

Estrategias de germinación de semillas de 10 plantas herbáceas nativas del matorral esclerófilo de Chile central

Seed germination strategies of 10 species of native herbaceous plants of the sclerophyllous shrubland in central Chile

Javier A. Figueroa^{1,*}, Cristóbal Donoso², Francisca Fernández² & Margarita Reyes²

¹Instituto de Investigación y Postgrado de la Facultad de Ingeniería y Arquitectura, Universidad Central de Chile, Avenida Santa Isabel 1186, Santiago, Chile.

²Escuela de Arquitectura y Paisaje, Universidad Central de Chile, Avenida Santa Isabel 1186, Santiago, Chile.

*Corresponding autor: javier.figueroa@ucentral.cl

RESUMEN

Se exploró la importancia relativa de la luz y el efecto del frío para la germinación de 10 herbáceas nativas del matorral de Chile central. Las semillas de cada especie fueron asignadas a: (1) semillas germinadas por tres meses bajo luz blanca, no se le aplicó frío con anterioridad, (2) semillas germinadas por tres meses bajo luz blanca, se aplicó por tres meses estratificación fría (5 °C) antes de ser sembradas, (3) semillas germinadas en oscuridad durante 30 días, y (4) semillas germinadas bajo luz durante 30 días. (1) y (2) sembradas al mismo momento. Igualmente, (2) y (3). Ambas fueron comparadas con pruebas *t* de Student. Cinco variables de germinación fueron evaluadas con Análisis de Componentes Principales (ACP). Cinco especies alcanzaron una germinación significativamente mayor bajo luz que en oscuridad. Cuatro especies presentaron germinación significativamente más alta en semillas expuestas al frío. Las dos primeras dimensiones del ACP explicaron el 79,36 % de la varianza, siendo que la primera dimensión explicó el 44,72 %. La primera dimensión estaba asociada a la variable dependencia a la luz. La segunda se asoció a la variable dependencia al frío. Los resultados muestran que las 10 hierbas presentan algún grado de germinación dependiente a la luz. Sin embargo, la dependencia al frío fue de valor negativo para dos especies. Ambas variables están inversamente correlacionadas, apoyando la hipótesis de dos estrategias potenciales: (1) asociada a la variación de la luz en el espacio y (2) asociada a la variación de la temperatura en el tiempo.

Palabras clave: Chile central, ecología de la germinación, germinación frío-dependiente, germinación luz-dependiente, hierbas mediterráneas.

ABSTRACT

The relative importance of light and the effect of cold for germination of 10 herbaceous plants native to the shrubland of central Chile was explored. The seeds of each species were assigned to: (1) seeds germinated for three months under white light, no cold was applied, (2) seeds germinated for three months under white light, cold stratification (5 °C) was applied for three months before being sown, (3) seeds germinated in darkness for 30 days, and (4) seeds germinated in light for 30 days. (1) and (2) sown at the same time. Similarly, (2) and (3). Both were compared with Student's *t* tests. Five germination variables were evaluated with Principal Component Analysis (PCA). Five species achieved significantly higher germination under light than in darkness. Four species presented significantly higher germination in seeds exposed to cold. The first two dimensions of the PCA explained 79.36 % of the variance, with the first dimension explaining 44.72 %. The first dimension was associated with the light-dependent variable. The second was associated with the cold-dependent variable. The results show that the 10 herbs present

some degree of light-dependent germination. However, cold dependence was of negative value for two species. Both variables are inversely correlated, supporting the hypothesis of two potential strategies: (1) associated with the variation of light in space and (2) associated with the variation of temperature in time.

Keywords: central Chile, cold-dependent germination, germination ecology, light-dependent germination, Mediterranean herbs.

INTRODUCCIÓN

El matorral de Chile central presenta una cobertura de herbáceas abundante y diversa en el tiempo y el espacio que se desarrolla junto a un estrato arbustivo que está distribuido de manera irregular (Keeley & Johnson 1977, Figueroa *et al.* 2004a). La abundancia y cobertura de las especies de hierbas nativas es bastante variable entre años ya que depende principalmente de la temperatura ambiental, la cantidad y distribución de la precipitación anual y el régimen de perturbaciones, por ejemplo, el régimen de fuegos (Sabadin *et al.* 2015). En particular, la variación temporal y espacial de las hierbas nativas a lo largo de la distribución del matorral ha sido informada en estudios anteriores (Gutiérrez *et al.* 2000, 2010).

Respecto al origen, la cobertura del estrato herbáceo del matorral está dominada por anuales exóticas de carácter invasiva (Arroyo *et al.* 2000). Sin embargo, la riqueza o el número de especies nativas aún mantiene una presencia mayoritaria en el matorral de Chile central (Teillier *et al.* 2010). Este patrón se debe al manejo histórico del suelo y del paisaje que se ha prolongado en esta región desde la época de la Colonia cuando perturbaciones continuas de deforestación facilitaron la invasión por pastos y anuales exóticos (Arroyo *et al.* 2000).

El crecimiento vegetativo de la cubierta de hierbas nativas en el matorral de Chile central ocurre entre invierno e inicios de la primavera en áreas perturbadas y expuestas del matorral (Ginocchio *et al.* 1994). Por consiguiente, la germinación en el suelo de las semillas de herbáceas podría ser gatillada por las primeras precipitaciones, las temperaturas de la estación del año y por las variaciones lumínicas sobre el suelo entre otras variables.

La dormancia de las semillas y los requerimientos de la germinación de las especies presente en los bancos de semillas del suelo está asociada con la ecología de la regeneración de las poblaciones de especies de hierbas (Gioria *et al.* 2020). Hay abundante información sobre las condiciones necesarias

para interrumpir la dormancia de las semillas y estimular la germinación de herbáceas mediterráneas (Fenner & Thompson 2005, Long *et al.* 2015, Baskin & Baskin 2021). Por ejemplo, las semillas pueden ser sensibles a las variaciones temporales y espaciales del ambiente con el resultado de que las plántulas se establezcan y recluten en cantidades adecuadas para la persistencia de la población (Pausas & Lamont 2022).

Un grupo de especies pueden compartir un número de atributos germinativos que responden a desafíos ambientales característicos o asociados a una estrategia de germinación. Al conjunto de atributos que determinan una estrategia germinativa se les denomina síndrome de germinación (*sensu* Angevine & Chabot 1979). Una estrategia de germinación que ha sido asociada a la variación temporal de las condiciones ambientales es la presencia en las semillas de una dormancia fisiológica. Esta dormancia puede ser interrumpida por el frío durante la estación invernal. La literatura muestra que una estratificación fría es requerida en especies que dispersan sus semillas antes y durante la estación cálida en ambientes con temperaturas estacionales (Luna *et al.* 2008). Las plántulas recién emergentes requieren altos potenciales hídricos en el suelo y la atmósfera para sobrevivir y establecerse exitosamente, condición que se alcanzan en Chile central con mayor probabilidad en el otoño y finales del invierno (Gulías *et al.* 2004).

Por otra parte, una estrategia de germinación asociada a la variación espacial del ambiente es la sensibilidad de las semillas a luz blanca. Existen evidencias de esta sensibilidad en especies de diversas regiones mediterráneas (Baskin & Baskin 1998), pero no ha sido estudiado de manera sistemática en Chile central. La distribución de las anuales tanto nativas como exóticas en el matorral de Chile central está asociada a las áreas expuestas del matorral entre arbustos y muy pocas especies nativas parecen estar distribuidas bajo el dosel del matorral (Figueroa & Jaksic 2004). Una germinación sensible a la luz blanca podría dar cuenta en parte de este patrón espacial. La luz blanca fría es rica en rojo, longitud de

onda que activa una proteína que promueve la germinación que se denomina fitocromo. El ambiente bajo el dosel y la hojarasca del suelo es rico en rojo lejano, longitud de onda que desactiva al mismo fitocromo, forma de la enzima que inhibe la germinación (Kendrick 1976).

En esta investigación vamos a poner a prueba si las semillas de 10 especies de herbáceas del matorral de Chile central presentan germinación sensible a la presencia de luz blanca y a la exposición al frío por parte de las semillas. Estas variables pueden ayudar a detectar síndromes de germinación asociados a la tasa, momento y la forma como se distribuye la germinación de las especies de plantas herbáceas en el matorral de Chile central. El objetivo general del estudio es determinar la presencia de estrategias de germinación de plantas herbáceas nativas del matorral esclerófilo de Chile central que puedan explicar en parte la distribución temporal y espacial de las especies en condiciones naturales.

MATERIALES Y MÉTODOS

DISTRIBUCIÓN DEL MATORRAL

El matorral de Chile central se encuentra entre los 32° y 37° de latitud Sur, distribuyéndose principalmente hasta los 1.000 m s.n.m, aprox. Se encuentra en suelos delgados y pobres con alta irradiación solar y reemplaza en planicies donde se han talado o quemado al bosque esclerófilo (Luebert & Pliscoff 2017; Teillier *et al.* 2022).

El clima de Chile central es de tipo mediterráneo que se caracteriza por presentar una estación húmeda-fría entre junio y septiembre donde se concentra al menos el 90 % de la precipitación anual y una estación seca-cálida durante el

verano, área que está siendo sometido a un fuerte cambio climático (Luebert & Pliscoff 2017; McPhee *et al.* 2014).

El matorral en tierras media y altas está dominado por arbustos bajos espinosos y xerófitos con hojas esclerófilas (Figueroa & Jaksic 2004). Las especies leñosas en el matorral están acompañadas por una diversa flora herbácea dominada por anuales exóticas y nativas (Arroyo *et al.* 2000; Teillier *et al.* 2022).

ENSAYOS DE GERMINACIÓN

Las semillas o frutos de 10 plantas herbáceas nativas fueron recolectadas en la Región Metropolitana de Santiago y la V Región de Valparaíso (Tabla 1). La taxonomía de las especies sigue a Teillier *et al.* (2022). Un número >300 semillas por especie fueron recolectadas directamente de al menos cinco individuos por especie (Tabla 1). Las especies seleccionadas son frecuentes del matorral y están siendo utilizadas por un proyecto de alcance regional (Jardín Biodiverso) dirigido por la Universidad Central de Chile, que tiene el propósito de definir plantas nativas adecuadas para incorporar en diversos tipos de áreas verdes urbanas de la RMS (FIC BIP N°40044421-0, GORE RMS). Las recolecciones se realizaron durante el verano del año 2021, durante los períodos de máxima fructificación de las especies. Las semillas o frutos fueron almacenadas antes de una semana de la recolección en bolsas de papel en condiciones presentes en el Laboratorio de Botánica de la Universidad Central de Chile, en Santiago, hasta el momento de la siembra o de la estratificación en frío, que se iniciaron en octubre del 2021 después de siete meses de la recolección de las semillas, aprox. Las semillas fueron extraídas de los frutos y limpiadas, inmediatamente antes de las siembras.

TABLA 1. Especies herbáceas del matorral de Chile central seleccionadas para el estudio. / Herbaceous species of shrubland of central Chile selected for the study.

Especie	Familia	Hábito	Status	Procedencia de las semillas
<i>Argemone hunnemannii</i> Otto & A. Dietr.	Papaveraceae	Anual	Nativa	Recreo, aledaño Estadio Italiano VRV
<i>Cistanthe grandiflora</i> (Lindl.) Schldtl.	Montiaceae	Perenne	Endémica	Recreo, aledaño Estadio Italiano VRV
<i>Clarkia tenella</i> (Cav.) F.H. Lewis & M.E. Lewis	Onagraceae	Anual	Nativa	Quebrada de Macul, RMS
<i>Convolvulus chilensis</i> Pers.	Convolvulaceae	Perenne	Endémica	Quebrada de Macul, RMS
<i>Helenium aromaticum</i> (Hook.) L. H. Bailey	Asteraceae	Anual / Perenne	Endémica	Quebrada de Macul, RMS
<i>Madia sativa</i> Molina	Asteraceae	Anual	Nativa	Quebrada de Macul, RMS
<i>Moscharia pinnatifida</i> Ruiz & Pav.	Asteraceae	Anual	Endémica	Quebrada de Macul, RMS
<i>Phacelia secunda</i> J.F. Gmel.	Hydrophyllaceae	Perenne	Nativa	Quebrada de Macul, RMS
<i>Pasithea caerulea</i> (Ruiz & Pav.) D. Don	Asphodelaceae	Perenne	Endémica	Parque Mahuida, RMS
<i>Plantago hispidula</i> Ruiz & Pav.	Plantaginaceae	Anual	Endémica	Q. El Asiento, Co. Tabaco, VRV

VRV= Quinta Región de Valparaíso; RMS= Región Metropolitana de Santiago

Las semillas fueron sembradas en placas Petri de vidrio (80 X 15 mm) sobre y bajo papel filtro. No hubo presencia de semillas vanas en cantidades significativas para ninguna de las especies. La viabilidad de las semillas se determinó por usó de Tetrazolium (0,5 %) a excepción en *Clarkia tenella* y *Moscharia pinnatifida* en las que se usó Tetrazolium (1 %) porque las semillas no pudieron ser divididas debido a su pequeño tamaño. La viabilidad se determinó al finalizar los ensayos para estimar la viabilidad de las semillas no germinadas. Las semillas fueron regadas con agua destilada e inicialmente y cuando fue necesario se utilizó fungicida comercial (CAPTAN). La semilla se consideraba germinada cuando quedaba expuesta al menos 5 mm de radícula. Los ensayos se realizaron en una pieza de reproducción en ambiente semi-controlado. La variación de la temperatura durante el día se amortiguó con un equipo de aire acondicionado y fluctuó durante las 24 horas entre 15 y 25 °C, con un fotoperiodo de 12 horas luz en el día y 12 horas oscuridad durante la noche (12:12). Para generar luz blanca, se utilizaron tubos fluorescentes de luz día fría. Las placas con las semillas sembradas fueron envueltas en bolsas de plástico transparente para evitar la deshidratación de las semillas.

Los ensayos fueron organizados de acuerdo a 2 experimentos: Experimento 1: (T1) Semillas obtenidas directamente de las bolsas de papel fueron sembradas en las placas Petri, humedecidas y colocadas inmediatamente en el ambiente semi-controlado, con luz (12:12), durante tres meses. (T2) Semillas estratificadas en frío, fueron sembradas en las placas Petri, humedecidas y colocadas inmediatamente en el ambiente semi-controlado, con luz (12:12), durante tres meses. La estratificación en frío de 150 semillas por especie se prolongó por tres meses en un refrigerador (5 °C aprox.), hasta diciembre del 2021. Experimento 2: (T3) Semillas obtenidas directamente de las bolsas de papel fueron sembradas en las placas Petri, humedecidas y colocadas inmediatamente en el ambiente semi-controlado, con luz (12:12), durante un mes. (T4) Semillas obtenidas directamente de las bolsas de papel fueron sembradas en las placas Petri, humedecidas, envueltas inmediatamente en papel de aluminio y colocadas en el ambiente semi-controlado dentro de un gabinete oscuro durante un mes. Las placas en oscuridad (T4) fueron monitoreadas en solo una oportunidad a los 30 días, para en ese momento exponer las semillas a la luz y contabilizar las semillas germinadas. Por consiguiente, el primer experimento comparó los tratamientos 1 y 2 (efecto de la estratificación fría), se iniciaron en enero 2022, 10 meses después de la recolección de las semillas, se prolongaron por tres meses y la germinación fue monitoreada cada tres días. El segundo experimento comparó los tratamientos 3 y 4 (efecto de la luz), se iniciaron en octubre 2021, siete meses después de la recolección de las semillas y se prolongaron por un mes,

para cuando la germinación en oscuridad fue monitoreada. El ensayo en oscuridad fue detenido a los 30 días porque mantener por tres meses las semillas sin riego es riesgoso ya que plántulas emergente muy pequeñas (p.e. *Clarkia tenella*) podrían haber desaparecido por descomposición antes de ser contabilizadas como semillas germinadas o las semillas podrían no haber germinado debido a la deshidratación y no a la ausencia de luz. Esta determinación fue correcta ya que ninguna siembra en las placas Petri se encontraba deshidratada a los 30 días.

CARACTERÍSTICAS DE LA GERMINACIÓN

Con los resultados de los ensayos de germinación se determinaron cinco atributos que fueron calculados para cada una de las especies:

- Proporción final de semillas germinadas (PG_T): proporción de semillas germinadas en relación al total de semillas viables en el tratamiento T1. Este concepto es usado ampliamente por la literatura.
- Tiempo de germinación (T_{50}): número de días promedio de la germinación del 50 % de las semillas germinadas en el tratamiento T1 (*sensu* Figueroa & Armesto 2001).
- Sincronía de la germinación (SG_{T50}): Se utilizó T_{50} para estimar la sincronía temporal de la germinación o grado de dispersión al promedio del tiempo de germinación. Se utilizó el valor absoluto de la raíz cuadrada de la varianza o de la Desviación Estándar de T_{50} para cuantificar la sincronía. Valor= 0 representa máxima sincronía y está disminuye con valores más altos. El concepto de sincronía está inspirado en Maleki *et al.* (2022).
- Dependencia de la germinación al frío (ΔGF): $\Delta GF = G_{CF} - G_{SF}/G_{max}$ (G_{max} = germinación máxima, G_{CF} = germinación con frío (T2), G_{SF} = germinación sin frío (T1)). Este índice varía entre 1 y -1. Valores más altos indican mayor dependencia de la germinación al frío (*sensu* Figueroa 2003).
- Dependencia de la germinación a la luz (ΔGL): $\Delta GL = G_{CL} - G_{SL}/G_{max}$ (G_{max} = germinación máxima, G_{CL} = germinación con luz (T3), G_{SL} = germinación en oscuridad (T4)). Este índice varía entre 1 y -1. Valores más altos indican mayor dependencia de la germinación a la luz (*sensu* Figueroa 2003).

ANÁLISIS ESTADÍSTICO

En cada especie se realizaron pruebas *t* de Student de muestras independientes para poner a prueba H_0 : Tratamiento 1 = Tratamiento 2 (% germinación sin frío versus % germinación con frío). Igualmente, se realizaron pruebas *t* de Student para evaluar H_0 : Tratamiento 3 = Tratamiento 4 (% germinación con luz versus % germinación en oscuridad). Los porcentajes

promedios de germinación por tratamiento se obtuvieron de 50 semillas sembradas por placa Petri con tres réplicas por especie. Se aplicó la transformación arcoseno sobre los porcentajes promedios de germinación.

Para conocer la matriz de correlaciones entre las variables, dependencia de la germinación al frío (ΔGF), dependencia de la germinación a la luz (ΔGL), proporción de semillas germinadas (PG_T), tiempo de germinación (T_{50}) y sincronía de la germinación (SG_{T50}) se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) de variables continuas. Los resultados del PCA se interpretaron trazando las puntuaciones de las especies en los dos primeros componentes.

Los análisis estadísticos se realizaron basado en métodos implementados por IBM SPSS (Versión 28).

RESULTADOS

Las especies *Clarkia tenella* (Cav.) F.H.Lewis & M.E.Lewis, *Helenium aromaticum* (Hook.) L. H.Bailey, *Madia sativa* Molina, *Pasithea caerulea* (Ruiz & Pav.) D.Don y *Plantago hispidula* Ruiz & Pav., no alcanzan un porcentaje de germinación mayor al 3 % cuando las semillas están en oscuridad. Incluso,

las semillas de estas especies expuestas a la luz presentan porcentajes de germinación en un orden de magnitud mayor a la de las semillas mantenidas en oscuridad (Tabla 2).

Por otra parte, cuatro herbáceas presentaron semillas que requerían estar expuestas a 5 °C para germinar. Las semillas de *Cistanthe grandiflora* (Lindl.) Schltld., expuestas al frío por tres meses, germinaron estadísticamente en mayor porcentaje que las semillas no expuestas al frío. De igual manera se comportaron las semillas de *C. tenella*, *M. sativa* y *P. hispidula*. Incluso, estas tres últimas especies presentaron semillas que también requerían ser expuestas a la luz para germinar sobre el 5 % (Tabla 2).

Las especies *Argemone hunnemannii* Otto & A.Dietr., *Convolvulus chilensis* Hort., ex Colla, *Moschardia pinnatifida* Ruiz & Pav. y *Phacelia secunda* J.F.Gmel., no presentaron semillas sensibles significativamente al frío ni a la luz, además, *A. hunnemannii* alcanzó porcentajes máximos de germinación de sólo 8 % independiente del tratamiento (Tabla 2).

Dos especies, *C. tenella* y *M. sativa*, presentaron semillas con germinación instantánea ya que la germinación se inició antes del tercer día después de la siembra. El resto de las especies presentaron una germinación que se inició entre el tercer día y los primeros 30 días después de la siembra. En

TABLA 2. Porcentaje de germinación de semillas de 10 especies herbáceas del matorral de Chile central, de acuerdo al tratamiento aplicado: (T1) Germinación a los tres meses sin frío, (T2) Germinación a los tres meses con semillas estratificadas (5 °C), (T3) Germinación a los 30 días con semillas expuestas a la luz, (T4) Germinación a los 30 días con semillas en oscuridad. Los valores entre paréntesis representan ± 1 error estándar. Diferencias significativas entre tratamientos (T1 vs. T2 y T3 vs. T4) de acuerdo a test t de Student de muestras independientes $P < 0,05$. / Percentage of seed germination of 10 herbaceous species of shrubland of central Chile, according to the treatments applied: (T1) Germination at three months without cold, (T2) Germination at three months with seeds exposed to cold (5 °C), (T3) Germination at 30 days with seeds exposed to light, (T4) Germination at 30 days with seeds in darkness. Values in parentheses represent means ± 1 standard error. Significant differences between treatments (T1 vs. T2 and T3 vs. T4) according to Student's t-test of independent samples $P < 0.05$.

Especie	Germinación sin frío (T1)	Germinación con frío (T2)	t	P	Germinación con luz (T3)	Germinación oscuridad (T4)	t	P
<i>Argemone hunnemannii</i>	8,0 (1,2)	8,0 (3,5)	0,2	n.s.	6,7 (1,3)	4,7 (1,8)	0,951	n.s.
<i>Cistanthe grandiflora</i>	5,3 (0,7)	21,3 (2,9)	-6,287	0,002	5,3 (0,7)	2,7 (1,7)	1,396	n.s.
<i>Clarkia tenella</i>	12,7 (1,3)	36,7 (4,7)	-5,389	0,003	9,3 (0,7)	2,7 (0,7)	6,445	0,001
<i>Convolvulus chilensis</i>	9,3 (2,4)	14,7 (2,9)	-1,454	n.s.	9,3 (2,4)	6,0 (2,3)	1,043	n.s.
<i>Helenium aromaticum</i>	46,0 (1,2)	44,0 (10)	0,232	n.s.	22,7 (9)	0,7 (0,7)	3,872	0,009
<i>Madia sativa</i>	76,7 (1,8)	87,3 (1,8)	-3,877	0,009	76,7 (1,8)	2,7 (1,3)	13,259	< 0,001
<i>Moschardia pinnatifida</i>	10,7 (3,7)	8,0 (2)	0,601	n.s.	8,0 (1,2)	4,7 (2,7)	1,373	n.s.
<i>Pasithea caerulea</i>	36,0 (5,8)	47,3 (9,7)	-0,986	n.s.	26,7 (9)	2,7 (2,7)	3,139	0,017
<i>Phacelia secunda</i>	2,0 (1,2)	11,3 (4,7)	-1,92	n.s.	1,3 (0,7)	0,7 (0,7)	0,707	n.s.
<i>Plantago hispidula</i>	32,7 (2,7)	52,0 (3,5)	-6,401	0,002	23,3 (4,8)	1,3 (1,3)	4,823	0,004

(n.s. = no hay diferencias significativas $P > 0,05$).

particular, todas las especies, a excepción de *H. aromaticum*, presentaron su germinación máxima antes de los 30 días. (Tabla 3). La especie *M. sativa* presentó el menor tiempo de germinación con un $T_{50} = 2,3 \pm 0,3$ días para semillas sin frío y expuestas a la luz (Tabla 3). Incluso, *C. grandiflora*, *C. chilensis* y *M. pinnatifida* germinaron también rápidamente ya que antes de los cinco días, al menos el 50 % del total de sus semillas germinadas habían expuestos sus cotiledones (Tabla 3). Más lentamente germinaron, *C. tenella* ($14 \pm 6,6$ días), *A. hunnemannii* ($19,3 \pm 2,7$ días), *P. secunda* ($19,5 \pm 5,5$ días), *P. caerulea* ($21 \pm 4,9$ días) y *P. hispidula* ($22,7 \pm 6,7$ días), en las cuales el 50 % de las semillas germinadas expusieron sus cotiledones en promedio entre 14 y 23 días, aprox. En particular, *H. aromaticum* presentó el mayor tiempo de germinación con un $T_{50} = 33,3 \pm 4,1$ días para el 50 % de las primeras semillas germinadas sin estratificación y expuestas a la luz.

Respecto a la sincronía del tiempo de germinación, *C. chilensis*, *M. sativa* y *C. grandiflora* presentaron la mayor sincronía, con especial interés nos referimos a *M. sativa* ya que en los primeros seis días germinó el 98 % del total de semillas sembradas (Tabla 3). Por el contrario, las especies que presentaron menor sincronía en el tiempo de germinación fueron *P. hispidula*, *C. tenella*, *P. secunda* y *H. aromaticum* (Tabla 3), en este caso merece atención *C. tenella*, que prolongó su germinación desde el tercer hasta los 48 días después de la siembra.

La proporción de semillas viables germinadas se distribuyó entre 0,02 en *P. secunda*, 0,07 en *A. hunnemannii*, 0,1 en *C. chilensis* y 0,11 en *C. grandiflora*. En el otro extremo, 0,98 en *M. sativa*, 0,88 en *H. aromaticum* y 0,86 en *M. pinnatifida*

(Tabla 3). En las tres especies restantes las proporciones de semillas viables germinadas fluctuó entre 0,43 (*C. tenella*) y 0,55 (*P. caerulea*) (Tabla 3).

Interesantemente, todas las especies estudiadas presentan el índice de sensibilidad a la luz >0 , incluso en cinco especies es superior a 0,5 (Tabla 3). Las especies que presentaron mayor sensibilidad fueron *H. aromaticum* y *M. sativa*. Las que presentaron menor sensibilidad a la luz fue *A. hunnemannii* y *C. chilensis*.

Sin embargo, *H. aromaticum* y *M. pinnatifida* mostraron un indicador de sensibilidad al frío negativo y en *A. hunnemannii* el indicador mostró un valor igual a 0. Las especies con sensibilidad al frío > 0 fueron siete y la que más se destacó fue *P. secunda*, con un valor de 0,82. (Tabla 3).

Los primeros dos componentes del ACP describieron el 79,36 % de la varianza (Fig. 1). El primer componente principal captó el 44,72 % de la varianza y muestra que las especies con mayor dependencia a la luz tienen mayor proporción de semillas germinadas ($r = 0,664$; $P = 0,036$). Incluso, el ACP muestra que la dependencia de la germinación a la luz y al frío tienden a correlacionarse de manera inversa (Fig. 1). El segundo componente principal describió el 34,65 % de la varianza y muestra que la germinación dependiente al frío está inversamente correlacionada con la proporción de semillas germinadas ($r = -0,65$; $P = 0,042$). Principalmente, el primer componente separó a las especies de acuerdo a la sensibilidad de la germinación a la luz, mientras que el segundo componente las separó de acuerdo a la sensibilidad al frío (Tabla 4). Además, el tiempo de germinación está positivamente correlacionado con la asincronía de la germinación ($r = 0,715$; $P = 0,02$).

TABLA 3. Parámetros de la germinación de semillas de 10 especies herbáceas nativas del matorral Chile central. Los parámetros son obtenidos del ensayo de germinación mencionados en materiales y métodos. / Parameters of seed germination of 10 herbaceous species native to the central Chile shrubland. The parameters are obtained from germination test mentioned in materials and methods.

Especie	Dependencia al frío (ΔGF)	Dependencia a la luz (ΔGL)	Tiempo de germinación (T_{50})	Sincronía de la germinación ($SG_{T_{50}}$)	Proporción de semillas germinadas (PG_r)
<i>Argemone hunnemannii</i>	0	0,30	19	4,62	0,07
<i>Cistanthe grandiflora</i>	0,75	0,49	4	1,73	0,11
<i>Clarkia tenella</i>	0,65	0,71	14	11,36	0,43
<i>Convolvulus chilensis</i>	0,37	0,36	3	0,00	0,10
<i>Helenium aromaticum</i>	-0,04	0,97	33	7,09	0,88
<i>Madia sativa</i>	0,12	0,97	2	0,58	0,98
<i>Moschardia pinnatifida</i>	-0,25	0,41	5	3,46	0,86
<i>Phacelia secunda</i>	0,82	0,46	20	7,78	0,02
<i>Pasithea caerulea</i>	0,24	0,90	21	8,54	0,55
<i>Plantago hispidula</i>	0,37	0,94	23	11,55	0,45

Las especies y las variables de germinación utilizadas se encuentran en diferentes categorías de acuerdo con los resultados del ACP (Fig. 1). Especies que muestran dependencia al frío y presentan baja proporción de semillas germinadas se ubican en el cuadrante superior-izquierdo y son representadas principalmente por *P. secunda*. Especies que presentan germinación dependiente de la luz y alta

proporción de semillas germinadas se ubican en el cuadrante inferior-derecho y son representadas principalmente por *H. aromaticum*. Especies que presentan baja sincronía y altos valores para el tiempo de germinación se ubican en el cuadrante superior derecho y son representadas principalmente por *P. hispidula*.

TABLA 4. Matriz de componentes de las dos primeras dimensiones obtenido en el ACP realizado con parámetros de la germinación de semillas en 10 herbáceas nativas del matorral Chile central. / Matrix of components of the first two dimensions obtained of the PCA carried out with parameters of seed germination in 10 herbaceous plants native to the central Chile shrubland.

Variable	Dimensión 1	Dimensión 2
Sensibilidad a la luz (ΔGL)	0,851	-0,046
Sensibilidad al frío (ΔGF)	-0,376	0,751
Sincronía de la germinación ($SG_{T_{50}}$)	0,627	0,690
Proporción de semillas germinadas (PG_T)	0,688	-0,670
Tiempo de germinación (T_{50})	0,710	0,493

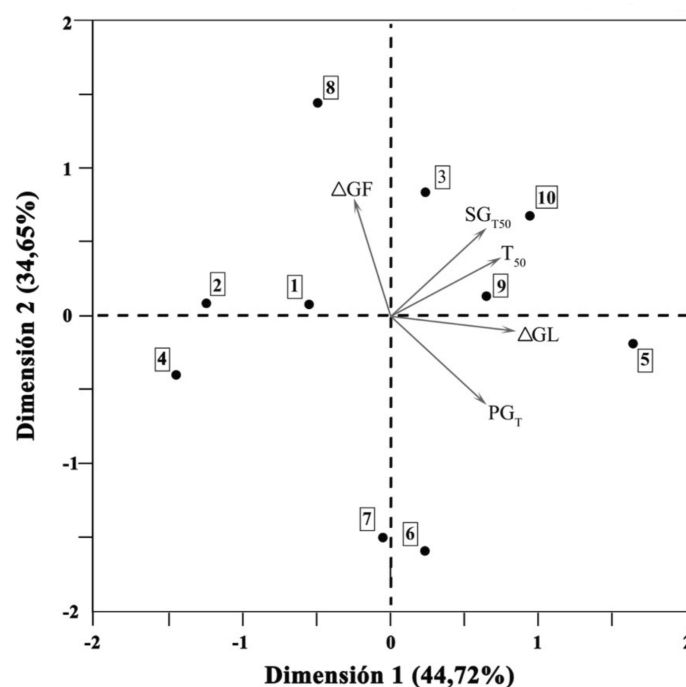


FIGURA 1. Resultados del Análisis de Componentes Principales de cinco variables de germinación en 10 plantas herbáceas de Chile central. Los datos graficados describen los dos primeros componentes principales, que explicaron la mayoría de la varianza. ΔGL , germinación dependiente a la luz; ΔGF , germinación dependiente al frío; PG_T , proporción de semillas germinadas; $SG_{T_{50}}$, sincronía de la germinación; T_{50} , tiempo de germinación. 1, *Argemone hunnemannii*; 2, *Cistanthe grandiflora*; 3, *Clarkia tenella*; 4, *Convolvulus chilensis*; 5, *Helenium aromaticum*; 6, *Madia sativa*; 7, *Moschardia pinnatifida*; 8, *Phacelia secunda*; 9, *Pasithea caerulea*; 10, *Plantago hispidula*. / Results of the Principal Components Analysis of five germination variables in 10 herbaceous plants from central Chile. Data plotted describe the first two principal components, which explained the majority of variance. ΔGL , light-dependent germination; ΔGF , cold-dependent germination; PG_T , proportion of germinated seeds; $SG_{T_{50}}$, germination synchrony; T_{50} , germination time. 1, *Argemone hunnemannii*; 2, *Cistanthe grandiflora*; 3, *Clarkia tenella*; 4, *Convolvulus chilensis*; 5, *Helenium aromaticum*; 6, *Madia sativa*; 7, *Moschardia pinnatifida*; 8, *Phacelia secunda*; 9, *Pasithea caerulea*; 10, *Plantago hispidula*.

DISCUSIÓN

Nuestro estudio mostró que la dependencia de las semillas a la variación de la luz es muy alta para la mitad de las especies estudiadas. En cinco especies las semillas no germinaban en la oscuridad y requirieron de la luz blanca para activar la germinación. Incluso, en ninguna de las especies estudiadas la luz inhibió el proceso germinativo o disminuyó la proporción de semillas germinadas. El índice de sensibilidad a la luz de las 10 especies alcanzó un valor promedio de 0,65, que significa que la luz blanca incrementó en promedio un 65 % la germinación máxima alcanzada en los ensayos. Por otra parte, aunque el requerimiento del frío para romper una dormancia fisiológica fue encontrado en el 40 % de las especies estudiadas, el índice alcanzó solo un valor promedio de 0,3. Incluso, en dos especies el índice fue negativo, aunque la disminución de la germinación de las semillas estratificadas no fuese significativa (Tabla 2). Además, tomando en cuenta que la dependencia tanto a la luz como al frío se pueden expresar como un atributo cuantitativo a través de los índices propuestos, el ACP mostró que la sensibilidad a la luz es el principal atributo en la primera dimensión del ACP, que explicó el 44,72 % de la variación total de las cinco variables analizadas. El mismo ACP mostró que la dependencia al frío era el principal atributo en la segunda dimensión, que explicó el 34,65 % de la varianza total.

En suma, en nuestro estudio el incremento de la dependencia a la luz y el incremento de la dependencia al frío, tienden a organizarse en áreas opuestas de las dos primeras dimensiones del ACP y por lo tanto correlacionarse de manera inversa (Fig. 1). Por consiguiente, las especies que fueron más dependientes a la luz tienden a requerir en menor proporción la estratificación fría para germinar y vice versa. Nuestros resultados apoyan la siguiente idea: en Chile central hay herbáceas con una estrategia que evitaría la variabilidad espacial de la radiación lumínica expresada con una germinación dependiente a la luz blanca. Además, hay una segunda estrategia que evitaría la variabilidad temporal de la temperatura, expresada con la germinación dependiente al frío. Interesantemente de acuerdo al estudio, ambas estrategias están presentes en Chile central y tenderían a excluirse gradualmente, al menos para esta muestra de especies. Aunque los modelos adaptativos sugieren que ambas estrategias son seleccionadas bajo condiciones ambientales contrastantes, sin embargo, nuestros hallazgos se acercan *más* a un modelo de cobertura de riesgos, en el cual coexisten diversas estrategias en ambientes impredecibles (Rubio de Casas *et al.* 2015). Estudios posteriores deberían poner a prueba con más evidencias estos modelos.

Respecto a la dependencia a la luz. Varios estudios en el

hemisferio norte han mostrado que las semillas no latentes de muchas herbáceas de vegetación del matorral templado germinan en porcentajes más altos en un ambiente de luz que en la oscuridad (Grime *et al.* 1981, Baskin & Baskin 1998). La germinación de las semillas estimuladas por la luz ha sido interpretada en múltiples ocasiones como un mecanismo de regeneración que promovería el establecimiento de hierbas en sitios expuestos y de alta irradiación solar de las praderas (Wulff *et al.* 1994). El comportamiento opuesto, en el cual la luz blanca inhibe la germinación, se ha registrado en la literatura de manera limitada y ha sido difícil asociarla a una condición de campo (Baskin Baskin 1998). Sin embargo, hay información publicada que muestra que la habilidad para germinar en oscuridad de las semillas de plantas herbáceas de matorral, es un rasgo que presentan especies que germinan bajo la superficie del suelo, que estarían expuestas a un ambiente de mayor humedad que semillas sobre el suelo (Rokich & Bell 1995; Carta *et al.* 2016). De todas maneras, nuestros resultados no apoyan una presencia relevante de este síndrome en Chile central ya que la germinación en oscuridad para las especies herbáceas estudiadas fue muy baja y marginal.

Interesantemente, nuestros resultados sobre la sensibilidad de la luz son sugerentes al compararla con la información que ha sido publicada respecto al hábitat y estrategia de regeneración de las plantas herbáceas en Chile central. Por ejemplo, la anual *P. hispidula*, que no logró en nuestra investigación superar el 2 % de germinación en oscuridad, se distribuye en el matorral preferentemente fuera del dosel de los arbustos (Gutiérrez *et al.* 1993), sus semillas están ausentes en los estratos profundos del suelo (Vidiella & Armesto 1989) y es considerada una hierba ruderal, exitosa en áreas perturbadas y abiertas (Walkowiak & Simonetti 1981). Igualmente, la hierba perenne/anual *H. aromaticum*, que en nuestro estudio no logró el 1 % de germinación en la oscuridad, es una especie pionera que coloniza sitios del matorral perturbado (Gómez-González *et al.* 2011). Adicionalmente y en términos generales, nuestro estudio concuerda con el patrón de distribución de los bancos de semillas descritos para Chile central, donde la disminución de la densidad de semillas en el suelo superficial bajo el dosel de las leñosas es dos órdenes de magnitud menor que la densidad del banco ubicado fuera del dosel entre arbustos (Figuroa *et al.* 2004a). Incluso, el ACP de nuestra investigación mostró una correlación significativa y positiva entre la dependencia de semillas a la luz y la proporción de semillas germinadas, por consiguiente, mientras mayor es la dependencia a la luz, la dormancia de las semillas era menos profunda. Ambos atributos se asocian a hierbas pioneras competitivas en condiciones ambientales que se establecen

posteriormente a las perturbaciones de la vegetación (Grime *et al.* 1981, Partzsch *et al.* 2011).

Por otra parte, respecto a la sensibilidad al frío. Hay especies del matorral que tienen semillas con dormancia fisiológica en el momento de la dispersión de las semillas y frutos (Figueroa *et al.* 2004b). Por consiguiente, en estas condiciones la germinación está retrasada hasta que la dormancia es interrumpida. Una dormancia fisiológica común en ambientes con una estación de invierno prolongada, como en Chile central, es aquella que se rompe con la exposición de las semillas al frío (Chambers 1993, Cavieres & Arroyo 2001). Este estudio mostró que el frío incrementó significativamente el porcentaje de germinación final en el 40 % de las 10 especies evaluadas, relativizando la idea de que el frío no es un factor ambiental frecuente para liberar de la dormancia a las herbáceas en los matorrales mediterráneos (Vásquez-Yanes & Orozco-Segovia 1998, Figueroa & Jaksic 2004, Tavşanoğlu *et al.* 2017). Al parecer, lo que sucede es que en ambientes mediterráneos hay especies con dormancia endógena que presentan una germinación que no sólo se gatilla por la estratificación fría, ni la presencia de luz como nosotros podemos demostrar en esta investigación. Un caso reportado aquí y en literatura es *C. chilensis*, ya que las semillas de esta hierba son dispersadas con una profunda dormancia, que es interrumpida mayoritariamente por la escarificación física de la testa (Suárez *et al.* 2004). Igualmente, las semillas de *M. pinnatifida* mostraron aquí una baja sensibilidad a los tratamientos evaluados y también hay evidencias publicadas de que esta especie es componente importante de los bancos de semillas permanentes en el extremo norte de su distribución, que presenta un ambiente menos predecible (Gutiérrez *et al.* 1997).

Adicionalmente, es interesante constatar que la sensibilidad al frío está correlacionada de manera significativa y positiva con el incremento de la disminución de la sincronía de la germinación en las 10 especies estudiadas. Este resultado concuerda con lo sugerido por otros estudios que muestran que la estratificación en frío estaría regulando la sincronía de la germinación por cambios en los patrones de dormancia en semillas de herbáceas (Maleki *et al.* 2023).

Respecto a los bancos de semillas. Nuestro estudio también concuerda con publicaciones que reconocen la abundante presencia de bancos de semillas transitorios en hierbas del matorral de Chile central (Johnston *et al.* 1989; Figueroa & Jaksic 2004). En los bancos de semillas transitorios, muchas especies no tienen semillas latentes o la dormancia mayoritaria es principalmente secundaria o inducida por el ambiente, por ejemplo, la cantidad de luz (Thompson & Grime 1979; Pausas & Keeley 2014). En estos bancos, los suelos se vacían y se vuelven a cargar anualmente de semillas recientemente

dispersadas (Figueroa & Jaksic 2004). Los bancos transitorios se distinguen de los bancos persistentes de otras regiones del globo porque en los primeros las semillas no pasan más de un año en el suelo y en los últimos las semillas se mantienen viables almacenadas en el suelo por al menos dos o más años (Thompson & Grime 1979; Baskin & Baskin 2021). Por lo tanto, la dormancia en las semillas de hierbas del matorral de Chile central, que forman bancos transitorios, debería ser interrumpida cercana al momento de la dispersión de las semillas o un número importante de las especies deberían presentar semillas sin dormancia endógena al momento de la dispersión. Este estudio demostró en el 50 % de las especies estudiadas, la presencia de una dormancia inducida por la ausencia de la luz y la ausencia, en este mismo grupo de especies, de otras dormancias profundas o endógenas que se traduce en una alta proporción de semillas germinadas muy rápidamente después de la dispersión de las semillas.

No obstante, el estudio también mostró la presencia de otro grupo de especies de hierbas que dispersarían sus semillas con dormancia fisiológica y/o con dormancia profunda. Las primeras, con dormancia fisiológica, no son excluyentes de los bancos de semillas transitorios. Por ejemplo, nuestros ensayos demostraron que en *P. secunda* el índice de dependencia al frío obtuvo los valores más altos entre las 10 especies estudiadas. Esto es consistente con publicaciones, que demuestran que *P. secunda* presenta bancos de semillas en poblaciones de diversa altitud asociado a una dormancia fisiológica interrumpida por la estratificación fría (Cavieres & Arroyo 1999, 2000, 2001). Sin embargo, la presencia de esta dormancia dependiente del frío no impide que el banco de semilla de esta especie sea transitorio, ya que semillas dispersadas durante el verano podrían germinar durante la próxima primavera después de ser estratificadas naturalmente en el suelo durante el invierno. Pero al contrario de las especies dependientes de la luz, el ACP sugiere que, en ambientes mediterráneos la estrategia de evitar la variación temporal podría tener resultados más impredecible y menos seguro para las plántulas. Ya que, de acuerdo al ACP, en estas especies dependientes del frío la germinación sería más asincrónica y más variable en el tiempo.

En esta parte es importante reconocer que las consecuencias ecológicas de nuestros hallazgos deberían ser complementados y profundizados en estudios posteriores y nuestras sugerencias son principalmente hipótesis que deben ser tomadas con cuidado. Efectivamente, podría ser cuestionable considerar que la oscuridad y el frío se asocien tan directamente a los patrones de distribución espacio-temporal de las especies de hierbas de Chile central, aunque hay evidencias publicadas en diversos ambientes naturales que apoyan estas ideas (Baskin & Baskin 1998). Por otra

parte, es válido argumentar que 10 especies de hierbas no son una muestra representativa de miles de herbáceas nativas presentes en Chile central (Arroyo & Cavieres 1997). Ciertamente, la muestra de especies que fueron estudiadas en esta ocasión es limitada como para considerar que lo encontrado en este estudio sea representativo de un patrón comunitario o regional mayoritario o exclusivo. A favor de las hipótesis de este estudio, podemos argumentar que las especies estudiadas aquí son hierbas actualmente frecuentes y abundantes que han soportado hasta la fecha las perturbaciones antropogénicas con efecto espacio-temporales en el paisaje actual de Chile central (Teillier *et al.* 2022).

En conclusión, los resultados de nuestro estudio muestran que 10 hierbas comunes del matorral de Chile central presentan una importante germinación dependiente a la luz blanca y también es relevante, aunque en menor grado, la germinación dependiente al frío. Interesantemente, ambas variables están inversamente correlacionadas en estas especies, apoyando la idea de, al menos, dos estrategias posibles. Una de ellas se podría asociar a la variación de la luz en el espacio, que permitiría la germinación inmediata cuando el dosel de la vegetación es abierto. La segunda estrategia se podría asociar a la variación de la temperatura en el tiempo, que evitaría la germinación inmediatamente después de la dispersión de las semillas durante el verano.

Los síndromes detectados en este estudio podrían ayudar a entender los patrones y momentos de germinación de las plantas y proyectar los sitios seguros para el establecimiento de las especies de hierbas de Chile central y sus complejas relaciones con el régimen de perturbaciones espacio-temporales.

AGRADECIMIENTOS

A dos revisores anónimos que permitieron mejoras sustanciales del manuscrito original. Estudio financiado por el Proyecto CIP 2020016, Universidad Central de Chile. Los autores agradecen al FIC BIP N°40044421-0, GORE RMS. La investigación contribuye al Núcleo de Investigación Biodiversidad Urbana de la misma universidad.

REFERENCIAS

Angevine, M.W., Chabot, B.F. 1979. Seed germination syndromes in higher plants. In: Solbrig, O.T., Jain, S., Johnson, G.B., Raven, P.H. (Eds.) Topics in plant population biology, pp. 188-206. Palgrave, London.

- Arroyo, M.T.K., Cavieres, L. 1997. The Mediterranean-type climate flora of central Chile- What do we know and how can we assure its protection? *Noticiero de Biología (Chile)* 5: 48-56.
- Arroyo, M.T.K., Marticorena, C., Matthei, O., Cavieres, L. 2000. Plant invasions in Chile: present patterns and future predictions. En: Mooney, H.A., Hobbs, R.J. (Eds.) *Invasive species in a changing world*, pp. 385-421. Island Press, Covelo, California, USA.
- Baskin, J.M., Baskin, C.C. 2021. The great diversity in kinds of seed dormancy: a revision of the Nikolaeva-Baskin classification system for primary seed dormancy. *Seed Science Research* 31(4): 249-277.
- Baskin, C. C., Baskin, J.M. 1998. *Seeds: ecology, biogeography and, evolution of dormancy and germination*. Elsevier. 665 pp.
- Carta, A., Hanson, S., Jonas, J.V. 2016. Plant regeneration from seeds responds to phylogenetic relatedness and local adaptation in Mediterranean *Romulea* (Iridaceae) species. *Ecology and Evolution* 6(12): 4166-4178.
- Cavieres, L.A., Arroyo, M.T.K. 1999. Bancos de semillas en *Phacelia secunda* J.K. Gmelin (Hydrophyllaceae): variación altitudinal en los Andes de Chile central (33°S). *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 569-577.
- Cavieres, L.A., Arroyo, M.T.K. 2000. Seed germination to cold stratification period and thermal regime in *Phacelia secunda* (Hydrophyllaceae). *Plant Ecology* 149: 1-8.
- Cavieres, L.A., Arroyo, M.T.K. 2001. Persistent soil seed banks in *Phacelia secunda* (Hydrophyllaceae): experimental detection of variation along an altitudinal gradient in the Andes of central Chile (33° S). *Journal of Ecology* 89(1): 31-39.
- Chambers, J.C. 1993. Seed and vegetation dynamics in an alpine herb field: effects of disturbance type. *Canadian Journal of Botany* 71(3): 471-485.
- Fenner, M., Thompson, K. 2005. *The ecology of seed*. Cambridge University Press, Cambridge. 55 pp.
- Figueroa, J.A. 2003. Seed germination in temperate rain forest species of Southern Chile: chilling and gap-dependency germination. *Plant Ecology* 166: 227-240.
- Figueroa, J.A., Armesto, J.J. 2001. Community-wide germination strategies in a temperate rainforest of Southern Chile: ecological and evolutionary correlates. *Australian Journal of Botany* 49(4): 411-425.
- Figueroa, J.A., Jaksic, F.M. 2004. Latencia y banco de semillas en plantas de la Región Mediterránea de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 77(1): 201-215.
- Figueroa, J.A., Teillier, S., Jaksic, F.M. 2004a. Composition, size and dynamics of the seed bank in a mediterranean shrubland of Chile. *Austral Ecology* 29(5): 574-584.
- Figueroa, J.A., León-Lobos, P., Cavieres, L.A., Pritchard, H., Way, M. 2004b. Ecofisiología de semillas en ambientes

- contrastantes de Chile: Un gradiente desde ecosistemas desérticos a templados húmedos. En: Cabrera, H.M. (Ed.) Fisiología ecológica en plantas: Mecanismos y respuestas a estrés en los ecosistemas, pp. 81-98. Ediciones Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso, Chile.
- Ginocchio, R., Holmgren, M., Montenegro, G. 1994. Effect of fire on plant architecture in Chilean shrubs. *Revista Chilena de Historia Natural* 67(2): 177-182.
- Gioria, M., Pyšek, P., Baskin, C.C., Carta, A. 2020. Phylogenetic relatedness mediates persistence and density of soil seed banks. *Journal of Ecology* 108(5): 2121-2131.
- Gómez-González, S., Torres-Díaz, C., Gianoli, E. 2011. The effects of fire-related cues on seed germination and viability of *Helenium aromaticum* (hook.) H.L. Bailey (Asteraceae). *Gayana Botanica* 68(1): 86-88.
- Grime, J.P., Mason, G., Curtis, A.V., Rodman, J., Band, S.R., Mowforth, M., Neal, A.M., Shaw, S. 1981. A comparative study of germination characteristics in a local flora. *The Journal of Ecology* 69(3): 1017-1059.
- Gulías, J., Galmés, J., Cifre, J., Medrano, H., Flexas, J. 2004. Ecofisiología de la fotosíntesis en la eficiencia en el uso del agua en la vegetación de la cuenca mediterránea. En: Cabrera, H.M. (Ed.) Ecofisiología ecológica en plantas: Mecanismos y respuestas a estrés en los ecosistemas, pp. 157-171. Ediciones Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso, Chile.
- Gutiérrez, J.R., Meserve, P.L., Contreras, L.C., Vásquez, H., Jaksic, F.M. 1993. Spatial distribution of soil nutrients and ephemeral plants underneath and outside the canopy of *Porlieria chilensis* shrubs (Zygophyllaceae) in arid coastal Chile. *Oecologia* 95: 347-352.
- Gutiérrez, J.R., Meserve, P.L., Herrera, S., Contreras, L.C., Jaksic, F.M. 1997. Effects of small mammals and vertebrate predators on vegetation in the Chilean semiarid zone. *Oecologia* 109: 398-406.
- Gutiérrez, J.R., Arancio, G., Jaksic, F.M. 2000. Variation in vegetation and seed bank in a Chilean semi-arid community affected by ENSO 1997. *Journal of Vegetation Science* 11(5): 641-648.
- Gutiérrez, J.R., Meserve, P.L., Kelt, D. A., Engilis Jr, A., Previtali, M.A., Milstead, W.B., Jaksic, F.M. 2010. Long-term research in Bosque Fray Jorge National Park: Twenty years studying the role of biotic and abiotic factors in a Chilean semiarid scrubland. *Revista Chilena de Historia Natural* 83(1): 69-98.
- IBM Corp. 2021. IBM SPSS Statistics for Windows, Version 28.0. IBM Corp, Armonk, NY.
- Johnston, M., Fernández, G., Olivárez, A. 1989. Caracterización de la germinación de seis especies de una pradera anual mediterránea. *Phyton (Argentina)* 50: 109-117.
- Keeley, S.C., Johnson, A.W. 1977. A comparison of the pattern of herb and shrub growth in comparable sites in Chile and California. *American Midland Naturalist* 97(1): 120-132.
- Kendrick, R.E. 1976. Photocontrol of seed germination. *Science Progress* 63: 347-367.
- Long, R.L., Gorecki, M.J., Renton, M., Scott, J.K., Colville, L., Gougin, D.E., Commander, L.E., Westcoot, D.A., Cherry, H., Finchs-Savage, W.E. 2015. The ecophysiology of seed persistence: a mechanistic view of the journey to germination or demise. *Biological Reviews* 90(1): 31-59.
- Luebert, F., Pliscoff, P. 2017. Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile. Editorial Universitaria, Santiago, Chile. 384 pp.
- Luna, B., Pérez, B., Céspedes, B., Moreno, J.M. 2008. Effect of cold exposure on seed germination of 58 plant species comprising several functional groups from a mid-mountain Mediterranean area. *Ecoscience* 15(4): 478-484.
- Maleki, K., Baskin, C.C., Baskin, J.M., Kiani, M., Alahdadi, I., Soltani, E. 2022. Seed germination thermal niche differs among nine populations of an annual plant: A modeling approach. *Ecology and Evolution* 12(8): e9240.
- Maleki, K., Maleki, K., Soltani, E., Oveisi, M., González-Andujar, J.L. 2023. A model for changes in germination synchrony and its implements to study weed population dynamics: A case study of Brassicaceae. *Plants* 12(2): 233-244.
- McPhee, J., Cortés, G., Rojas, M., García, L., Descalzi, A., Vargas, L. 2014. Downscaling climate changes for Santiago: what effects can be expected? En: Krellenberg, K., Hansjürgens, B. (Eds.) *Climate Adaptation Santiago*, pp. 19-41. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- Pausas, J.G., Keeley, J.F. 2014. Evolutionary ecology of resprouting and seeding in fire-prone ecosystems. *New Phytologist* 204(1): 55-65.
- Pausas, J.G., Lamont, B.B. 2022. Fire-released seed dormancy – a global synthesis. *Biological Reviews* 97(4): 1612-1639.
- Partzsch, M., Piesch, C., Hensen, I. 2011. A comparative study of germination biology and plant performance in two dry grassland species. *Folia Geobotanica* 46: 35-48.
- Rokich, D.P., Bell, D.T. 1995. Light quality and intensity effects on the germination of species from the jarrah (*Eucalyptus marginata*) forest of Western Australia. *Australian Journal of Botany* 43(2): 169-179.
- Rubio de Casas, R., Donohue, K., Venable, D.L., Cheptou, P. 2015. Gene-flow through space and time: dispersal, dormancy and adaptation to changing environments. *Evolutionary Ecology* 29: 813-831.
- Sabadín, P., Gómez, M., Ginocchio, R., Peña, I., Mujica, A.M., Montenegro, G. 2015. Effect of fire on herbaceous "matorral" vegetation of Central Chile. *Ciencia e Investigación Agraria* 42(3): 415-425.
- Suárez, L.H., González, W.L., Gianoli, G. 2004. Biología reproductiva de *Convolvulus chilensis* (Convolvulaceae) en una población de Aucó (centro-norte de Chile). *Revista Chilena de Historia Natural* 77(4): 581-591.
- Tavşanoğlu, Ç., Ergun, G., Çatav, Ş.S., Zare, G., Küçükakyüz, K.,

- Özüdoğru, B. 2017. Multiple fire-related cues stimulate germination in *Chaenorhinum rubrifolium* (Plantaginaceae), a rare annual in the Mediterranean Basin. *Seed Science Research* 27(1): 26-38.
- Teillier, S., Figueroa, J.A., Castro, S.A. 2010. Especies exóticas de la vertiente occidental de la cordillera de la Costa, Provincia de Valparaíso, Chile central. *Gayana Botánica* 67(1): 27-43.
- Teillier, S., Macaya-Berti, J., García, N., Marticorena, A., Rojas, G., Niemeyer, H.M. 2022. Flora de la Región Metropolitana de Santiago. Guía para la identificación de las especies. Asia Pacific Offset, China. 671 pp.
- Thompson, K., Grime, J.P. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology* 67(3): 893-921.
- Vásquez-Yanes, C., Orozco-Segovia, A. 1998. Physiological ecology of mediterranean seeds: links with ex-situ conservation of plants. En: Rundel, P.W., Montenegro, G., Jaksic, F.M. (Eds.) *Landscape disturbance and diversity in mediterranean-type ecosystems*, pp 265-272. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- Vidiella, P.E., Armesto, J.J. 1989. Emergence of ephemeral plant from soil samples of the Chilean coastal desert in response to experimental irrigation. *Revista Chilena de Historia Natural* 62: 99-107.
- Walkowiak, A.M., Simonetti, J.A. 1981. An assessment of the ruderal strategy in herbs: the case of *Plantago hispidula*. *Acta Oecologica* 2(3): 287-290.
- Wulff, R.D., Caceres, A., Schmitt, J. 1994. Seed and seedling responses to maternal and offspring environments in *Plantago lanceolata*. *Functional Ecology* 8(6): 763-769.

Received: 03.10.2023

Accepted: 08.04.2024