

TÍTULO TESIS: “Mechanisms of acclimation in *Fagus sylvatica* L. to combined abiotic stress under a high-end climate scenario”

DOCTORANDO: D. Faustino Rubio Pérez.

DIRECTORES: D^a. Rosa Ana López Rodríguez – D. Francisco Javier Cano Martín.

POGRAMA DE DOCTORADO: Investigación Forestal Avanzada.

RESUMEN TESIS DOCTORAL

El calentamiento global está imponiendo un estrés abiótico sin precedentes (calor, sequía y alto déficit de presión de vapor – VPD) en los bosques templados, amenazando especies vulnerables como el haya europea (*Fagus sylvatica* L.). Esta tesis busca investigar como responden plántulas de *Fagus sylvatica* a distintas temperaturas de crecimiento en combinación con sequía y sombra. Para ello, se emplearon condiciones controladas manteniendo constante el VPD. Las plántulas se desarrollaron a temperaturas óptimas (25°C) o elevadas (32°C) bajo un diseño factorial de tratamientos: irradiación (alta vs. baja) e irrigación (bien regadas vs. sequía moderada). A lo largo de los experimentos, se midieron parámetros de intercambio gaseoso (asimilación neta A_n , conductancia estomática g_s , y del mesófilo g_m), fluorescencia de la clorofila (Φ PSII, NPQ), y parámetros fotosintéticos derivados de los anteriores (V_{cmax} , J_{max} , T_{opt} , respiration R_d/R_l), junto a crecimiento y morfología foliar (area foliar, peso específico foliar - LMA), relaciones hídricas (potencial osmótico, módulo de elasticidad de la hoja), parámetros de transporte de agua del xilema (márgenes de seguridad, conductividad hidráulica y Hubert value), y parámetros morfológicos (altura, diámetro, biomasa, anatomía del xilema y densidad de la madera).

Las plántulas crecidas a mayor temperatura mostraron una pronunciada aclimatación fotosintética: su asimilación neta fue un 30% menor a lo largo de un amplio rango de temperaturas foliares, aunque su temperatura óptima (T_{opt}) se mantuvo. Este fenómeno es indicativo de una regulación bioquímica (reduciendo V_{cmax} and J_{max}) más que de una limitación estomática o de la conductancia del mesófilo. Las altas temperaturas de crecimiento también contribuyeron a disminuir las pérdidas de carbono ocasionadas por la respiración y fotorrespiración, al mismo tiempo que promovieron un incremento del “non-photochemical quenching” (NPQ), indicando una estrategia “min-max” enfocada a la conservación de carbono (a través de reducir los costes asociados a la respiración) al tiempo que promovían mecanismos de disipación energética y de fotoprotección.

Morfológicamente, las plántulas crecidas a alta temperatura generaron hojas más pequeñas y finas (menor LMA), que contribuyen a una mejor disipación térmica a coste de una mayor demanda evaporativa. Sin restricciones hídricas, la temperatura promovió una mayor apertura estomática (mayor g_s), contribuyendo a una mayor transpiración (E) y una menor eficiencia intrínseca en el uso del agua (iWUE).

En caso de déficit hídrico, las altas temperaturas promovieron un mayor estrés: la combinación de estos factores promovió unas mayores pérdidas de carbono. La A_n mostró una fuerte disminución (~60% al compararla con el control), mientras que la respiración un fuerte incremento. En este escenario, los estomas se cerraron rápidamente, lo que promovió el incremento del NPQ, translocando energía a la fotoprotección y disipación de energía térmica a expensas de un peor balance de carbono. Estas plántulas mostraron además una falta de ajuste osmótico, y, por tanto, menores márgenes de seguridad de la hoja, indicando una mayor vulnerabilidad hidráulica como consecuencia de este estrés combinado.

La disponibilidad de luz amortiguó estas respuestas, especialmente en aquellos tratamientos bien regados. Las plántulas crecidas en sombra alcanzaron A_n similares que las plantas en luz bajo luz saturante. Al mismo tiempo, mostraron a una menor respiración, lo que sugiere una aclimatación eficiente a condiciones de baja irradiancia. No obstante, en términos de crecimiento la luz mostró ser más limitante que la sequía a pesar de mostrar esta elevada capacidad de adaptación. La falta de energía lumínica restringió más el crecimiento que la sequía a expensas de una mayor resiliencia. Sorprendentemente, las altas temperaturas en combinación con la sombra promovieron una estrategia adquisitiva: las plántulas desarrollaron más hojas de menor LMA, maximizando la captura de luz, y, por lo tanto, un mejor balance de carbono en condiciones de luz saturante a expensas de menor eficiencia en el uso del agua. En contraste, bajo alta irradiancia, las altas temperaturas promovieron una estrategia más conservativa: el área foliar y la biomasa total disminuyeron considerablemente, al mismo tiempo que la transpiración se vio fuertemente incrementada. Por tanto, las plántulas crecidas a la sombra sacrificaron la seguridad de sus sistemas hidráulicos buscando una mayor ganancia de carbono, mientras que las plantas crecidas a alta irradiancia sacrificaron un mayor consumo hídrico para ser capaces de mantener su crecimiento.

Juntos, estos hechos muestran que, aunque las plántulas de haya mostraron una elevada plasticidad fisiológica a su temperatura óptima de crecimiento, solo mostraron una aclimatación parcial en un escenario simulado de calentamiento

global, especialmente bajo condiciones de multi-estrés. Las altas temperaturas de crecimiento promovieron mecanismos de compensación: las funciones de la hoja se mantuvieron a estas altas temperaturas mediante una regulación a la baja de su capacidad fotosintética y de la respiración, al tiempo que se producía un incremento de la disipación de energía térmica (NPQ), aún si esta estrategia de un mayor “gasto de agua” promovía una disminución de los márgenes de seguridad en términos de carbono y agua. Además, estos experimentos simulando estreses multifactoriales cubren sinergias que de otra manera no pueden ser detectadas o cuantificadas en experimentos con un único estrés o factor. Por ejemplo, las altas temperaturas, la sequía o la sombra aisladas no habrían reflejado sus efectos conjuntos (e.j. disminución del área foliar y de los márgenes de seguridad) que además inhibieron en gran medida el crecimiento y la fotosíntesis.

En conclusión, aunque las plántulas de *Fagus sylvatica* mostraron una considerable plasticidad fisiológica, en un escenario de cambio climático, la combinación de altas temperaturas y sequía impusieron fuertes limitaciones en el balance de carbono que pueden comprometer la regeneración de esta especie. Estos resultados sugieren que, en el futuro, la resiliencia de los hayedos dependerá de la frecuencia de las olas de calor, las sequías y la disponibilidad de micrositios más fríos y húmedos (e.j. sotobosque) para amortiguar estos efectos. Mediante el escrutinio de los mecanismos de aclimatación a través de la fotosíntesis, dinámicas estomáticas, morfología y conductividad hidráulica, esta tesis proporciona una perspectiva global sobre cómo se desenvolverán las plántulas de *Fagus sylvatica* en un escenario de cambio climático, con fuertes implicaciones en la predicción de cómo serán las dinámicas de los bosques templados bajo múltiples estreses simultáneos.

Al integrar procesos de aclimatación que abarcan desde la fotosíntesis y el comportamiento estomático hasta la morfología foliar, la funcionalidad hidráulica y el reparto de biomasa, esta tesis ofrece una visión comprensiva del desempeño de las plántulas bajo escenarios climáticos extremos, y contribuye a anticipar el devenir de los bosques templados ante estreses múltiples e interconectados.