



UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN
FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES
INGEINERÍA EN BIOTECNOLOGÍA VEGETAL

**EFFECTOS DEL CALENTAMIENTO NOCTURNO Y CALENTAMIENTO A
LARGO PLAZO EN POBLACIONES ANTÁRTICAS DE *Deschampsia
antarctica* (Magnoliophyta: Poaceae)**

Tesis presentada a la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad de
Concepción para otorgar al título profesional Ingeniero/a en Biotecnología
Vegetal

POR: Byron Altamirano Quezada

Profesor Guía: Patricia Sáez Delgado

Profesor Guía: Martha Hernández De la Torre

Marzo, 2024

Concepción, Chile

© 2024, Byron Altamirano Quezada

Se autoriza la reproducción total o parcial, con fines académicos, por cualquier medio o procedimiento, incluyendo la cita bibliográfica del documento

EFFECTOS DEL CALENTAMIENTO NOCTURNO Y CALENTAMIENTO A
LARGO PLAZO EN POBLACIONES ANTÁRTICAS DE *Deschampsia antarctica*
(Magnoliophyta: Poaceae)

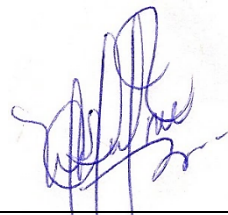


Profesor Guía

Patricia Sáez Delgado

Profesor Asociado

Dr. Ingeniero Forestal



Profesor Guía

Martha Hernández de la Torre

Profesor Asistente

Dr. Ingeniero Químico

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, quisiera expresar mi profundo agradecimiento a mis padres, quienes me han apoyado y alentado a dar el paso hacia adelante para estudiar aquello que siempre me ha gustado, por estar presentes a lo largo de este viaje de manera incondicional tanto en los momentos desafiantes y aquellos con felicidad. Agradezco infinitamente su inquebrantable respaldo. A mis tíos por abrirme las puertas de su hogar de manera incondicional y brindarme impulsos en esta etapa final, siempre estaré en deuda con ellos.

A la profesora Patricia Sáez por recibirme y permitirme trabajar con ella a pesar de tener tan poca experiencia, por su consideración en todo momento y comprensión cuando mas lo necesité, muchas gracias profe.

Al equipo de cultivo de tejidos, a Fran, Vale y Coni, por haberme enseñado desde lo más básico y orientado siempre que lo necesité. Al profesor León Bravo y su equipo de laboratorio por aceptarme y hacer de estos meses una experiencia inolvidable.

Finalmente agradecer el apoyo financiero del proyecto Fondecyt 1211231, INACH RT 18_18, y ANILLLO ACT210038.

TABLA DE CONTENIDO

RESUMEN	viii
ABSTRACT	x
I. INTRODUCCIÓN.....	1
II. METODOLOGÍA.....	8
2.1 Descripción del área de estudio y toma de datos.....	8
2.2 Análisis de intercambio de gases	9
2.3 Análisis anatómicos foliares	11
2.3.1 Densidad estomática	12
2.4 Anatomía asociada a hidráulica.....	13
2.5 Conductancia del mesófilo anatómica.....	14
2.6 Análisis estadístico	15
III. RESULTADOS	16
3.1 Efectos de calentamiento nocturno <i>in situ</i>	16
3.1.1 Parámetros fotosintéticos	16
3.1.2 Parámetros estructurales foliares y anatomía asociada a hidráulica	17
3.1.3 Conductancia del mesófilo anatómica	19
3.2 Efectos de calentamiento diurno a largo plazo.....	20
3.2.1 Parámetros fotosintéticos	20
3.2.2 Parámetros estructurales foliares y anatomía asociada a hidráulica	21
3.2.3 Conductancia del mesófilo anatómica	23
IV. DISCUSIÓN.....	25
4.1 Efectos del calentamiento nocturno.....	25
4.2 Efectos del calentamiento a largo plazo	28
V. CONCLUSIONES.....	31
VI. BIBLIOGRAFÍA.....	33
I. APÉNDICE	39

ÍNDICE DE TABLAS

TABLA N°	PÁGINA
<u>En el texto</u>	
Tabla 3.1. Parámetros fotosintéticos para <i>D. antarctica</i> creciendo en espacio abierto (EA), con calentamiento diurno (CD _{corto}), y calentamiento diurno + nocturno (CN): fotosíntesis neta (A _n), conductancia del mesófilo (g _m), conductancia estomática (g _s), tasa máxima de carboxilación (V _{cmax}), respiración oscura (R _{dark}) y concentración CO ₂ en cloroplastos (C _c).	17
Tabla 3.2. Parámetros foliares estructurales y anatomía de rasgos hidráulicos en <i>D. antarctica</i> creciendo en espacio abierto (EA), bajo calentamiento diurno (CD _{corto}), y calentamiento diurno+ nocturno (CN): masa de área foliar (LMA), densidad foliar (LD), conductancia hidráulica teórica (K _h), diámetro hidráulico medio (D _h) y densidad estomática (SD).....	18
Tabla 3.3. Mediciones basadas en valores anatómicos para <i>D. antarctica</i> creciendo en espacio abierto (EA), bajo calentamiento diurno (CD _{corto}), y calentamiento diurno + nocturno (CN): conductancia de mesófilo modelada (g _{m modelad}), grosor de la pared celular (T _{cw}), superficie de cloroplasto expuesta a espacio intracelular por superficie foliar (S _{c/S}), superficie de mesófilo expuesta a espacio intracelular por superficie foliar (S _{m/S}).....	19
Tabla 3.4. Parámetros fotosintéticos para <i>D. antarctica</i> creciendo en espacio abierto (EA) y dentro de OTC con calentamiento diurno a corto plazo (CD _{corto}), y calentamiento diurno a largo plazo (CD _{largo}): fotosíntesis neta (A _n), conductancia de mesófilo (g _m), conductancia estomática (g _s), tasa máxima de carboxilación (V _{cmax}), respiración oscura (R _{dark}) y concentración CO ₂ en cloroplastos (C _c).	21
Tabla 3.5. Parámetros foliares estructurales y anatomía de rasgos hidráulicos en <i>D. antarctica</i> creciendo en espacio abierto (EA), bajo calentamiento diurno a corto plazo (CD _{corto}), y calentamiento diurno a largo plazo (CD _{largo}): masa de área foliar (LMA), densidad foliar (LD), conductancia hidráulica teórica (K _h), diámetro hidráulico medio (D _h) y densidad estomática (SD).	22
Tabla 3.6. Mediciones basadas en valores anatómicos para <i>D. antarctica</i> creciendo en espacio abierto (EA), bajo calentamiento diurno a corto plazo (CD _{corto}), y calentamiento diurno a largo plazo (CD _{largo}): conductancia de mesófilo modelada (g _{m modelad}), grosor de la pared celular (T _{cw}), superficie de cloroplasto expuesta a espacio intracelular por superficie foliar (S _{c/S}) y superficie de mesófilo expuesta a espacio intracelular por superficie foliar (S _{m/S}).	24
Tabla A.1. Matriz de correlación de Pearson para datos fotosintéticos, anatómicos y anatómicos asociados a hidráulica en condiciones de espacio abierto (EA).	40

Tabla A.2. Matriz de correlación de Pearson para datos fotosintéticos, anatómicos y anatómicos asociados a hidráulica en condiciones de OTC calentamiento diurno a corto plazo (CD _{corto}).	41
Tabla A.3. Matriz de correlación de Pearson para datos fotosintéticos, anatómicos y anatómicos asociados a hidráulica en condiciones de OTC calentamiento diurno + nocturno (CN).	42
Tabla A.4. Matriz de correlación de Pearson para datos fotosintéticos, anatómicos y anatómicos asociados a hidráulica en condiciones de OTC calentamiento diurno a largo plazo (CD _{largo}).	43

RESUMEN

El cambio climático ha impactado la Península Antártica durante décadas, volviéndola altamente vulnerable. Las dos únicas especies de plantas vasculares de la región, *Deschampsia antarctica* y *Colobanthus quitensis*, han sido afectadas por este cambio. Estudios previos han demostrado que *D. antarctica* es más resistente al calentamiento simulado *in situ* que *C. quitensis*, mostrando respuestas menos marcadas en su tasa fotosintética y determinantes difusivos y bioquímicos. El calentamiento nocturno y la duración del calentamiento también influyen en las respuestas de las plantas, afectando la tasa de respiración y el balance de carbono, así como el tiempo necesario para que las especies respondan. Se plantearon preguntas específicas sobre los efectos del calentamiento nocturno y a corto y largo plazo en *D. antarctica*. Se sugirió que el calentamiento nocturno podría aumentar la fotosíntesis de *D. antarctica* para mantener un balance de carbono positivo, y que los cambios morfofisiológicos en esta especie se manifestarían a largo plazo debido a su escasa respuesta a corto plazo. En un ensayo en condiciones antárticas se evaluó cómo el calentamiento nocturno y a diferentes plazos afectan la asimilación de carbono y características anatómicas de *D. antarctica*. Se observó que el calentamiento nocturno no produjo cambios significativos en los rasgos asociados a fotosíntesis. Sin embargo, a largo plazo, se registró un incremento en estos rasgos. Esto sugiere que el tiempo de exposición al calentamiento es crucial en las respuestas de esta

especie. Estos resultados contribuyen a comprender las posibles respuestas de las plantas antárticas al cambio climático.

ABSTRACT

Climate change has impacted the Antarctic Peninsula for decades, rendering it highly vulnerable. The region's only two vascular plant species, *Deschampsia antarctica* and *Colobanthus quitensis*, have been affected by this change. Previous studies have shown that *D. antarctica* is more resilient to *in situ* simulated warming than *C. quitensis*, exhibiting less pronounced responses in its photosynthetic rate and diffusive and biochemical determinants. Nocturnal warming and the duration of warming also influence plant responses, affecting respiration rate and carbon balance, as well as the time required for species to respond. Specific questions were raised about the effects of nocturnal warming and short- and long-term warming on *D. antarctica*. It was suggested that nocturnal warming could increase *D. antarctica*'s photosynthesis to maintain a positive carbon balance, with morphophysiological changes in this species manifesting over the long term due to its limited short-term response. In a trial conducted under Antarctic conditions, the impacts of nocturnal warming and warming over different time scales on carbon assimilation and anatomical characteristics of *D. antarctica* were evaluated. Nocturnal warming was found to not produce significant changes in photosynthesis-associated traits. However, over the long term, an increase in these traits was recorded. This suggests that the duration of exposure to warming is crucial in this species' responses. These

findings contribute to understanding the potential responses of Antarctic plants to climate change.

I. INTRODUCCIÓN

La Antártida es la región más fría del mundo, con la mayor parte de su territorio cubierto de hielo y menos del 1% de éste, disponible para la colonización de plantas. La mayoría de esta área libre de nieve y hielo se encuentra ubicada a lo largo de la Península Antártica, islas asociadas y regiones costeras alrededor del continente Antártico (Cavieres et al., 2016). Esta área se conoce como la Antártica Marítima, y tiene un clima medianamente marítimo que contrasta con el clima de la Antártica Este. La temperatura anual media de la Península Antártica, (-1,8°C) es cerca de 7°C mayor que la temperatura de la costa Este en una latitud similar, presentando un rango entre 1 a 4 meses de valores de temperatura mayores a 0°C (Convey, 2013). Gracias al efecto marítimo, no hay mayores cambios en la temperatura con la latitud en la Península, manteniendo valores en un rango de -10°C y 15°C (Stanislaw, 2002).

La biota en general, y las plantas antárticas en particular, están constantemente lidiando con bajas temperaturas, esto contrasta con el Ártico, donde las temperaturas medidas durante el verano, incluso en zonas con fuerte influencia marítima, son muy superiores a 0°C (Hobbie, 2007). Por esta razón, se ha sugerido que el estrés por frío tiene mayor influencia en la Antártida que en el Ártico, explicando parcialmente la baja diversidad de especies encontrada en la primera (Green et al., 2007). Así, la vegetación en la Antártica es dominada por

musgos y líquenes, con sólo dos especies de plantas vasculares: *Deschampsia antarctica* Desv. (Poaceae) y *Colobanthus quitensis* (Caryophyllaceae) (Greene & Holtom, 1971).

La temperatura es uno de los factores con mayor efecto en el crecimiento y desarrollo de las plantas (Huang et al., 2012). En la Península Antártica, registros de temperatura muestran un incremento en las últimas décadas, superando ampliamente los registros del resto de la Antártida (Turner et al., 2014). Así, un aumento progresivo en la temperatura media del aire, en torno a 3,7°C, fue reportado en la última parte del siglo XX, mientras que los registros globales sólo indican aumentos de temperatura de 0,6 – 1,0°C por siglo (Vaughan et al., 2003). Como resultado, se ha reportado un incremento en las poblaciones de ambas especies de plantas vasculares antárticas, debido en parte, a un mayor éxito en sus ciclos reproductivos (Bravo et al., 2001; Day et al., 1999), el aumento en la duración de las estaciones de crecimiento, disminución de áreas bajo hielo y mayor frecuencia de lluvias (Fowbert & Ronald, 1994).

En especies que habitan lugares con grandes variaciones de temperatura durante sus temporadas de crecimiento, la habilidad para aclimatar la respiración depende del grado de aclimatación de su tasa fotosintética (Berry & Bjorkman, 1980). Esto puede ser particularmente relevante en hábitats hostiles, tales como las regiones polares, donde la pérdida de carbono a través de la respiración

representa una gran proporción del balance de carbono (Zaragoza-Castells et al., 2007). Así, aunque la respiración y la fotosíntesis son procesos independientes, y ambos son limitados por la temperatura foliar, ellos pueden responder de manera diferente y no lineal a la temperatura ambiental (Slot et al., 2008). Respecto a las respuestas de las plantas vasculares antárticas, frente a cambios en las condiciones medioambientales, se ha visto que *C. quitensis* responde significativamente, en el corto plazo. Particularmente, se ha visto que en condiciones más cálidas *in situ*, esta especie modifica varios rasgos anatómicos foliares que resultan en una mayor conductancia del mesófilo foliar (g_m). Este incremento en g_m , resulta a su vez en mayores tasas fotosintéticas, las cuales superan el incremento en la tasa respiratoria, lo que favorece fuertemente el balance de carbono, promoviendo un mayor crecimiento en *C. quitensis* (Sáez et al, 2018). Por otra parte, en *D. antarctica*, sólo escasos cambios han sido observados *in situ*. En general esta especie parece tener una capacidad de respuesta menor que *C. quitensis*, lo que abre nuevas interrogantes frente a los posibles efectos biológicos que el cambio climático en la Antártica pueda tener sobre *D. antarctica*: i) algunos estudios indican que el calentamiento nocturno podría tener mayores efectos que el diurno, debido a su efecto en el balance de carbono, por tanto: ¿cómo responderá *D. antarctica* al calentamiento nocturno *in situ*? Y ii) en otras condiciones experimentales se ha observado que las respuestas de las plantas pueden variar dependiendo del tiempo de exposición a

las condiciones de calentamiento, en base a esto: ¿cuáles son los efectos del calentamiento a largo plazo en *D. antarctica*?

Respecto a la primera interrogante, en ensayos de laboratorio se ha observado que *D. antarctica* tiene una respuesta respiratoria diferencial según la hora del día, demostrando mayor termosensibilidad a cambios a corto plazo que *C. quitensis*. A pesar de que estas respuestas son específicas en cada especie, ambas han sido capaces de mostrar un mayor balance de carbono con calentamiento nocturno, probablemente a través de mecanismos diferentes, siendo para *C. quitensis* la aclimatación de la respiración (R) y para *D. antarctica* el aumento de fotosíntesis a saturación de irradiación (A_{sat}) (Sanhueza et al., 2019). El aumento de la tasa de fotosíntesis con calentamiento nocturno, es un indicio de que la temperatura nocturna puede ser un factor ambiental significativo que regula la capacidad fotosintética en plantas, pero a menudo pasado por alto (Turnbull et al., 2002). Si bien en ensayos de laboratorio se observa un aumento de la fotosíntesis en las especies antárticas producto del calentamiento nocturno, lo que se correlaciona fuertemente con valores de balance de carbono (R/A) y resultando en una ganancia de carbono más positiva (menor R/A), esta correlación entre respiración y fotosíntesis está sólo presente en *C. quitensis*, sugiriendo que la respiración también contribuye a mantener este balance para dicha especie, mientras que para *D. antarctica*, el balance de carbono está determinado exclusivamente por la fotosíntesis (Sanhueza et al., 2019).

Respecto a la segunda interrogante, asociado al efecto del tiempo bajo condiciones de calentamiento, se ha propuesto que, para *D. antarctica*, dado los mínimos cambios observados a nivel de rasgos fotosintéticos en el corto el plazo (3 años), es probable que los cambios sean detectables tras un periodo de tiempo más largo bajo el efecto de aumento de temperatura (Saez et al., 2018a). Esto ha sido previamente reportado en estudios en el Ártico, en donde se han llevado a cabo ensayos que emplean cámaras de calentamiento pasivo tipo OTC (del inglés *open top chamber*) para examinar la respuesta de comunidades vegetales en la tundra húmeda y seca, similares a las encontradas en la Península Antártica. En sitios del norte de Alaska, sometidos a calentamiento a corto y largo plazo, las OTCs empleadas aumentaron la temperatura del aire cerca del suelo en una media de 0,6 – 2,2°C durante todo el periodo de crecimiento vegetativo (Hollister et al., 2005). Tanto la tundra húmeda y seca del norte respondieron a la condición de calentamiento moderado, en donde se observaron claras diferencias entre las respuestas iniciales y finales (corto y largo plazo). En estos ensayos, los cambios en la composición de las comunidades no mostraron patrones obvios entre los distintos lugares, en cambio, fueron más consistentes por forma de crecimiento: las briófitas y líquenes disminuyeron mientras que las Poaceae aumentaron. Estos cambios no reflejan necesariamente el efecto a largo plazo con calentamiento, ya que estuvieron influenciados por una respuesta a corto plazo. Estas pocas respuestas iniciales fueron, una disminución de la cobertura relativa en briofitas y líquenes contrastando con el aumento de la

cobertura relativa de Poaceae. Presuntamente, las especies que usaban el área del suelo como los líquenes, disminuyeron su población debido a la competencia por luz. La diferencia entre las respuestas en corto y largo plazo exhibe que los lugares con menor respuesta a corto plazo puedan, de hecho, cambiar más con el tiempo que un área con una respuesta inicial mayor, punto que es discernible si se continúa con la manipulación experimental y observación a largo plazo (Hollister et al., 2005). Como tal, la disminución del crecimiento de hojas con el paso del tiempo puede no significar una reducción en la productividad global, las especies árticas podrían estar produciendo mayor cantidad de individuos en lugar de aumentar la tasa de crecimiento de estas, lo que seguiría siendo un aumento de productividad en el tiempo. Por lo tanto, la idea generalizada es que, cuando se someten a temperaturas más cálidas, las plantas del Ártico muestran un aumento a corto plazo del crecimiento y reproducción, seguido de una menor respuesta a medida que estas agotan sus reservas de carbohidratos y nutrientes (Barrett & Hollister, 2016). Estudios previos han apoyado esta hipótesis debido a que las respuestas iniciales de plantas en calentamiento disminuyen tras un par de años de exposición. Sin embargo, esta idea no es respaldada por estudios de campo a largo plazo que han demostrado que plantas en el Ártico siguen respondiendo al calentamiento después de dos décadas con exposición a cambios de temperatura (Elmendorf et al., 2012).

En base a lo expuesto, se plantea que *D. antarctica* sometida a calentamiento nocturno aumentará su fotosíntesis para mantener un balance de carbono positivo y dada su escasa respuesta ya observada a corto plazo, los cambios morfofisiológicos de *D. antarctica* se observan en el largo plazo. Para esto, en un ensayo utilizando cámaras de calentamiento pasivo (OTC) previamente instaladas en condiciones antárticas, se evaluó el efecto de calentamiento nocturno y el calentamiento diurno a corto y largo plazo, sobre la asimilación de carbono de *D. antarctica* y rasgos anatómicos asociados, a fin de contribuir a desentrañar sus potenciales respuestas frente al cambio climático.

II. METODOLOGÍA

2.1 Descripción del área de estudio y toma de datos

El ensayo se llevó a cabo en Isla Rey Jorge, cercano a la base polaca Henryk Arctowski (62° 09'S, 58° 28'O), donde hay abundancia de la especie *D. antarctica*. Esta área corresponde a la zona de vegetación intermedia tras el retroceso de las zonas de hielo descrita por Kozeretska et al. (2010). En este sitio, *D. antarctica* es más abundante que *C. quitensis*, con densidades en el rango de 70-200 individuos m⁻², acorde a lo descrito por Saez et al. (2018a).

En campo, el equipo del Laboratorio de Cultivo de Tejidos Vegetales, del Centro de Biotecnología, llevó a cabo mediciones de intercambio de gases y colecta de tejido vegetal para análisis posteriores en laboratorio. Para el estudio del efecto del calentamiento a corto y largo plazo, se trabajó con mediciones obtenidas de un ensayo de campo instalado en el año 2018 (corto plazo) y en el año 2012 (largo plazo). Brevemente el ensayo consistió en 10 áreas de 1 m² en donde se instalaron cámaras de calentamiento pasivo (OTC). Cada OTC fue fabricada con láminas transparentes de Plexiglás® de 40 cm de altura, perforadas con 25 orificios de 1,5 cm de diámetro para permitir el paso de aire y evitar el aumento excesivo de temperatura del aire. Así, estas cámaras, inducen el aumento de temperatura diurna de manera pasiva en torno a 3°C (Saez et al., 2018a).

Para el ensayo de calentamiento nocturno, las OTCs fueron provistas de un sistema de calentamiento activo infrarrojo, que permitió incrementar la temperatura nocturna de las hojas alrededor de 3°C. El sistema infrarrojo fue conectado a un control digital para eliminar las fuentes de error gracias a la regulación porcentual de la corriente conmutada, obteniéndose salidas de sistemas más cercanas a los valores deseados (Gonzalez et al., 2019).

Acorde a lo descrito por Saez et al. (2018a), adicionalmente, a 2 m de distancia en dirección aleatoria desde las OTC, se seleccionaron zonas vecinas como áreas de control (espacio abierto, EA), con características similares a aquellas en las que se colocó la OTC. La disposición espacial tanto de las OTCs y EAs fue aleatoria, a fin de evitar interferencias con el viento o deposición de nieve. De este modo, el diseño experimental consideró 4 tratamientos: (1) espacio abierto (EA), que corresponde a condiciones normales de terreno en la Península Antártica, (2) calentamiento diurno + nocturno (CN) a corto plazo, (3) calentamiento diurno a corto plazo (CD_{corto}) y (4) calentamiento diurno a largo plazo (CD_{largo}).

2.2 Análisis de intercambio de gases

El intercambio de gases fue estimado usando un sistema de analizador de gases infrarrojo IRGA Li-6400XT (LI-COR Inc., Lincoln, NE, USA), seleccionando seis

individuos creciendo dentro de OTC y EA, ambos de manera aleatoria. Las mediciones se realizaron sobre un grupo de hojas de *D. antarctica*, intentando cubrir el área de la cámara de medición, evitando solapamiento de hojas. Aquellas mediciones con área foliar menor al área de la cámara debieron ser ajustadas al valor real del material vegetal, obteniendo valores corregidos para cada tratamiento. Las mediciones se llevaron a cabo a una temperatura foliar de 15°C y 10°C para muestras provenientes de OTC y EA, respectivamente. Las mediciones de fotosíntesis neta de CO₂ (A_n) a distintos valores de concentración de CO₂ subestomáticos (C_i) fueron estudiadas a través de curvas A_n-C_i. Todas las mediciones fueron realizadas a 1000 μmol fotones m⁻² s⁻¹, humedad relativa de 40% (Saez et al., 2017), las que se midieron al permitir que las hojas alcanzaran el estado estacionario después de 20 a 30 minutos posterior a la sujeción, realizando 11 mediciones a diferentes concentraciones de CO₂ desde 0 a 2000 μmol CO₂ mol⁻¹, con un plazo de equilibrio de 5 minutos entre cada medición. La respiración oscura (R_{dark}) fue medida antes del amanecer con una concentración de CO₂ de 400 μmol CO₂ mol⁻¹.

Los valores de conductancia del mesófilo (g_m) fueron calculados con las mediciones de intercambio de gases acorde a Harley et al. (1992):

$$g_m = A_n / (C_i - (\Gamma * (ETR + 8(A_n + R_L)) / (ETR - 4(A_n + R_L))))$$

Los valores de A_n y C_i fueron obtenidos desde mediciones de intercambio de gases con saturación de luz. Se supuso que la tasa de evolución no foto respiratoria de CO_2 en la luz (R_L) fue la mitad que en oscuridad (R_{dark}). Los valores de tasa máxima de carboxilación (V_{cmax}) fueron derivados de las curvas A_n-C_i , empleando modelamientos de Farquhar et al. (1980), para esto se emplearon las constantes cinéticas de RubisCO determinada para esta especie a la temperatura de medición (Saez et al., 2017).

2.3 Análisis anatómicos foliares

Los valores de masa de área foliar (LMA) fueron calculados como la relación entre masa seca y área foliar. El área foliar fue determinada al coleccionar hojas frescas de al menos 6 plantas por tratamiento, las hojas fueron fotografiadas y medidas en área con el software de análisis de imágenes ImageJ (ImageJ; Wayne Rasband/NIH, Bethesda, MD, USA). Como siguiente etapa se determinó la masa seca de estas hojas tras secado en estufa durante 72 horas a $70^\circ C$ (Sáez et al., 2018b).

Debido a que los valores de LMA solo indican biomasa en un área determinada, para determinar cómo se distribuye esta biomasa a lo largo de la hoja se estimó la densidad foliar (LD) dividiendo los valores de LMA por el grosor de cada hoja.

El grosor de cada hoja fue obtenido a partir de cortes transversales analizados mediante microscopía (Saez et al., 2018a).

2.3.1 Densidad estomática

Se llevaron a cabo mediciones de estomas en la zona media de las hojas de *D. antarctica*, centrándose en la cara adaxial. El material vegetal utilizado fue recolectado *in situ* por el equipo de trabajo del Laboratorio de Cultivo de Tejidos Vegetales del Centro de Biotecnología, obteniendo tres réplicas biológicas para cada tratamiento, las cuales fueron fijadas en Formalina-Ácido Acético Glacial-Alcohol (70%). Acorde al procedimiento empleado por Rivera et al. (2022), se seleccionó aleatoriamente el material vegetal, sometiéndolo a ebullición en etanol (96°) durante 3 minutos, seguido de una segunda ebullición en solución acuosa (1:1) de etanol (96°) e hidróxido de sodio (5%) durante un lapso de 3 minutos. Posteriormente, el material fue lavado en 2 ocasiones con agua destilada y sumergido en hipoclorito de sodio (50%) durante un periodo de 5 – 8 minutos, con el fin de eliminar pigmentación. Una vez el material adquirió transparencia, fue lavado con agua destilada y mantenido en una solución de hidrato de cloral (5%). La tinción empleada consistió en safranina (20%) en etanol (96°) durante 1 minuto, seguida de la aplicación de glicerina (50%) como medio de montaje. Los tiempos de cada etapa fueron ajustados en base a pruebas previas para asegurar la obtención de resultados óptimos. Posteriormente, las muestras fueron

fotografiadas y medidas utilizando el software de análisis de imágenes ImageJ, estimándose la densidad estomática mediante el recuento del número de estomas por área ($n^{\circ} \text{ mm}^{-2}$).

2.4 Anatomía asociada a hidráulica

Los estudios anatómicos asociados a hidráulica se llevaron a cabo en cortes transversales de *D. antarctica*, donde se midieron los haces vasculares centrales. Fueron recolectadas porciones de hojas de esta especie que estaban bajo crecimiento en los diferentes tratamientos y se fijaron en Formalina-Ácido acético glacial-alcohol (70%), almacenándolas a 4°C. Los tejidos fueron posteriormente fijados en parafina y embebidos en bloques de parafina. Se obtuvieron los cortes transversales a partir de estos bloques utilizando un micrótopo rotatorio. Para el desparafinado y tinción, se aplicó el protocolo descrito por Megías et al. (2018), comenzando con 2 inmersiones de 10 minutos en xileno, seguidas de 5 inmersiones de 10 minutos cada una en etanol con concentraciones descendientes (100°, 100°, 96°, 80°, 50°) y un lavado en agua destilada durante 5 minutos. En la segunda etapa de tinción, se utilizó azul de toluidina (0,5%) en agua destilada durante 30 segundos, seguido de 3 lavados en agua destilada con agitación por 10 segundos cada uno. La tercera etapa de deshidratación consistió en tres inmersiones con agitación en etanol con concentraciones ascendentes (96°, 100°, 100°) de 10 segundos cada una. Para finalizar, las muestras fueron

sumergidas 2 veces en xileno, durante 2 y 5 minutos, respectivamente. Posteriormente se montaron las muestras con glicerina (50%) y se analizaron mediante microscopía óptica, fotografiando los haces vasculares y midiendo con el software de análisis de imágenes ImageJ, estimando el número de vasos y el diámetro de cada uno de estos. A continuación fue calculado el diámetro hidráulico medio (D_h , μm) según (Corcuera et al., 2012). Adicionalmente, a partir del número de vasos y el diámetro hidráulico medio, se determinó la conductividad hidráulica teórica (K_h , $\text{m Kg Mpa}^{-1}\text{s}^{-1}$) según Eguchi et al. (2008), usando valores de viscosidad y densidad de agua a temperatura de 10° y 15°C, para EA y OTC, respectivamente.

2.5 Conductancia anatómica del mesófilo

Como una segunda vía de corroboración de los valores de conductancia de mesófilo (g_m), fue realizada una modelación basándose en parámetros anatómicos foliares. Para llevar esto a cabo, se recolectaron hojas de *D. antarctica* en las distintas condiciones de crecimiento ($n= 12 - 18$). Las muestras fueron fijadas en Formalina-Ácido acético etanol-glutaraldehído (4%) para su posterior análisis mediante microscopía óptica y electrónica de transmisión (JEM1200 EXII; JAPAN Jeol Ltd, Tokio, Japón). Las micrografías de microscopía electrónica de transmisión fueron realizadas en la Universidad Austral de Chile. Se seleccionaron aleatoriamente 6 micrografías para llevar a cabo mediciones

anat3micas de las hojas, incluyendo el grosor de mes3filo (T_{mes}), la proporci3n entre el 3rea del mes3filo expuesta al espacio a3reo intracelular (S_m) y el 3rea total de la superficie foliar (S) (S_m/S), la relaci3n entre el 3rea de superficie expuesta al cloroplasto y el 3rea total de la superficie foliar (S_c/S), distancia de los cloroplastos a la pared celular (ΔL_{cyt}), la longitud del cloroplasto (L_{chl}), el grosor del cloroplasto (T_{chl}) y el grosor de la pared celular (T_{cw}). Todas las mediciones fueron analizadas utilizando el software de an3lisis de im3genes ImageJ. Los valores anat3micos obtenidos de las hojas se utilizaron para estimar la conductancia de mes3filo modelada ($g_m \text{ modelado}$)

2.6 An3lisis estadístico

Para corroborar los impactos de las condiciones de crecimiento en los par3metros anatomía foliar y mediciones fotosint3ticas, se realizaron dos ANOVA de una vía, empleando diferentes sets de datos para medir el efecto de calentamiento nocturno (EA, CD_{corto} , CN) y el efecto de calentamiento a largo plazo (EA, CD_{corto} , CD_{largo}). Las diferencias entre medias de datos para cada ANOVA se evaluaron mediante prueba de Tukey ($P < 0,05$), previo a realizar los an3lisis, los datos fueron verificados para normalidad.

III. RESULTADOS

3.1 Efectos de calentamiento nocturno *in situ*

3.1.1 Parámetros fotosintéticos

Respecto al efecto del calentamiento nocturno *in situ* (CN) sobre los parámetros fotosintéticos de *D. antarctica*, se observó que, la mayoría de los parámetros no mostraron diferencias significativas en comparación con plantas crecidas en condiciones normales antárticas (EA) y en condiciones de calentamiento diurno (CD) (Tabla 1). De este modo, la fotosíntesis neta (A_n) de *D. antarctica*, independiente de las condiciones de crecimiento, se mantuvo en torno a $4,84 \pm 0,379 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Por su parte, la conductancia de mesófilo (g_m) mostró valores de $0,03 \pm 0,004 \text{ mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y la conductancia estomática (g_s) valores de $0,035 \pm 0,005 \text{ mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. En los valores de tasa máxima de carboxilación (V_{cmax}), se encontró diferencias significativas entre solo entre los tratamientos de EA y CD_{corto} , con los más altos valores en EA ($64,05 \pm 2,75 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Finalmente, la tasa de respiración oscura (R_{dark}) y concentración de CO_2 en cloroplastos (C_c) tampoco mostraron diferencias significativas entre tratamientos, con valores en torno a $1,89 \pm 0,292 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y $64,34 \pm 4,762 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol air}^{-1}$, respectivamente.

Tabla 1. Parámetros fotosintéticos para *D. antarctica* creciendo en espacio abierto (EA), con calentamiento diurno (CD_{corto}), y calentamiento diurno + nocturno (CN): fotosíntesis neta (A_n), conductancia del mesófilo (g_m), conductancia estomática (g_s), tasa máxima de carboxilación (V_{cmax}), respiración oscura (R_{dark}) y concentración CO₂ en cloroplastos (C_c).

Variables	EA	CD _{corto}	CN
A_n ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	4,38±0,365	4,62±0,408	5,51±0,365
g_m ($\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	0,031±0,003	0,028±0,004	0,033±0,004
g_s ($\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	0,035±0,005	0,032±0,005	0,039±0,005
V_{cmax} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	64,05±4,367b	44,20±5,348a	57,99±4,784ab
R_{dark} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	1,69±0,254	2,21±0,311	1,79±0,311
C_c ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol air}^{-1}$)	58,21±4,303	69,32±5,270	65,50±4,713

Valores corresponden a las medias \pm E.E. (n=4-6). Letras distintas indican diferencias significativas de acuerdo a Tukey (P<0,05).

3.1.2 Parámetros estructurales foliares y anatomía asociada a hidráulica

Respecto a los rasgos anatómicos, *D. antarctica* no mostró cambios significativos en masa de área foliar (LMA) y densidad foliar (LD) para plantas creciendo en condiciones de calentamiento OTC (CD y CN) y EA (Tabla 2), con valores en torno a $0,088\pm0,004 \text{ Kg m}^{-2}$ y $0,54\pm0,022 \text{ g cm}^{-3}$, respectivamente. En los valores de anatomía asociada a hidráulica, se encontraron algunas diferencias significativas entre EA y CN. La conductancia hidráulica teórica (K_h) no presentó diferencias entre tratamientos, con valores cercanos a $1,97\text{E}^{-10}\pm2,0\text{E}^{-11} \text{ m Kg}$

MPa⁻¹ s⁻¹. Por su parte, el diámetro hidráulico medio (D_h) presentó diferencias significativas al comparar plantas creciendo en EA y OTC, con valores mayores para plantas creciendo EA ($7,51 \pm 0,265 \mu\text{m}^2$), destacando los valores menores para CN y CD de $6,61 \pm 0,275 \mu\text{m}^2$ y $7,05 \pm 0,251 \mu\text{m}^2$, respectivamente. Finalmente, los valores de densidad estomática (SD) presentaron diferencias significativas entre EA y CN, no así entre EA y CD_{corto}, con los valores más altos para CD_{corto} ($134,22 \pm 5,875 \text{ n}^\circ \text{ mm}^{-2}$) y EA ($129,53 \pm 6,612 \text{ n}^\circ \text{ mm}^{-2}$) en comparación con CN ($107,28 \pm 6,402 \text{ n}^\circ \text{ mm}^{-2}$).

Tabla 2. Parámetros foliares estructurales y anatomía de rasgos hidráulicos en *D. antarctica* creciendo en espacio abierto (EA), bajo calentamiento diurno (CD_{corto}), y calentamiento diurno+ nocturno (CN): masa de área foliar (LMA), densidad foliar (LD), conductancia hidráulica teórica (K_h), diámetro hidráulico medio (D_h) y densidad estomática (SD).

Variables	EA	CD _{corto}	CN
LMA (Kg m ⁻²)	0,086±0,004	0,092±0,003	0,085±0,004
LD (g cm ⁻³)	0,51±0,024	0,58±0,021	0,53±0,022
K_h (m Kg MPa ⁻¹ s ⁻¹)	2,3E ⁻¹⁰ ±2,0E ⁻¹¹	2,0E ⁻¹⁰ ±2,2E ⁻¹¹	1,6E ⁻¹⁰ ±1,7E ⁻¹¹
D_h (μm)	7,51±0,265b	7,05±0,251ab	6,61±0,275a
SD (n° mm ⁻²)	129,53±6,612b	134,22±5,875b	107,28±6,402a

Valores corresponden a las medias ± E.E. (n= 6-8 LMA y LD; n= 25-30 K_h , D_h y SD). Letras distintas indican diferencias significativas de acuerdo a Tukey (P<0,05).

3.1.3 Conductancia anatómica del mesófilo

En valores obtenidos a partir de conductancia de mesófilo con mediciones anatómicas (g_m modelado), no se encontraron diferencias, independiente de las condiciones de crecimiento (Tabla 3). Los valores de g_m modelado estuvieron alrededor de $0,011 \pm 0,001 \text{ mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Los valores de grosor de pared celular (T_{cw}) se mantuvieron alrededor de $0,45 \pm 0,023 \text{ }\mu\text{m}$, finalmente los valores de superficie del cloroplasto (S_c/S) y del mesófilo (S_m/s) expuesta a espacio intracelular no se observaron diferencias significativas, con valores medios de $0,164 \pm 0,028 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ y $4,25 \pm 0,301 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$, respectivamente.

Tabla 3. Mediciones basadas en valores anatómicos para *D. antarctica* creciendo en espacio abierto (EA), bajo calentamiento diurno (CD_{corto}), y calentamiento diurno + nocturno (CN): conductancia de mesófilo modelada (g_m modelado), grosor de la pared celular (T_{cw}), superficie de cloroplasto expuesta a espacio intracelular por superficie foliar (S_c/S), superficie de mesófilo expuesta a espacio intracelular por superficie foliar (S_m/S).

Variables	EA	CD_{corto}	CN
g_m modelado ($\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	$0,011 \pm 0,001$	$0,011 \pm 0,001$	$0,012 \pm 0,001$
T_{cw} (μm)	$0,43 \pm 0,023$	$0,46 \pm 0,023$	$0,45 \pm 0,023$
S_c/S (m^2/m^{-2})	$0,18 \pm 0,028$	$0,12 \pm 0,028$	$0,19 \pm 0,028$
S_m/S (m^2/m^{-2})	$3,79 \pm 0,391$	$4,04 \pm 0,238$	$4,92 \pm 0,275$

Valores corresponden a las medias \pm E.E. (n=6). Diferencias significativas de acuerdo a Tukey ($P < 0,05$).

3.2 Efectos de calentamiento diurno a largo plazo

3.2.1 Parámetros fotosintéticos

Al evaluar el efecto del tiempo de calentamiento sobre los parámetros fotosintéticos de *D. antarctica*, se observaron diferencias significativas entre plantas creciendo en EA y plantas creciendo con calentamiento a corto y largo plazo (CD_{corto} y CD_{largo}) para algunos de los parámetros evaluados (Tabla 4). En este caso, la fotosíntesis neta (A_n) y la conductancia del mesófilo (g_m) presentaron diferencias significativas entre tratamientos EA y CD_{largo} , en los que obtuvieron valores más altos en CD_{largo} ($7,04 \pm 0,581 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, y $0,061 \pm 0,007 \text{ mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, respectivamente), comparado a EA con $4,38 \pm 0,365 \text{ mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y $0,031 \pm 0,003 \text{ mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, respectivamente. Los valores de conductancia estomática de CO_2 (g_s) no presentaron diferencias significativas entre tratamientos, rodeando $0,036 \pm 0,005 \text{ mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Por su parte, en la tasa máxima de carboxilación (V_{cmax}) hubo diferencias entre EA y CD_{largo} , con valores mayores para EA ($64,05 \pm 4,367 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y CD_{largo} ($47,44 \pm 3,354 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Finalmente, los valores de respiración oscura (R_{dark}) no presentaron diferencias significativas entre tratamientos, manteniéndose alrededor de $1,87 \pm 0,274 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, mientras que la concentración de CO_2 en cloroplastos (C_c) fue significativamente mayor para CD_{largo} al compararse con EA.

Tabla 4. Parámetros fotosintéticos para *D. antarctica* creciendo en espacio abierto (EA) y dentro de OTC con calentamiento diurno a corto plazo (CD_{corto}), y calentamiento diurno a largo plazo (CD_{largo}): fotosíntesis neta (A_n), conductancia de mesófilo (g_m), conductancia estomática (g_s), tasa máxima de carboxilación (V_{cmax}), respiración oscura (R_{dark}) y concentración CO₂ en cloroplastos (C_c).

Variables	EA	CD _{corto}	CD _{largo}
A_n ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	4,38±0,365a	4,62±0,408a	7,03±0,581b
g_m ($\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	0,031±0,003a	0,028±0,004a	0,061±0,004b
g_s ($\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	0,035±0,005	0,032±0,005	0,039±0,005
V_{cmax} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	64,05±4,367b	44,20±5,348a	47,44±3,354a
R_{dark} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	1,69±0,254	2,21±0,311	1,70±0,272
C_c ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol air}^{-1}$)	58,21±4,303a	69,32±5,270ab	90,01±7,332b

Valores corresponden a las medias \pm E.E. (n=4-6). Letras distintas indican diferencias significativas de acuerdo a Tukey (P<0,05).

3.2.2 Parámetros estructurales foliares y anatomía asociada a hidráulica

D. antarctica no mostró cambios significativos en masa de área foliar (LMA) y densidad foliar (LD) para hojas de plantas creciendo en OTC (CD_{corto} y CD_{largo}), al compararlo con condiciones antárticas normales (Tabla 5), obteniendo valores alrededor de $0,089 \pm 0,004 \text{ Kg m}^{-2}$ y $0,55 \pm 0,022 \text{ g cm}^{-3}$ para cada variable, independiente del tratamiento. Para los valores de anatomía asociada a hidráulica, no hubo diferencias significativas entre plantas creciendo en condiciones de EA y CD_{corto}. Sin embargo, se presentan diferencias al comparar

plantas creciendo en EA y CD_{largo}, obteniendo valores de conductividad hidráulica teórica (K_h) y diámetro hidráulico medio (D_h) mayores para CD_{largo} ($5,9E^{-10} \pm 7,7E^{-11}$ m Kg Mpa⁻¹ s⁻¹ y $9,22 \pm 0,301$ μ m, respectivamente). En contraste, plantas creciendo en EA presentan valores de $2,3E^{-10} \pm 2,0E^{-11}$ m Kg MPa⁻¹ s⁻¹ y $7,51 \pm 0,265$ μ m, para K_h y D_h , respectivamente. Finalmente, en los valores de densidad estomática (SD) sucedió un efecto inverso, obteniendo valores significativamente menores para CD_{largo} ($80,28 \pm 5,116$ n° mm⁻²) al comparar con EA ($129,53 \pm 6,612$ n° mm⁻²).

Tabla 5. Parámetros foliares estructurales y anatomía de rasgos hidráulicos en *D. antarctica* creciendo en espacio abierto (EA), bajo calentamiento diurno a corto plazo (CD_{corto}), y calentamiento diurno a largo plazo (CD_{largo}): masa de área foliar (LMA), densidad foliar (LD), conductancia hidráulica teórica (K_h), diámetro hidráulico medio (D_h) y densidad estomática (SD).

Variables	EA	CD _{corto}	CD _{largo}
LMA (Kg m ⁻²)	0,086±0,004	0,092±0,003	0,088±0,003
LD (g cm ⁻³)	0,51±0,024	0,58±0,021	0,55±0,017
K_h (m Kg MPa ⁻¹ s ⁻¹)	$2,3E^{-10} \pm 2,0E^{-11}a$	$2,0E^{-10} \pm 2,2E^{-11}a$	$5,9E^{-10} \pm 7,7E^{-11}b$
D_h (μ m)	$7,51 \pm 0,265a$	$7,05 \pm 0,251a$	$9,22 \pm 0,301b$
SD (n° mm ⁻²)	$129,53 \pm 6,612b$	$134,22 \pm 5,875b$	$80,28 \pm 5,116a$

Valores corresponden a las medias \pm E.E. Letras distintas indican diferencias significativas de acuerdo a Tukey (P<0,05).

3.2.3 Conductancia anatómica del mesófilo

En los parámetros asociados a la conductancia de mesófilo anatómica, no se encontró diferencias significativas entre las variables, independiente del tratamiento (Tabla 6). Los valores de conductancia de mesófilo anatómico ($g_{m \text{ modelado}}$) mostraron valores similares, alrededor de $0,011 \pm 0,001 \text{ mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Lo mismo ocurrió en el grosor de pared celular, manteniéndose alrededor de $0,45 \pm 0,002 \text{ } \mu\text{m}$. Finalmente, la superficie de cloroplasto expuesta a espacios intracelular (S_c/S) tampoco presentó diferencias significativas, presentando los valores más altos para EA ($0,18 \pm 0,028 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$) y menores para CD_{largo} ($0,10 \pm 0,030 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$). De manera similar, no se encontraron diferencias significativas entre tratamientos para la superficie del mesófilo expuesta a espacios de aire intracelulares (S_m/S), con valores más altos en CD_{largo} ($4,54 \pm 0,288 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$) y menores para plantas en condiciones antárticas normales ($3,79 \pm 0,391 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$).

Tabla 6. Mediciones basadas en valores anatómicos para *D. antarctica* creciendo en espacio abierto (EA), bajo calentamiento diurno a corto plazo (CD_{corto}), y calentamiento diurno a largo plazo (CD_{largo}): conductancia de mesófilo modelada (g_m modelado), grosor de la pared celular (T_{cw}), superficie de cloroplasto expuesta a espacio intracelular por superficie foliar (S_c/S) y superficie de mesófilo expuesta a espacio intracelular por superficie foliar (S_m/S).

Variables	EA	CD_{corto}	CD_{largo}
g_m modelado ($\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	0,011±0,001	0,011±0,001	0,012±0,001
T_{cw} (μm)	0,43±0,023	0,46±0,023	0,41±0,023
S_c/S ($\text{m}^2 \text{ m}^{-2}$)	0,18±0,028	0,12±0,028	0,10±0,030
S_m/S ($\text{m}^2 \text{ m}^{-2}$)	3,79±0,391	4,04±0,238	4,54±0,288

Valores corresponden a las medias \pm E.E. (n=6). diferencias significativas a Tukey ($P < 0,05$).

IV. DISCUSIÓN

Las plantas vasculares antárticas poseen adaptaciones fisiológicas típicamente relacionadas con la tolerancia a climas adversos. Sin embargo, lo que realmente distingue a estas especies, es la capacidad de vivir permanentemente a bajas temperaturas, incluso, durante la estación de verano, imponiendo una limitación significativa a crecer y reproducirse. Esta limitación se podría ver actualmente afectada por las diversas variaciones en las condiciones medioambientales, gatilladas por efecto del cambio climático (Convey, 2005; Kozeretska et al., 2010). Entre estas variaciones, en esta tesis se abordó: la variación en la temperatura nocturna y la duración del periodo de calentamiento, encontrándose respuestas diferenciales de *Deschampsia antarctica* expuesta a ambas condiciones experimentales.

4.1 Efectos del calentamiento nocturno.

El uso de cámaras OTC para el estudio de respuestas de especies vegetales frente al cambio climático son esenciales para determinar las consecuencias biológicas de este cambio. Estas cámaras OTC en su mayoría han sido empleadas para el análisis de calentamiento diurno, sin tener en cuenta el aumento de temperatura asimétrico, dejando de lado el rol importante que posee el incremento de temperaturas medias mínimas, en su mayoría durante la noche,

este fenómeno tiene así un rol importante especialmente en ambientes extremos con el aumento de temperaturas mínimas (Gonzalez et al., 2019).

En *D. antarctica*, el calentamiento nocturno *in situ* (CN) en general no tuvo efectos en la mayoría de los parámetros fotosintéticos evaluados al compararse con plantas creciendo en espacio abierto (EA) (Tabla 1), tales como fotosíntesis (A_n), conductancia de mesófilo (g_m), conductancia estomática (g_s), respiración oscura (R_{dark}) y concentración de CO_2 en cloroplastos (C_c). Sin embargo, cuando se evaluaron los parámetros de anatomía asociados a hidráulica (Tabla 2), se encontró diferencias en algunos de estos parámetros para plantas creciendo en CN al compararse con EA, específicamente en los valores de diámetro hidráulico medio (D_h) y densidad estomática (SD), donde los resultados obtenidos bajo efecto de CN fueron significativamente menores ($6,61 \pm 0,275 \mu m$ y $107,28 \pm 6,402 n^\circ mm^{-2}$, respectivamente). Esta escasa respuesta contrasta con resultados obtenidos en el Ártico (Blume-Werry et al., 2016; Kremers et al., 2015) en los que las gramíneas sometidas a OTC eran el grupo de plantas que presentaron respuestas positivas más consistentes tanto a corto como largo plazo., algo no presente en los tratamientos evaluados, incluyendo el calentamiento diurno (CD_{corto}).

En el caso de los valores de fotosíntesis (A_n), si bien no fue encontrada diferencia significativa entre tratamientos, fue visible una tendencia a tener valores mayores

en condiciones de CN al compararse con EA (Tabla 1). Esto es algo que concuerda con los resultados obtenidos en laboratorio por Sanhueza et al. (2019). El hecho de que no se observen diferencias significativas está asociado a la baja respuesta de esta especie a cambios de temperatura en rangos subóptimos, donde algunas especies de la tundra alpina tampoco muestran respuestas con leves cambios de temperatura (Xiong et al., 1999; Zhou et al., 2019). Por su parte, la limitada respuesta en valores de conductancia estomática (g_s) podría estar vinculada a la escasa respuesta morfológica en condiciones de CN, dado el alto índice de correlación observado entre g_s y valores anatómicos de masa de área foliar (LMA) y densidad foliar (LD) (Tabla A.3).

En estudios previos, se ha informado que la conductancia de mesófilo (g_m) es un factor fuertemente limitante en la asimilación de carbono *in situ* en ambas especies vasculares antárticas (Saez et al., 2017), encontrando valores de conductancia de mesófilo (g_m) relacionados con rasgos anatómicos constitutivos de las hojas, tales como el espesor de pared celular. En los resultados obtenidos en esta tesis, se ha encontrado un alto índice de correlación entre los valores de g_m y el grosor de pared celular (T_{cw}) bajo condiciones de calentamiento nocturno (CN) (Tabla A.3). Este rasgo está involucrado en la resistencia a las temperaturas de congelamiento, los vientos desecantes y la baja disponibilidad de agua del hábitat antártico (Saez et al., 2023).

En general el calentamiento mediante OTC, ya sea CD_{corto} o CN induce una tendencia a reducir la conductividad hidráulica teórica de las plantas (K_h), principalmente el CN al comparar con EA, lo que está asociado a una tendencia de disminución significativa de diámetro hidráulico medio (D_h) al comparar estos tratamientos, en donde los parámetros K_h y D_h poseen una alta correlación para CN (Tabla A.3). Acorde a Convey (2005) esta tendencia a disminuir los parámetros asociados a hidráulica pueden ser consecuencias a nivel local de una exposición a calentamiento, usualmente asociado a disminuir la necesidad de disponer recursos para estrategias de tolerancia a clima frío. Por su parte, la densidad estomática (SD) presenta un comportamiento similar, siendo menor para CN al comparar con EA. Los valores obtenidos de SD indican un mayor tamaño estomático a costa de menor número, esta disminución del total del poros estomáticos puede ser empleado como marcador de estrés, ya que los cambios en la morfología foliar y estructural en hojas son indicadores fiables de estrés (Komolafe et al., 2015) y usualmente usados para detectar efectos de variación ambiental (Dopchiz & Ansaldo, 2022).

4.2 Efectos del calentamiento a largo plazo

Contrario al apartado anterior, al analizar el efecto de tiempo bajo condiciones de calentamiento sobre las variables fotosintéticas de *D. antarctica*, se encontró que varios de los parámetros evaluados responden significativamente en el largo

plazo (CD_{largo}). De este modo, la tasa fotosintética (A_n) incrementa significativamente en el largo plazo, en comparación con plantas creciendo en EA y con CD_{corto} (Tabla 4). Esta respuesta inmediata a largo plazo confirma lo indicado por (Kudernatsch et al., 2008; Saez et al., 2018a), en donde los efectos indirectos de la temperatura necesitan lapsos más largos de tiempo para ser evidentes, por lo que, no es del todo claro si estos cambios específicos en esta especie conducirán a cambios en las poblaciones y comunidades a largo plazo, además, los cambios en vegetación a largo plazo no siempre coinciden con las respuestas inmediatas (Bjorkman et al., 2020).

Siguiendo esta tendencia, fue visible una diferencia significativa entre los valores de conductancia de mesófilo (g_m) al comparar plantas crecidas bajo calentamiento en el largo plazo con plantas en EA y CD_{corto} , (las que no presentan diferencia entre tratamientos) siendo los valores de CD_{largo} más altos, (Tabla 4), lo que podría estar siendo responsable del incremento de fotosíntesis a largo plazo. En este sentido, se sabe que la g_m es un factor fuertemente limitante de fotosíntesis en esta especie, por lo que este valor de g_m más alto en CD_{largo} permite un mayor paso de CO_2 logrando una mayor concentración de carbono en los cloroplastos (C_c). A nivel de conductancia estomática (g_s) independiente de su tratamiento, no se vieron cambios significativos, algo que ya se ha visto en *D. antarctica* y es que, para esta especie, su fotosíntesis no depende particularmente de su conductancia estomática (g_s). Estos cambios a pesar de

que no estar asociados a cambios en la anatomía foliar, si tienen relación con cambios en su anatomía asociada a hidráulica. De acuerdo a Saez et al. (2023), el incremento significativo en la fotosíntesis se correlaciona con incrementos significativos en conductividad hidráulica (K_h) y diámetro hidráulico medio (D_h) en plantas creciendo bajo calentamiento a largo plazo, al compararse con plantas creciendo en EA (Tabla 5).

Adicionalmente, el aumento de concentración de CO_2 en los cloroplastos (C_c) para CD_{largo} puede ser consecuencia de valores, sin diferencia significativa, pero igualmente más altos de superficie del mesófilo expuesta a espacios de aire intracelulares (S_m/S) comparando con plantas creciendo en EA (Tabla 6). Este aumento de espacio intracelular permite una mayor superficie de contacto entre el CO_2 y células de mesófilo a pesar de que los valores de LMA no presentaron cambios, indicando que, los cambios de conductancia de mesófilo (g_m) dependen también de cambios ultraestructurales como de anatómicos mayores foliares y no de la masa de hojas en sí. Adicionalmente, hay cambios a nivel de anatomía asociada a hidráulica para CD_{largo} , en donde se observa una mayor conductancia hidráulica teórica (K_h), que es concomitante con el incremento en la fotosíntesis (Tabla 4), algo que está asociado a necesidad de un mayor diámetro hidráulico medio para permitir el flujo de agua hacia los puntos con actividad fotosintética.

V. CONCLUSIONES

Los resultados muestran que el calentamiento nocturno *in situ* inducido mediante OTCs, no produce efectos significativos en parámetros asociados al intercambio de gases en plantas de *D. antarctica*. Este efecto no significativo aplica tanto para parámetros funcionales medidos *in vivo* (fotosíntesis neta, conductancia estomática, conductancia del mesófilo y respiración), como para rasgos anatómicos asociados a fotosíntesis (masa de área foliar, densidad foliar, conductancia hidráulica teórica). Sin embargo, existe un efecto significativo del calentamiento nocturno en rasgos anatómicos asociados a hidráulica, disminuyendo su diámetro hidráulico medio por efecto de calentamiento nocturno.

Respecto al efecto de la duración del calentamiento, los resultados muestran que el calentamiento a largo plazo, a diferencia del calentamiento a corto plazo, si produce cambios significativos en los rasgos fotosintéticos de *D. antarctica*. De este modo, a largo plazo, se observó un incremento en la tasa fotosintética, conductancia de mesófilo y concentración de CO₂ en los cloroplastos. Adicionalmente, a largo plazo, se observa una coordinación de parámetros anatómicos ultraestructurales (evidenciado por un aumento en la superficie de mesófilo expuesta a espacio intracelular por superficie foliar, sin mostrar cambios anatómicos tanto de masa y densidad), lo que sugiere un cambio interno para

optimizar la tasa fotosintética. Sumado a lo anterior, a largo plazo se observa un incremento en rasgos anatómicos asociados a conductividad hidráulica (conductancia hidráulica teórica y diámetro hidráulico medio), lo que indicaría una coordinación entre fotosíntesis e hidráulica a largo plazo, con el fin de favorecer el intercambio de gases que resulte finalmente en una mayor productividad.

En base a lo anterior, se plantea la posibilidad de que el factor crucial en la respuesta al calentamiento de *D. antarctica*, sea el tiempo de exposición a aumentos de temperatura, sugiriendo que los cambios inducidos por el calentamiento nocturno podrían ser detectables a largo plazo.

VI. BIBLIOGRAFÍA

- Barrett, R. T., & Hollister, R. D. (2016). Arctic plants are capable of sustained responses to long-term warming. *Polar Research*, 35(1).
<https://doi.org/10.3402/polar.v35.25405>
- Berry, J., & Bjorkman, O. (1980). Photosynthetic Response and Adaptation to Temperature in Higher Plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 31(1), 491-543. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.31.060180.002423>
- Bjorkman, A. D., Garcia Criado, M., Myers-Smith, I. H., Ravolainen, V., Jonsdottir, I. S., Westergaard, K. B., Lawler, J. P., Aronsson, M., Bennett, B., Gardfjell, H., Heiethmarsson, S., Stewart, L., & Normand, S. (2020). Status and trends in Arctic vegetation: Evidence from experimental warming and long-term monitoring. *Ambio*, 49(3), 678-692.
<https://doi.org/10.1007/s13280-019-01161-6>
- Blume-Werry, G., Kreyling, J., Laudon, H., Milbau, A., & Gilliam, F. (2016). Short-term climate change manipulation effects do not scale up to long-term legacies: effects of an absent snow cover on boreal forest plants. *Journal of Ecology*, 104(6), 1638-1648. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12636>
- Bravo, L. A., Ulloa, N., Zuñiga, G. E., Casanova, A., Corcuera, L. J., & Alberdi, M. (2001). Cold resistance in Antarctic angiosperms [<https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.2001.1110108.x>]. *Physiologia Plantarum*, 111(1), 55-65. <https://doi.org/https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.2001.1110108.x>
- Cavieres, L. A., Sáez, P., Sanhueza, C., Sierra-Almeida, A., Rabert, C., Corcuera, L. J., Alberdi, M., & Bravo, L. A. (2016). Ecophysiological traits of Antarctic vascular plants: their importance in the responses to climate change. *Plant Ecology*, 217(3), 343-358. <https://doi.org/10.1007/s11258-016-0585-x>
- Convey, P. (2005). Antarctic Terrestrial Ecosystems: Responses to Environmental Change. *Polarforschung*, 75.
- Convey, P. (2013). Antarctic Ecosystems. In (Vol. 1, pp. 179-188). <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00264-1>

- Corcuera, L., Pelegrín, E., & Notivol, E. (2012). Differences in hydraulic architecture between mesic and xeric *Pinus pinaster* populations at the seedling stage. *Tree Physiology*, 32.
<https://doi.org/10.1093/treephys/tps103>
- Day, T., Ruhland, C., Grobe, C., & Xiong, F. (1999). Growth and reproduction of Antarctic vascular plants in response to warming and UV radiation reductions in the field. *Oecologia*, 119, 24-35.
<https://doi.org/10.1007/s004420050757>
- Dopchiz, L. P., & Ansaldo, M. (2022). Determination of stomatic density, index, and area as exposition biomarkers of pollution in *Deschampsia antarctica* Desv. (Poaceae). *Ecotoxicology*, 31(8), 1321-1329.
<https://doi.org/10.1007/s10646-022-02589-5>
- Eguchi, N., Morii, N., Ueda, T., Funada, R., Takagi, K., Hiura, T., Sasa, K., & Koike, T. (2008). Changes in petiole hydraulic properties and leaf water flow in birch and oak saplings in a CO₂-enriched atmosphere. *Tree Physiology*, 28, 287-295. <https://doi.org/10.1093/treephys/28.2.287>
- Elmendorf, S. C., Henry, G. H. R., Hollister, R. D., Björk, R. G., Bjorkman, A. D., Callaghan, T. V., Collier, L. S., Cooper, E. J., Cornelissen, J. H. C., Day, T. A., Fosaa, A. M., Gould, W. A., Grétarsdóttir, J., Harte, J., Hermanutz, L., Hik, D. S., Hofgaard, A., Jarrad, F., Jónsdóttir, I. S., . . . Wookey, P. A. (2012). Global assessment of experimental climate warming on tundra vegetation: heterogeneity over space and time. *Ecology Letters*, 15(2), 164-175. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01716.x>
- Farquhar, G. D., von Caemmerer, S., & Berry, J. A. (1980). A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta*, 149(1), 78-90. <https://doi.org/10.1007/BF00386231>
- Fowbert, J. A., & Ronald, I. L. S. (1994). Rapid Population Increases in Native Vascular Plants in the Argentine Islands, Antarctic Peninsula. *Arctic and Alpine Research*, 26(3), 290-296. <https://doi.org/10.2307/1551941>
- Gonzalez, L., Montanares, M., Herman, K., Saez, P., Rubio, E., Fernandez, W., Bravo, L., Sanhueza, C., Palma, A., Guajardo, S., Reyes, A., & Saez, A. (2019). *Heating up Antarctic Plants - Preliminary Results of a Thermal Actuator for Antarctic Bioindicators in a Context of the Climate Change 2019 IEEE CHILEAN Conference on Electrical, Electronics Engineering, Information and Communication Technologies (CHILECON)*,

- Green, T. G., Schroeter, B., & Sancho, L. (2007). Plant Life in Antarctica. In (pp. 389-434). <https://doi.org/10.1201/9781420007626-13>
- Greene, D. M., & Holtom, A. (1971). Studies in *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. a *Deschampsia Antarctica* Desv.: III. Distribution, habitats and performance in the Antarctic botanical zone. *British Antarctic Survey Bulletin*, 26, 1-29. <http://nora.nerc.ac.uk/id/eprint/526461/>
- Harley, P. C., Loreto, F., Di Marco, G., & Sharkey, T. D. (1992). Theoretical Considerations when Estimating the Mesophyll Conductance to CO₂ Flux by Analysis of the Response of Photosynthesis to CO₂. *Plant Physiology*, 98(4), 1429-1436. <https://doi.org/10.1104/pp.98.4.1429>
- Hobbie, S. E. (2007). Arctic Ecology. In F. V. Pugnaire, F. (Ed.), *Handbook of Functional Plant Ecology* (pp. 473-494). CRC Press. <https://books.google.co.ve/books?id=BngFxA33c4MC>
- Hollister, R. D., Webber, P. J., & Tweedie, C. E. (2005). The response of Alaskan arctic tundra to experimental warming: differences between short- and long-term responses. *Global Change Biology*, 11(4), 525-536. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.00926.x>
- Huang, B., Rachmilevitch, S., & xu, J. (2012). Root carbon and protein metabolism associated with heat tolerance. *Journal of experimental botany*, 63, 3455-3465. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers003>
- Komolafe, R. J., Akinola, O. M., & Agbolade, O. J. (2015). Effect of Petrol and Spent Oil on the Growth of Guinea Corn (*Sorghum bicolor* L.). *International Journal of Plant Biology*, 6(1).
- Kozeretska, I. A., Parnikoza, I. Y., Mustafa, O., Tyschenko, O. V., Korsun, S. G., & Convey, P. (2010). Development of Antarctic herb tundra vegetation near Arctowski station, King George Island. *Polar Science*, 3(4), 254-261. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.polar.2009.10.001>
- Kremers, K. S., Hollister, R. D., & Oberbauer, S. F. (2015). Diminished response of arctic plants to warming over time. *PLoS One*, 10(3), e0116586. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0116586>
- Kudernatsch, T., Fischer, A., Bernhardt-Römermann, M., & Abs, C. (2008). Short-term effects of temperature enhancement on growth and reproduction of alpine grassland species. *Basic and Applied Ecology*, 9(3), 263-274. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.baae.2007.02.005>

- Megías, M., Molist, P., & Pombal, M. (2018). *Atlas de Histología vegetal y animal*. Departamento de Biología funcional y Ciencias de la salud. <http://mmegias.webs.uvigo.es/inicio.html>
- Rivera, B. K., Saez, P. L., Cavieres, L. A., Capo-Bauca, S., Iniguez, C., Sanfuentes von Stowasser, E., Fuentes, F., Ramirez, C. F., Vallejos, V., & Galmes, J. (2022). Anatomical and biochemical evolutionary ancient traits of *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch and their effects on carbon assimilation. *Tree Physiol*, 42(10), 1957-1974. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpac057>
- Saez, P., Vallejos, V., Sancho-Knapik, D., cavieres, L. A., ramirez, C. F., bravo, L., Peguero-Pina, J. J., Gil-Pelegrin, E., & Galmes, J. (2023). Leaf hydraulic properties of Antarctic vascular plants: effects of growth temperature and its coordination with photosynthesis. *New Phytologist*, 37.
- Saez, P. L., Bravo, L. A., Cavieres, L. A., Vallejos, V., Sanhueza, C., Font-Carrascosa, M., Gil-Pelegrin, E., Javier Peguero-Pina, J., & Galmes, J. (2017). Photosynthetic limitations in two Antarctic vascular plants: importance of leaf anatomical traits and Rubisco kinetic parameters. *J Exp Bot*, 68(11), 2871-2883. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx148>
- Saez, P. L., Cavieres, L. A., Galmes, J., Gil-Pelegrin, E., Peguero-Pina, J. J., Sancho-Knapik, D., Vivas, M., Sanhueza, C., Ramirez, C. F., Rivera, B. K., Corcuera, L. J., & Bravo, L. A. (2018). In situ warming in the Antarctic: effects on growth and photosynthesis in Antarctic vascular plants. *New Phytol*, 218(4), 1406-1418. <https://doi.org/10.1111/nph.15124>
- Sáez, P. L., Galmés, J., Ramírez, C. F., Poblete, L., Rivera, B. K., Cavieres, L. A., Clemente-Moreno, M. J., Flexas, J., & Bravo, L. A. (2018). Mesophyll conductance to CO₂ is the most significant limitation to photosynthesis at different temperatures and water availabilities in Antarctic vascular species. *Environmental and Experimental Botany*, 156, 279-287. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.09.008>
- Sanhueza, C., Fuentes, F., Cortés, D., Bascunan-Godoy, L., Sáez, P. L., Bravo, L. A., & Cavieres, L. A. (2019). Contrasting thermal acclimation of leaf dark respiration and photosynthesis of Antarctic vascular plant species exposed to nocturnal warming. *Physiol Plant*, 167(2), 205-216. <https://doi.org/10.1111/ppl.12881>
- Slot, M., Zaragoza-Castells, J., & Atkin, O. (2008). Transient shade and drought have divergent impacts on the temperature sensitivity of dark respiration

- in leaves of *Geum urbanum*. *Functional Plant Biology*, 35, 1135–1146.
<https://doi.org/10.1071/FP08113>
- Stanislaw, r.-s. (2002). King George Island — South Shetland Islands, Maritime Antarctic. In (Vol. 154, pp. 23-39). https://doi.org/10.1007/978-3-642-56318-8_3
- Turnbull, M. H., Murthy, R., & Griffin, K. L. (2002). The relative impacts of daytime and night-time warming on photosynthetic capacity in *Populus deltoides* [<https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2002.00947.x>]. *Plant, Cell & Environment*, 25(12), 1729-1737.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2002.00947.x>
- Turner, J., Barrand, N. E., Bracegirdle, T. J., Convey, P., Hodgson, D. A., Jarvis, M., Jenkins, A., Marshall, G., Meredith, M. P., Roscoe, H., Shanklin, J., French, J., Goosse, H., Guglielmin, M., Gutt, J., Jacobs, S., Kennicutt, M. C., Masson-Delmotte, V., Mayewski, P., . . . Klepikov, A. (2014). Antarctic climate change and the environment: an update. *Polar Record*, 50(3), 237-259. <https://doi.org/10.1017/S0032247413000296>
- Vaughan, D. G., Marshall, G. J., Connolley, W. M., Parkinson, C., Mulvaney, R., Hodgson, D. A., King, J. C., Pudsey, C. J., & Turner, J. (2003). Recent Rapid Regional Climate Warming on the Antarctic Peninsula. *Climatic Change*, 60(3), 243-274. <https://doi.org/10.1023/A:1026021217991>
- Xiong, F. S., Ruhland, C. T., & Day, T. A. (1999). Photosynthetic temperature response of the Antarctic vascular plants *Colobanthus quitensis* and *Deschampsia antarctica* [<https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.1999.106304.x>]. *Physiologia Plantarum*, 106(3), 276-286.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.1999.106304.x>
- Zaragoza-Castells, J., Sánchez-Gómez, D., Hartley, I., Matesanz, S., Valladares, F., Lloyd, J., & Atkin, O. (2007). Climate-dependent variations in leaf respiration in a dry-land, low productivity Mediterranean forest: The importance of acclimation in both high-light and shaded habitats. *Functional Ecology*, 22, 172-184. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01355.x>
- Zhou, Y., Deng, J., Tai, Z., Jiang, L., Han, J., Meng, G., & Li, M. H. (2019). Leaf Anatomy, Morphology and Photosynthesis of Three Tundra Shrubs after 7-Year Experimental Warming on Changbai Mountain. *Plants (Basel)*, 8(8). <https://doi.org/10.3390/plants8080271>

I. APÉNDICE

Los valores de correlación fueron llevados a cabo dentro de cada tratamiento y no entre estos, para ello se obtuvieron matrices de correlación de Pearson independientes.

Tabla A.1. Matriz de correlación de Pearson para datos fotosintéticos, anatómicos y anatómicos asociados a hidráulica en condiciones de espacio abierto (EA).

	A_n	g_m	g_s (CO_2)	V_{cmax}	R_{dark}	C_c	LMA	LD	K_h	D_h	SD	g_m mod.	T_{cw}	S_c/S	S_m/S
A_n	1,00	0,14	0,79	0,85	0,39	0,05	0,30	0,30	0,82	0,79	0,27	0,47	0,06	0,67	0,44
g_m	0,86	1,00	0,52	0,13	0,68	0,03	0,59	0,59	0,50	0,73	0,77	0,48	0,13	0,60	0,33
g_s (CO_2)	0,21	0,48	1,00	0,20	0,13	0,11	0,74	0,74	0,19	0,59	0,17	0,60	0,33	0,90	0,85
V_{cmax}	-0,12	-0,77	-0,68	1,00	0,93	0,16	1,00	1,00	0,20	0,63	0,42	0,99	0,44	0,77	0,77
R_{dark}	-0,50	-0,25	-0,76	0,05	1,00	0,34	0,92	0,92	0,45	0,63	0,20	0,30	0,75	0,40	0,43
C_c	0,87	0,92	0,80	-0,66	-0,47	1,00	0,94	0,94	0,53	0,66	0,24	0,97	0,08	0,52	0,81
LMA	-0,58	0,33	0,21	0,00	0,05	0,04	1,00	0,00	0,28	0,61	0,13	0,05	0,34	0,88	0,03
LD	-0,58	0,33	0,21	0,00	0,05	0,04	1,00	1,00	0,28	0,61	0,13	0,05	0,34	0,88	0,03
K_h	0,14	-0,40	-0,70	0,61	0,38	-0,32	-0,53	-0,53	1,00	0,00	0,77	0,78	0,66	0,33	0,54
D_h	0,16	0,21	-0,33	0,25	0,25	0,23	-0,26	-0,26	0,86	1,00	0,70	0,88	0,45	0,04	0,99
SD	-0,61	-0,18	-0,72	0,41	0,61	-0,57	0,69	0,69	-0,06	-0,08	1,00	0,04	0,88	0,91	0,10
g_m mod.	-0,43	0,42	-0,32	0,01	0,51	-0,02	0,81	0,81	-0,15	0,08	0,83	1,00	0,44	0,69	0,00
T_{cw}	-0,86	0,77	0,55	-0,40	-0,17	0,76	0,48	0,48	-0,23	0,39	-0,08	0,39	1,00	0,19	0,31
S_c/S	-0,26	0,32	-0,08	-0,16	0,42	0,33	-0,08	-0,08	0,48	0,83	-0,06	0,21	0,62	1,00	0,71
S_m/S	-0,46	0,55	-0,12	-0,16	0,40	0,12	0,86	0,86	-0,32	0,00	0,73	0,98	0,51	0,20	1,00

Tabla A.2. Matriz de correlación de Pearson para datos fotosintéticos, anatómicos y anatómicos asociados a hidráulica en condiciones de OTC calentamiento diurno a corto plazo (CD_{corto}).

	A_n	g_m	g_s (CO_2)	V_{cmax}	R_{dark}	C_c	LMA	LD	K_h	D_h	SD	g_m mod.	T_{cw}	S_c/S	S_m/S
A_n	1,00	0,33	0,01	0,09	0,33	0,00	0,01	0,01	0,50	0,80	0,57	0,23	0,81	0,84	0,32
g_m	0,67	1,00	0,44	0,45	0,41	0,29	0,45	0,45	0,04	0,22	0,84	0,18	0,96	0,22	0,34
g_s (CO_2)	0,99	0,56	1,00	0,12	0,32	0,02	0,00	0,00	0,63	0,90	0,60	0,32	0,74	0,99	0,41
V_{cmax}	-0,91	-0,55	-0,88	1,00	0,70	0,08	0,09	0,09	0,53	0,93	0,23	0,13	0,78	0,76	0,13
R_{dark}	0,67	0,59	0,68	-0,30	1,00	0,35	0,37	0,37	0,64	0,39	0,62	0,76	0,20	0,99	0,97
C_c	1,00	0,71	0,98	-0,92	0,65	1,00	0,02	0,02	0,44	0,77	0,54	0,19	0,86	0,77	0,28
LMA	0,99	0,55	1,00	-0,91	0,63	0,98	1,00	0,00	0,19	0,64	0,87	0,00	0,95	0,53	0,02
LD	0,99	0,55	1,00	-0,91	0,63	0,98	1,00	1,00	0,19	0,64	0,87	0,00	0,95	0,53	0,02
K_h	0,50	0,96	0,37	-0,47	0,36	0,56	-0,51	-0,51	1,00	0,00	0,76	0,98	0,73	0,11	0,90
D_h	0,20	0,78	0,10	0,07	0,61	0,23	-0,20	-0,20	0,93	1,00	0,75	0,58	0,76	0,61	0,73
SD	0,43	0,16	0,40	-0,77	-0,38	0,46	0,07	0,07	-0,06	-0,06	1,00	0,48	0,14	0,33	0,29
g_m mod.	0,77	0,82	0,68	-0,87	0,24	0,81	0,95	0,95	0,01	0,29	0,36	1,00	0,88	0,90	0,00
T_{cw}	0,19	0,04	0,26	0,22	0,80	0,14	0,03	0,03	-0,19	-0,16	0,68	0,08	1,00	0,42	0,79
S_c/s	0,16	0,78	0,01	-0,24	-0,01	0,23	-0,33	-0,33	0,71	0,26	0,48	-0,07	0,41	1,00	0,92
S_m/s	0,68	0,66	0,59	-0,87	0,03	0,72	0,89	0,89	0,06	0,18	0,52	0,98	0,14	0,05	1,00

Tabla A.3. Matriz de correlación de Pearson para datos fotosintéticos, anatómicos y anatómicos asociados a hidráulica en condiciones de OTC calentamiento diurno + nocturno (CN).

	A _n	g _m	g _s (CO ₂)	V _{cmax}	R _{dark}	C _c	LMA	LD	K _h	D _h	SD	g _m mod.	T _{cw}	S _c /S	S _m /S
A _n	1,00	0,40	0,60	0,01	0,80	0,01	0,75	0,75	0,39	0,38	0,91	0,75	0,65	0,80	0,70
g _m	0,60	1,00	0,99	0,30	0,87	0,42	0,10	0,10	0,94	0,93	0,77	0,72	0,06	0,52	0,92
g _s (CO ₂)	0,32	-0,01	1,00	0,89	0,78	0,90	0,06	0,06	0,79	0,07	0,82	0,02	0,33	0,69	0,15
V _{cmax}	0,96	0,70	0,09	1,00	0,32	0,00	0,51	0,51	0,58	0,68	0,83	0,97	0,44	0,94	0,81
R _{dark}	-0,20	-0,20	0,22	-0,68	1,00	0,52	0,83	0,83	0,36	0,53	0,07	0,99	0,98	0,07	0,51
C _c	-0,96	-0,58	-0,08	-0,98	0,48	1,00	0,49	0,49	0,42	0,60	0,84	0,95	0,55	0,99	0,86
LMA	-0,20	-0,90	0,86	-0,39	0,17	0,42	1,00	0,00	0,69	0,52	0,93	0,02	0,59	0,88	0,08
LD	-0,20	-0,90	0,86	-0,39	0,17	0,42	1,00	1,00	0,69	0,52	0,93	0,02	0,59	0,88	0,08
K _h	0,50	-0,06	0,17	0,34	0,64	-0,47	-0,19	-0,19	1,00	0,00	0,63	0,71	0,48	0,49	0,39
D _h	0,51	-0,07	0,84	0,25	0,47	-0,32	0,29	0,29	0,95	1,00	0,57	0,34	0,17	0,54	0,78
SD	0,07	-0,23	0,14	0,14	-0,93	-0,13	0,04	0,04	0,10	0,12	1,00	0,72	0,18	0,08	0,44
g _m mod.	-0,19	-0,28	-0,94	-0,02	-0,01	-0,04	-0,88	-0,88	0,20	-0,48	-0,19	1,00	0,57	0,81	0,04
T _{cw}	0,28	0,94	-0,56	0,46	0,02	-0,36	-0,28	-0,28	-0,36	-0,64	-0,63	0,30	1,00	0,55	0,74
S _c /S	-0,16	-0,48	-0,24	-0,04	-0,93	0,01	-0,08	-0,08	-0,36	-0,32	0,76	0,13	-0,31	1,00	0,49
S _m /S	-0,24	0,08	-0,75	-0,15	0,49	0,11	-0,76	-0,76	0,44	-0,14	-0,39	0,83	0,18	-0,36	1,00

Tabla A.4. Matriz de correlación de Pearson para datos fotosintéticos, anatómicos y anatómicos asociados a hidráulica en condiciones de OTC calentamiento diurno a largo plazo (CD_{largo}).

	A_n	g_m	g_s (CO_2)	V_{cmax}	R_{dark}	C_c	LMA	LD	K_h	D_h	SD	g_m mod.	T_{cw}	S_c/S	S_m/S
A_n	1,00	0,03	0,00	0,43	0,22	0,02	0,13	0,13	0,39	0,84	0,91	0,28	1,00	0,57	0,18
g_m	0,91	1,00	0,07	0,16	0,38	0,00	0,29	0,29	0,45	0,78	0,84	0,07	0,67	0,67	0,03
g_s (CO_2)	0,99	0,84	1,00	0,56	0,19	0,05	0,11	0,11	0,41	0,88	0,80	0,39	0,87	0,53	0,26
V_{cmax}	-0,46	-0,73	-0,36	1,00	0,48	0,23	0,88	0,88	0,76	0,65	0,60	0,01	0,18	0,43	0,04
R_{dark}	0,67	0,51	0,70	-0,42	1,00	0,44	0,79	0,79	0,71	0,26	0,81	0,42	0,58	0,03	0,57
C_c	0,93	0,99	0,87	-0,65	0,46	1,00	0,20	0,20	0,35	0,67	0,97	0,13	0,86	0,77	0,04
LMA	0,77	0,60	0,79	0,10	0,17	0,69	1,00	0,00	0,28	0,66	0,37	0,85	0,21	0,85	0,45
LD	0,77	0,60	0,79	0,10	0,17	0,69	1,00	1,00	0,28	0,66	0,37	0,85	0,21	0,85	0,45
K_h	-0,50	-0,45	-0,49	-0,19	0,23	-0,53	-0,30	-0,30	1,00	0,00	0,50	0,94	0,54	0,15	0,81
D_h	-0,13	-0,17	-0,09	-0,28	0,63	-0,27	-0,12	-0,12	0,91	1,00	0,38	0,76	0,33	0,04	0,88
SD	-0,07	0,13	-0,16	-0,32	0,15	-0,03	-0,25	-0,25	-0,14	-0,18	1,00	0,51	0,03	0,98	0,91
g_m mod.	-0,61	-0,84	-0,50	0,97	-0,47	-0,77	-0,10	-0,10	-0,04	-0,16	-0,34	1,00	0,18	0,39	0,01
T_{cw}	0,00	0,27	-0,10	-0,71	0,33	0,11	-0,59	-0,59	0,32	0,48	0,85	-0,63	1,00	0,54	0,63
S_c/S	-0,35	-0,26	-0,38	0,47	-0,91	-0,18	0,10	0,10	-0,66	-0,84	-0,01	0,43	-0,32	1,00	0,57
S_m/S	-0,71	-0,91	-0,62	0,89	-0,35	-0,90	-0,39	-0,39	0,12	0,08	0,06	0,90	-0,25	0,30	1,00