fire in the History of Life. *BioScience* 59:593–601. <https://doi.org/10.1525/bio.2009.59.7.10>
- Pausas JG, Keeley JE (2014) Evolutionary ecology of resprouting and seeding in fire-prone ecosystems. *New Phytologist* 204:55–65. <https://doi.org/10.1111/nph.12921>
- Pausas JG, Keeley JE, Schwilk DW (2017) Flammability as an ecological and evolutionary driver. *J Ecol* 105:289–297. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12691>
- Pausas JG, Millán MM (2019) Greening and browning in a climate change hotspot: the Mediterranean Basin. *BioScience* 69:143–151. <https://doi.org/10.1093/biosci/biy157>
- Pausas JG, Verdú M (2005) Plant persistence traits in fire-prone ecosystems of the Mediterranean basin: a phylogenetic approach. *Oikos* 109:196–202. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13596.x>
- Pausas JG, Verdú M (2008) Fire reduces morphospace occupation in plant communities. *Ecology* 89:2181–2186. <https://doi.org/10.1890/07-1737.1>
- Pérez-Ramos IM, Roumet C, Cruz P, et al (2012) Evidence for a ‘plant community economics spectrum’ driven by nutrient and water limitations in a Mediterranean rangeland of southern France. *Journal of Ecology* 100:1315–1327. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12000>
- Pierce S, Brusa G, Vagge I, Cerabolini BEL (2013) Allocating CSR plant functional types: the use of leaf economics and size traits to classify woody and herbaceous vascular plants. *Functional Ecology* 27:1002–1010. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12095>
- Pierce S, Negreiros D, Cerabolini BEL, et al (2017) A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide. *Functional Ecology* 31:444–457. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12722>
- Pigliucci M (2003) Phenotypic integration: studying the ecology and evolution of complex phenotypes. *Ecology Letters* 6:265–272. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00428.x>
- Pigliucci M (2005) Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *Trends in Ecology & Evolution* 20:481–486. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.06.001>

- Plucinski MP, Anderson WR, Bradstock RA, Gill AM (2010) The initiation of fire spread in shrubland fuels recreated in the laboratory. *Int J Wildland Fire* 19:512–520. <https://doi.org/10.1071/WF09038>
- Poorter L, Wright SJ, Paz H, et al (2008) Are Functional Traits Good Predictors of Demographic Rates? Evidence from Five Neotropical Forests. *Ecology* 89:1908–1920. <https://doi.org/10.1890/07-0207.1>
- Quesada CA, Phillips OL, Schwarz M, et al (2012) Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. *Biogeosciences* 9:2203–2246. <http://dx.doi.org/10.5194/bg-9-2203-2012>
- R Core Team (2017) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria
- Ratcliffe S, Liebergesell M, Ruiz-Benito P, et al (2016) Modes of functional biodiversity control on tree productivity across the European continent. *Global Ecology and Biogeography* 25:251–262. <https://doi.org/10.1111/geb.12406>
- Raunkiaer CR (1934) *The Life Forms Of Plants And Statistical Plant Geography* being the collection of papers of C. Raunkiaer. Clarendon Press, Oxford, UK
- Reich PB (2014) The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology* 102:275–301. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12211>
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS (1997) From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proc Natl Acad Sci U S A* 94:13730–13734. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.25.13730>
- Reich PB, Wright IJ, Cavender-Bares J, et al (2003) The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *Int J Plant Sci* 164:S143–S164. <https://doi.org/10.1086/374368>
- Sack L, Holbrook NM (2006) Leaf Hydraulics. *Annual Review of Plant Biology* 57:361–381. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.56.032604.144141>
- Saura-Mas S, Lloret F (2007) Leaf and Shoot Water Content and Leaf Dry Matter Content of Mediterranean Woody Species with Different Post-fire Regenerative Strategies. *Ann Bot* 99:545–554. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl284>
- Saura-Mas S, Paula S, Pausas JG, Lloret F (2010) Fuel loading and flammability in the Mediterranean Basin woody species with different post-fire regenerative strategies. *International Journal of Wildland Fire* 19:783–794. <https://doi.org/10.1071/WF09066>
- Scarff FR, Westoby M (2006) Leaf litter flammability in some semi-arid Australian woodlands. *Functional Ecology* 20:745–752. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01174.x>
- Schellenberger Costa D, Gerschlauser F, Pabst H, et al (2017) Community-weighted means and functional dispersion of plant functional traits along environmental gradients on Mount Kilimanjaro. *Journal of Vegetation Science* 28:684–695. <https://doi.org/10.1111/jvs.12542>

- Schindler D, Hilborn R, Chasco B, et al (2010) Population diversity and the portfolio effect in an exploited species. *Nature* 465:609–612. <https://doi.org/10.1038/nature09060>
- Schwilk DW (2015) Dimensions of plant flammability. *New Phytologist* 206:486–488. <https://doi.org/10.1111/nph.13372>
- Schwilk DW, Ackerly DD (2001) Flammability and serotiny as strategies : correlated evolution in pines. *Oikos* 94:326–336
- Siefert A, Violle Cyrille, Loïc C, et al (2015) A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters* 18:1406–1419. <https://doi.org/10.1111/ele.12508>
- Simpson KJ, Ripley BS, Christin P-A, et al (2016) Determinants of flammability in savanna grass species. *Journal of Ecology* 104:138–148. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12503>
- Smith JL, Doran JW (1996) Measurement and Use of pH and Electrical Conductivity for Soil Quality Analysis. In: Doran JW, Jones AJ (eds) *Methods for Assessing Soil Quality*. Soil Science Society of America, Madison, WI, USA, pp 169–185
- Spinoni J, Vogt JV, Naumann G, et al (2018) Will drought events become more frequent and severe in Europe? *International Journal of Climatology* 38:1718–1736. <https://doi.org/10.1002/joc.5291>
- Suc J-P (1984) Origin and evolution of the Mediterranean vegetation and climate in Europe. *Nature* 307:429–432. <https://doi.org/10.1038/307429a0>
- Sun S, Jin D, Shi P (2006) The Leaf Size–Twig Size Spectrum of Temperate Woody Species Along an Altitudinal Gradient: An Invariant Allometric Scaling Relationship. *Ann Bot* 97:97–107. <https://doi.org/10.1093/aob/mcj004>
- Thanos CA, Daskalaku EN (2000) Reproduction in *Pinus halepensis* and *P. brutia*. In: Ne’eman G, Trabaud L (eds) *Ecology, Biogeography and Management of Pinus halepensis and P. brutia*. Backhuys Publishers, Leiden, Netherlands, pp 79–90
- Thomas AG (1982) Exchangeable Cations. In: Page AL (ed) *Methods of Soil Analysis. Part 2. Chemical and Microbiological Properties*. American Society of Agronomy, Soil Science Society of America, Madison, WI, USA, pp 159–165
- Troumbis AY, Trabaud L (1989) Some questions about flammability in fire ecology. *Acta Oecologica/ Oecologia Plantarum* 10:167–175
- Tsagari K, Karetos G, Proutsos N (2011) *Forest Fires in Greece, 1983-2008*. WWF Hellas and NAGREF-IMFE and FPT, Greece
- Turco M, Rosa-Cánovas JJ, Bedia J, et al (2018) Exacerbated fires in Mediterranean Europe due to anthropogenic warming projected with non-stationary climate-fire models. *Nature Communications* 9:3821. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-06358-z>

- Valladares F, Niinemets Ü (2007) The Architecture of Plant Crowns: From Design Rules to Light Capture and Performance. In: Pugnaire F, Valladares F (eds) *Functional Plant Ecology*, 2nd Edition. Taylor and Francis, New York, USA
- Vallejo VR, Arianoutsou M, Moreira F (2012) Fire Ecology and Post-Fire Restoration Approaches in Southern European Forest Types. In: Moreira F, Arianoutsou M, Corona P, De las Heras J (eds) *Post-Fire Management and Restoration of Southern European Forests*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp 93–119
- van Altena C, van Logtestijn R, Cornwell W, Cornelissen H (2012) Species composition and fire: non-additive mixture effects on ground fuel flammability. *Front Plant Sci* 3: <https://doi.org/10.3389/fpls.2012.00063>
- van der Molen MK, Dolman AJ, Ciais P, et al (2011) Drought and ecosystem carbon cycling. *Agricultural and Forest Meteorology* 151:765–773. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2011.01.018>
- Verdú M (2000) Ecological and evolutionary differences between Mediterranean seeders and resprouters. *Journal of Vegetation Science* 11:265–268. <https://doi.org/10.2307/3236806>
- Vesk PA, Westoby M (2004) Sprouting ability across diverse disturbances and vegetation types worldwide. *Journal of Ecology* 92:310–320. <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00871.x>
- Vilagrosa A, Chirino E, Peguero-Pina JJ, et al (2012) Xylem Cavitation and Embolism in Plants Living in Water-Limited Ecosystems. In: Aroca R (ed) *Plant Responses to Drought Stress*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp 63–109
- Violle C, Enquist BJ, McGill BJ, et al (2012) The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 27:244–252. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.11.014>
- Violle C, Navas M-L, Vile D, et al (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116:882–892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Warren R, Price J, VanDerWal J, et al (2018) The implications of the United Nations Paris Agreement on climate change for globally significant biodiversity areas. *Climatic Change* 147:395–409. <https://doi.org/10.1007/s10584-018-2158-6>
- Weil RR, Brady NC (2016) *The Nature and Properties of Soils*, 15th edition. Pearson Education, Harlow, UK
- Westoby M, Wright IJ (2006) Land-plant ecology on the basis of functional traits. 21: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.004>
- Wilson PJ, Thompson K, Hodgson JG (1999) Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *The New Phytologist* 143:155–162
- Witkowski ETF, Lamont BB (1991) Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia* 88:486–493. <https://doi.org/10.1007/BF00317710>

- Wright IJ, Ackerly DD, Bongers F, et al (2007) Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven neotropical forests. *Ann Bot* 99:1003–1015. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl066>
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, et al (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821–827. <https://doi.org/10.1038/nature02403>
- Yassoglou N, Tsadilas C, Kosmas C (2017) *The Soils of Greece*. Springer International Publishing, Cham, Switzerland
- Zedler PH (1995) Are some plants born to burn? *Trends in Ecology & Evolution* 10:393–395. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)89153-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)89153-3)
- Zhao W, van Logtestijn RSP, van Hal JR, et al (2019) Non-additive effects of leaf and twig mixtures from different tree species on experimental litter-bed flammability. *Plant Soil* 436:311–324. <https://doi.org/10.1007/s11104-019-03931-3>
- Zhao Y-T, Ali A, Yan E-R (2016) The plant economics spectrum is structured by leaf habits and growth forms across subtropical species. *Tree Physiology* 32:173–185. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpw098>
- Zuur AF, Ieno EN, Elphick CS (2010) A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution* 1:3–14. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2009.00001.x>
- Zylstra P, Bradstock RA, Bedward M, et al (2016) Biophysical mechanistic modelling quantifies the effects of plant traits on fire severity: species, not surface fuel loads, determine flame dimensions in eucalypt forests. *PLOS ONE* 11:e0160715. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0160715>