

Efectos de la temperatura alternante en la germinación de semillas de especies de alto-andinas de Chile central

Effects of alternate temperatures on seed germination of high Andean species from central Chile

Juan Concha-Villalobos¹ & Lohengrin A. Cavieres^{1,2,*}

¹Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

²Instituto de Ecología y Biodiversidad (IEB), Concepción, Chile.

*Corresponding author: lcaviere@udec.cl

RESUMEN

Los ecosistemas altoandinos se encuentran entre los ambientes climáticamente más extremos del planeta, caracterizados por bajas temperaturas, estaciones de crecimiento cortas y frecuentes heladas. La germinación de semillas, etapa crítica para el reclutamiento de plantas, es particularmente sensible a la temperatura, por lo que resulta clave comprender su respuesta bajo escenarios de cambio climático. A pesar de su importancia, existe escasa información sobre los requerimientos térmicos de germinación en especies altoandinas de los Andes de Chile, donde el calentamiento global y la reducción de la cobertura nival podrían alterar profundamente la dinámica de reclutamiento. Este estudio evaluó el efecto de la temperatura sobre la germinación de semillas en 12 especies altoandinas de los Andes centrales de Chile. Las semillas fueron recolectadas entre 3200-3600 m s.n.m. y estratificadas en frío por tres meses. Posteriormente, se expusieron a cuatro regímenes térmicos día/noche (15/10°C, 20/10°C, 25/10°C, 30/10°C). Se evaluó el porcentaje final de germinación (%FG), la velocidad de germinación (VG) y la viabilidad residual. Ocho especies germinaron bajo las condiciones experimentales, con respuestas variables entre taxones. *Erigeron andicola* presentó altos %FG (~84%) en todos los tratamientos, indicando amplia tolerancia térmica. *Montiopsis potentilloides* mostró un óptimo a 25/10°C (78%), mientras que *Chaetanthera linearis* y *Taraxacum officinale* registraron fuertes disminuciones en germinación y viabilidad a 30/10°C, evidenciando sensibilidad al calor. *Cerastium arvense* y *Thlaspi magellanicum* mantuvieron baja germinación (<10%) en todos los tratamientos, con alta viabilidad residual (>80%), indicando latencia persistente. Los resultados destacan a la temperatura como un factor clave, pero específico por especie, en la germinación. El calentamiento global podría favorecer a especies con mayores óptimos térmicos, pero limitar el reclutamiento de taxones sensibles al calor. Estos hallazgos aportan una base para predecir vulnerabilidades y desarrollar estrategias de conservación, considerando los requerimientos térmicos y los cambios climáticos proyectados en ecosistemas altoandinos.

Palabras claves: alta-montaña, germinación, semillas, temperatura.

ABSTRACT

High-Andean ecosystems are among the most climatically extreme environments on Earth, characterized by low temperatures, short growing seasons, and frequent frost events. Seed germination, a critical life stage for plant recruitment, is particularly sensitive to temperature, making it a key process to understand under current climate change scenarios. Despite its importance, little is known about the thermal requirements for germination in high-Andean species from the Chilean Andes, where warming trends and reduced snow cover may profoundly alter recruitment dynamics. This study evaluated the

effect of temperature on seed germination in 12 high-Andean species from the central Chilean Andes. Seeds collected were between 3200-3600 m a.s.l. and then cold-stratified for three months. Then seeds were exposed to four day/night temperature regimes (15/10°C, 20/10°C, 25/10°C, 30/10°C). Final germination percentage (%FG), germination speed (VG), and residual viability were assessed. Eight species germinated under experimental conditions, with responses varying among taxa. *Erigeron andicola* showed high %FG (~84%) across all treatments, indicating broad thermal tolerance. *Montiopsis potentilloides* displayed an optimum at 25/10°C (78%), while *Chaetanthera linearis* and *Taraxacum officinale* exhibited strong declines in germination and viability at 30/10°C, suggesting heat sensitivity. *Cerastium arvense* and *Thlaspi magellanicum* maintained low germination (<10%) regardless of temperature, with high residual viability (>80%), indicating persistent dormancy rather than loss of viability. Results highlight temperature as a key, but species-specific, driver of germination. Warming may benefit species with higher optima but hinder recruitment in heat-sensitive taxa. These findings provide a foundation for predicting species-specific vulnerabilities and for developing conservation strategies, that consider thermal requirements and projected climate shifts in high-Andean ecosystems.

Keywords: alpine, high-elevation, seeds germination, optimum temperature.

INTRODUCCIÓN

La germinación de las semillas comienza con la captación de agua por la semilla (imbibición), lo que gatilla procesos metabólicos que permiten la elongación del eje embrionario, terminando con la aparición de una estructura radicular (Bewley & Black 1994). En términos generales, para que ocurra la germinación de la semilla, esta requiere de cuatro factores principales como son la disponibilidad de agua, luz, temperatura y oxígeno (Bradbeer 1988, Baskin & Baskin 2014). La germinación termina con la emergencia de la plántula, el cual es considerado el estado más vulnerable dentro del ciclo de vida de las plantas, tornando a la germinación un proceso clave dentro del ciclo de vida de las plantas (Fenner & Thompson 2005, Baskin & Baskin 2014, Willis *et al.* 2014).

Los ambientes de alta-montaña (o alpinos para algunos autores) son aquellos que se encuentran por sobre el límite altitudinal de crecimiento de los árboles y se caracterizan por tener bajas temperaturas de aire y suelo, fuertes vientos, altos niveles de radiación, baja cantidad de nutrientes en el suelo y una corta estación para el crecimiento (Billings & Mooney 1968, Körner 2021). Todas estas características se consideran condiciones limitantes para el crecimiento y reproducción de las especies que ahí habitan (Bliss 1971, Billings 1974, Körner 2021). Por ello, las plantas que habitan ecosistemas de alta-montaña han desarrollado diversas estrategias que determinan dónde y cuándo germinan las semillas (Billings & Mooney 1968, Schwienbacher *et al.* 2011, Körner 2021, Fernández-Pascual *et al.* 2021). Debido a que la estación de crecimiento en ambientes de alta montaña corresponde

al período libre de nieve (Körner 2021), la germinación de semillas debe ocurrir durante este corto periodo de tiempo, y por ello, las semillas poseen mecanismos de latencia que evitan que la germinación ocurra cuando están cubiertas de nieve, disminuyendo así la mortalidad de las plántulas por congelamiento (e.g., Cavieres & Arroyo 2000, Schwienbacher *et al.* 2011, Sommerville *et al.* 2013, Hoyle *et al.* 2015, Shimono & Kudo 2015, García Fernández *et al.* 2015, Cavieres & Sierra-Almeida 2018, Fernández-Pascual *et al.* 2021).

Existe consenso en la literatura que la temperatura sería el principal factor controlador de la germinación en semillas de plantas de alta-montaña, por sobre otros factores tales como el fotoperíodo o los nutrientes disponibles en el sustrato (Fernández-Pascual *et al.* 2021). Diversos estudios han reportado que la temperatura con la que se obtiene los máximos de germinación en especies de alta montaña son relativamente altos comparados con la temperatura promedio del ambiente (Sayers & Ward 1966, Chabot & Billings 1972, Marchand & Roach 1980, Giménez-Benavides *et al.* 2005, Walder & Erschbamer 2015, Xu *et al.* 2017, Fernández-Pascual *et al.* 2017, 2021, Rosbakh *et al.* 2022). Por ejemplo, Chabot & Billings (1972), estudiaron la germinación de semillas de 15 especies de la zona alpina de la Sierra Nevada a distintas combinaciones de temperatura, encontrando que los mayores porcentajes y velocidades de germinación se registran a temperaturas mayores a 20°C. Fernández-Pascual *et al.* (2021) utilizando un aproximación de Meta-análisis con datos primarios de experimentos de laboratorio realizados en 661 especies alpinas de distintas montañas a nivel mundial (excluidos los trópicos), reportando que las temperaturas

cálidas son factores clave de la germinación en los hábitats de alta-montaña. Este requerimiento de una mayor temperatura para germinar sería a una estrategia que evita que las semillas germinen durante la estación desfavorable o fría, posponiéndose hasta que se alcancen condiciones más cálidas y favorables para la sobrevivencia de las plántulas (Billings & Mooney 1968, Chabot & Billings 1972, Fernández-Pascual *et al.* 2021).

El cambio climático está modificando de manera significativa los regímenes térmicos en ambientes alpinos, alterando la fenología de la germinación y el establecimiento de plántulas (Mondoni *et al.* 2012, 2022, Hoyle *et al.* 2013, Briceño *et al.* 2015). El aumento de las temperaturas y la reducción de la cobertura de nieve pueden adelantar la germinación hacia periodos en los que el riesgo de heladas tardías sigue siendo alto, incrementando la mortalidad de plántulas (Milbau *et al.* 2009, Walck *et al.* 2011, Mondoni *et al.* 2012, Orsenigo *et al.* 2014). En consecuencia, comprender la sensibilidad térmica de la germinación es fundamental para predecir la resiliencia de las especies de alta-montaña ante escenarios futuros de cambio climático y para diseñar estrategias de conservación que consideren no solo las condiciones actuales, sino también las proyecciones climáticas a largo plazo.

A pesar de que la germinación es un proceso clave para mantener las poblaciones de plantas que habitan ecosistemas de alta-montaña a lo largo de los Andes (i.e. especies alto-andinas), no existen estudios que aborden los efectos de la temperatura sobre la germinación de estas especies, en particular para la zona alto-andina de los Andes chilenos.

Solo el estudio de Cavieres & Arroyo (2000) realizado en la germinación de semillas de la hierba perenne *Phacelia secunda* a lo largo de un gradiente altitudinal en los Andes de Chile central reporta que las poblaciones de mayor altitud germinan más con temperaturas más cálidas.

El objetivo general de esta investigación es determinar el efecto de la temperatura sobre la germinación de semillas en 12 especies que habitan la zona alto-andinas de los Andes de Chile central. Para ello se expusieron las semillas de estas especies a cuatro condiciones de temperatura y se evaluó el porcentaje de semillas que germina en cada especie y la velocidad con la que ocurre el proceso. Considerando los antecedentes anteriormente expuestos postulamos que la germinación de estas especies alto-andinas aumenta con la temperatura.

MATERIALES Y MÉTODOS

ÁREA DE ORIGEN DE LAS SEMILLAS

Este estudio se realizó con 12 especies (Tabla 1) que habitan los Andes de Chile central (33°S). La elección de las especies fue en base a trabajos previos sobre germinación en especies alto-andinas de Chile central, tomando en cuenta el porcentaje de germinación que presentaron las especies (Cavieres & Sierra-Almeida 2018). La colecta de semillas se realizó en los alrededores de las localidades de Farellones y La Parva, ubicadas a 50-60 km al este de la ciudad de Santiago (33°S). La zona de origen de las semillas de las especies estudiadas

TABLA 1. Listado de especies utilizadas en la evaluación de las respuestas de germinación de semillas. La altitud representa la altitud donde se recolectó. Asterisco (*) indica especie no-nativa a Chile. / List of species used in the evaluation of the responses of seed germination. The altitude is the elevation where it was collected. Asterix (*) indicates species non-native to Chile.

Nº	Especie	Familia	Altitud (m s.n.m.)
1	<i>Astragalus looseri</i> I.M. Johnst.	Fabaceae	3200
2	<i>Caiophora coronata</i> (Gillies ex Arn.) Hook. & M.	Loasaceae	3200
3	<i>Cerastium arvense</i> L.*	Caryophyllaceae	3600
4	<i>Chaetanthera linearis</i> Poepp. ex Less.	Asteraceae	3200
5	<i>Chaetanthera lycopodioides</i> (J. Remy) Cabrera.	Asteraceae	3200
6	<i>Erigeron andicola</i> D.C.	Asteraceae	3200
7	<i>Hordeum comosum</i> J.Presl.	Poaceae	3600
8	<i>Microsteris gracilis</i> (Dough. Ex Hook) Greene.	Polemoniaceae	3200
9	<i>Montiopsis potentilloides</i> D.I.Ford.	Montiaceae	3200
10	<i>Phacelia secunda</i> J.F.Gmel.	Boraginaceae	3600
11	<i>Taraxacum officinale</i> Weber ex F.H.Wigg.*	Asteraceae	3600
12	<i>Thlaspi magellanicum</i> Comm. ex Poir.	Brassicaceae	3600

presenta un clima de alta-montaña, con influencia del clima tipo mediterráneo en las zonas de menor altitud (Di Castri & Hajek 1976). Las precipitaciones ocurren principalmente en forma de nieve durante el invierno, permaneciendo hasta cinco meses, dependiendo de la altitud y la exposición solar. Los veranos son secos, con ocasionales tormentas de nieve (Santibañez & Uribe 1990). La vegetación corresponde al piso vegetacional alto-andino que se extiende por sobre los 3200 m s.n.m., y que consiste en una asociación de plantas en cojín con hierbas perennes arrosadas, algunas pocas anuales y geófitos de pequeña estatura (Cavieres *et al.* 2000).

COLECTA DE LAS SEMILLAS

Las semillas se colectaron en terreno, durante la temporada natural de dispersión (enero y marzo de 2011) y a lo largo de un rango altitudinal que va desde los 3200 a 3600 m s.n.m. Las semillas se guardaron en bolsas de papel y se transportaron al laboratorio para su limpieza y selección. En el laboratorio las semillas estuvieron entre uno a dos meses a 20-25°C. A comienzos de abril, se escogieron 6000 semillas por especie, descartando aquellas semillas con presencia de agentes patógenos o vanas.

ESTRATIFICACIÓN EN FRÍO

Se aplicó una estratificación fría a todas las especies ya que estudios previos reportan que mejora la capacidad germinativa de las semillas en esta zona de estudio (Cavieres & Sierra-Almeida 2018). Para ello, se ubicaron 500 semillas por especie en cajas plásticas de 20 x 15 x 6 cm, entre dos capas de papel absorbente hidratado con agua destilada. Las cajas se ubicaron en una cámara de crecimiento a una temperatura constante de 4°C, en oscuridad durante 3 meses (julio-septiembre 2011).

ENSAYOS DE GERMINACIÓN

Los ensayos de germinación se realizaron bajo condiciones de laboratorio posterior al período de estratificación en frío de las semillas. Para ello se utilizaron cuatro cámaras de crecimiento con control del termo- y foto-período. Cada cámara se programó con un termoperíodo distinto donde sólo varió la temperatura de día y se mantuvo la temperatura de noche. Las temperaturas elegidas fueron: 15°C/10°C, 20°C/10°C, 25°C/10°C y 30°C/10°C (día/noche). Estas temperaturas van desde la temperatura promedio, hasta la temperatura promedio máxima diaria registrada en la estación de crecimiento en los Andes de Chile central (Tabla 2). El fotoperíodo fue de 14/10 hrs. (luz/oscuridad) para todas las cámaras. En cada termoperíodo, se colocaron 5 placas petri de 90mm de diámetro por especie, cada una de ellas con 25 semillas entre dos capas de papel absorbente hidratado con agua destilada. Las semillas mantuvieron hidratadas durante todo el experimento agregando agua destilada. La germinación se monitoreó cada 3-4 días durante un período total de 40 días. Una semilla se consideró como germinada si la radícula se encontraba visiblemente afuera y un mínimo de 1mm del epicotilo era observado (Schütz 2002).

TEST DE VIABILIDAD

Una vez finalizado el ensayo de germinación, se evaluó la viabilidad de las semillas que no germinaron. Se utilizaron todas las semillas restantes a excepción de las muertas por hongos. Las semillas fueron cortadas longitudinalmente de manera de dejar expuesto el embrión, para luego sumergirlas en una solución de Cloruro de 2,3,5-trifenil tetrazolio (TTC) al 0,1% por 6 h en oscuridad (Hendry & Grime 1993). Las semillas cuyo embrión se tiñó de rojo fueron consideradas semillas viables.

TABLA 2. Temperatura del suelo durante la estación de crecimiento en los Andes de Chile central a 3200 m s.n.m. La temperatura fue medida con sondas de temperatura Hobo (n = 4) colocadas a 4 cm de profundidad en suelo desnudo. Los valores de temperatura corresponden al promedio diario \pm 2EE calculado para cada mes entre noviembre de 2007 y marzo de 2008. / Soil temperature during the growing season in the central Chilean Andes at 3200 m a.s.l. Temperature was measured with Hobo temperature probes (n = 4) placed at 4 cm depth in bare ground areas. The temperature values correspond to the daily average \pm 2EE calculated for each month between November 2007 and March 2008.

	Noviembre	Diciembre	Enero	Febrero	Marzo
Temperatura máxima (°C)	28 \pm 1	28,1 \pm 1,5	29 \pm 2,6	25,9 \pm 2	22,3 \pm 2
Temperatura media (°C)	15,5 \pm 0,8	15,8 \pm 1,1	17,4 \pm 1,4	13,8 \pm 1,3	11,6 \pm 1,3
Temperatura mínima (°C)	6,1 \pm 0,8	6,1 \pm 0,8	8 \pm 0,9	5,5 \pm 0,9	4,4 \pm 0,8

PARÁMETROS DE GERMINACIÓN

Se determinaron dos parámetros de germinación para cada termoperíodo: Porcentaje Final de Germinación (%FG) y la Velocidad de Germinación (VG).

El Porcentaje Final de Germinación (%FG): es el porcentaje de semillas acumulado al momento en que la curva de respuesta de germinación muestra el cese de este proceso (Goodchild & Walker 1971). Se calcula de la siguiente manera:

$$\%FG = [N_f / S] \times 100$$

Donde N_f es el número acumulado de semillas germinadas al final de la prueba de germinación y S el número total de semillas sembradas.

Para la velocidad de germinación (VG) se utilizó el Índice de Maguire (1962) que es una medida del vigor con el que germinan las semillas. Este se calcula mediante la sumatoria de los cocientes que resultan de dividir el número de semillas germinadas (N_i) y el tiempo durante el cual germinaron (T_i). Donde i es el día del conteo.

$$ICV = \sum N_i / T_i$$

Una mayor VG se logra cuando el número de semillas es mayor y los tiempos son más cortos.

ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Para evaluar la existencia de diferencias en los porcentajes finales de germinación y velocidad de germinación entre las distintas temperaturas se realizaron Análisis de Varianza de una vía (ANOVA), con pruebas *a posteriori* de Tukey. Para cumplir con los supuestos de distribución normal y de homogeneidad de varianza los datos fueron previamente transformados con la función arcoseno. Las diferencias de viabilidad (%) de las semillas entre las distintas temperaturas se evaluaron por medio de un test de proporciones. Todas las pruebas se realizaron con el programa Statistica 6.0 (StatSoft 1998).

RESULTADOS

De las 12 especies consideradas, 8 especies germinaron durante el tiempo que duró el ensayo (Fig. 1). Las especies cuyas semillas no germinaron fueron *Caiophora coronata*, *Chaetanthera linearis*, *Microsteris gracilis* y *Phacelia secunda*.

Los mayores porcentajes de germinación de semillas los presentó *Erigeron andicola* en los cuatro tratamientos (Fig. 1). Esta especie alcanzó un porcentaje promedio 84,4% de los cuatro tratamientos, no encontrándose diferencias

significativas entre estos (Tabla 3, $F_{3,16} = 0,72$, $p = 0,556$), indicando una alta capacidad germinativa independiente de la temperatura. *Astragalus looseri* tuvo porcentaje de germinación similares en los cuatro tratamientos promediando 39,8%, sin observarse diferencias significativas entre las temperaturas utilizadas (Tabla 3, $F_{3,16} = 2,35$, $p = 0,11$). *Chaetanthera linearis* tuvo similares porcentajes de germinación a 15°/10°C, 20°/10°C y 25°/10°C, promediando 37,6% (Tabla 3), mientras que a 30°/10°C la germinación disminuyó drásticamente a 6,4% (Tabla 3, $F_{3,16} = 9,08$, $p = 0,0009$). *Montiopsis potentilloides* presentó un máximo de germinación de 74,8% en el termoperíodo 25°/10°C, diferenciándose respecto a los otros tratamientos (Fig. 1, Tabla 3, $F_{3,16} = 9,33$, $p = 0,0008$). *Taraxacum officinale* presentó mayores porcentajes de germinación a 15°/10°C y 20°/10°C (Tabla 3, $H_{3,20} = 8,17$, $p = 0,04$) promediando 31%, sin variaciones de germinación en el rango de temperatura utilizado. *Cerastium arvense* ($H_{3,20} = 3,91$, $p = 0,27$), *Hordeum comosum* ($F_{3,16} = 2,02$, $p = 0,15$), y *Thlaspi magellanicum* ($H_{3,20} = 1,28$, $p = 0,73$) presentaron porcentajes de germinación similares en los cuatro termoperíodos, los cuales no superan el 10% (Tabla 3), no encontrándose los óptimos de germinación para estas especies.

En las semillas de *A. looseri*, *C. arvense*, *E. andicola*, *H. comosum* y *T. magellanicum*, el coeficiente de velocidad de germinación fue similar en los cuatro termoperíodos (Tabla 4). *C. linearis* presentó menor velocidad de germinación a 30°/10°C (Tabla 4, $p = 0,002$), mientras que en los demás termoperíodos fue similar. *M. potentilloides* presentó una disminución de la velocidad de germinación en las temperaturas 25°/10°C y 30°/10°C (Tabla 4, $p = 0,0005$). *Taraxacum officinale* mostró diferentes velocidades de germinación en los cuatro termoperíodos (Tabla 4, $p = 0,03$), obteniéndose la mayor velocidad de germinación en el termoperíodo 20°/10° (Tabla 4).

El test tetrazolio indicó que en general la viabilidad de las semillas que no germinaron fue alta (>80%). *A. looseri* y *H. comosum* presentaron similar viabilidad de las semillas que no germinaron en los cuatro tratamientos (Tabla 5), promediando 95,1% y 96,8% respectivamente. Las semillas de *C. linearis*, *C. lycopodioides*, *P. secunda* y *T. magellanicum* que no germinaron disminuyen su viabilidad en el termoperíodo 30°/10°C (Tabla 5). Las semillas de *C. arvense* que no germinaron disminuyen su viabilidad a medida que el termoperíodo va aumentando de 15°/10°C hasta el 30°/10°C (Tabla 5). Las semillas no germinadas de *M. potentilloides* y *M. gracilis* presentan una disminución de la viabilidad en los termoperíodos 25°/10°C y 30°/10°C (Tabla 5). Las semillas no germinadas de *E. andicola* y *T. officinale* no presentan viabilidad de las semillas a los 30°/10°C (Tabla 5).

TABLA 3. Porcentaje final de germinación de semillas (%) de 8 de las 12 especies de Los Andes de Chile central consideradas en el estudio. Los datos corresponden a valores promedios \pm DE ($n = 5$). Las letras diferentes simbolizan diferencias significativas entre tratamientos ($p < 0,05$). Asterisco (*) indica especie no-nativa a Chile. / Final percentage of seed germination (%) of 8 (12 species) of the central Chilean Andes considered in the study. Data are mean values \pm SD ($n = 5$). Different letters symbolize significant differences between treatments ($p < 0.05$). Asterix (*) indicates species non-native to Chile.

Especie	Temperatura				Significancia
	15°/10°C	20/10°C	25/10°C	30/10°C	p
<i>Astragalus looseri</i>	34,5 \pm 2,13	38,8 \pm 7,27	39,2 \pm 1,10	46,8 \pm 1,66	0,11
<i>Cerastium arvense</i> *	8,0 \pm 5,66	9,6 \pm 4,56	6,4 \pm 4,56	4 \pm 2,83	0,27
<i>Chaetanthera linearis</i>	44 ^a \pm 18,54	32 ^a \pm 10,43	37 ^a \pm 19,67	6,4 ^b \pm 0,04	0,0009
<i>Erigeron andicola</i>	78,4 \pm 1,80	88,8 \pm 0,35	88 \pm 7,48	82,4 \pm 1,87	0,55
<i>Hordeum comosum</i>	13,6 \pm 5,90	47,2 \pm 5,37	8,0 \pm 4,00	5,6 \pm 6,07	0,15
<i>Montiopsis potentilloides</i>	25,2 ^a \pm 1,45	40,8 ^{ac} \pm 2,46	78,4 ^b \pm 4,43	55,2 ^{bc} \pm 8,67	0,0008
<i>Taraxacum officinale</i> *	32 ^a \pm 12,00	32,8 ^a \pm 0,05	12,6 ^b \pm 7,80	8,0 ^b \pm 4,00	0,04
<i>Thlaspi magellanicum</i>	2,4 \pm 2,19	7,2 \pm 5,80	4,8 \pm 4,38	2,4 \pm 3,58	0,73

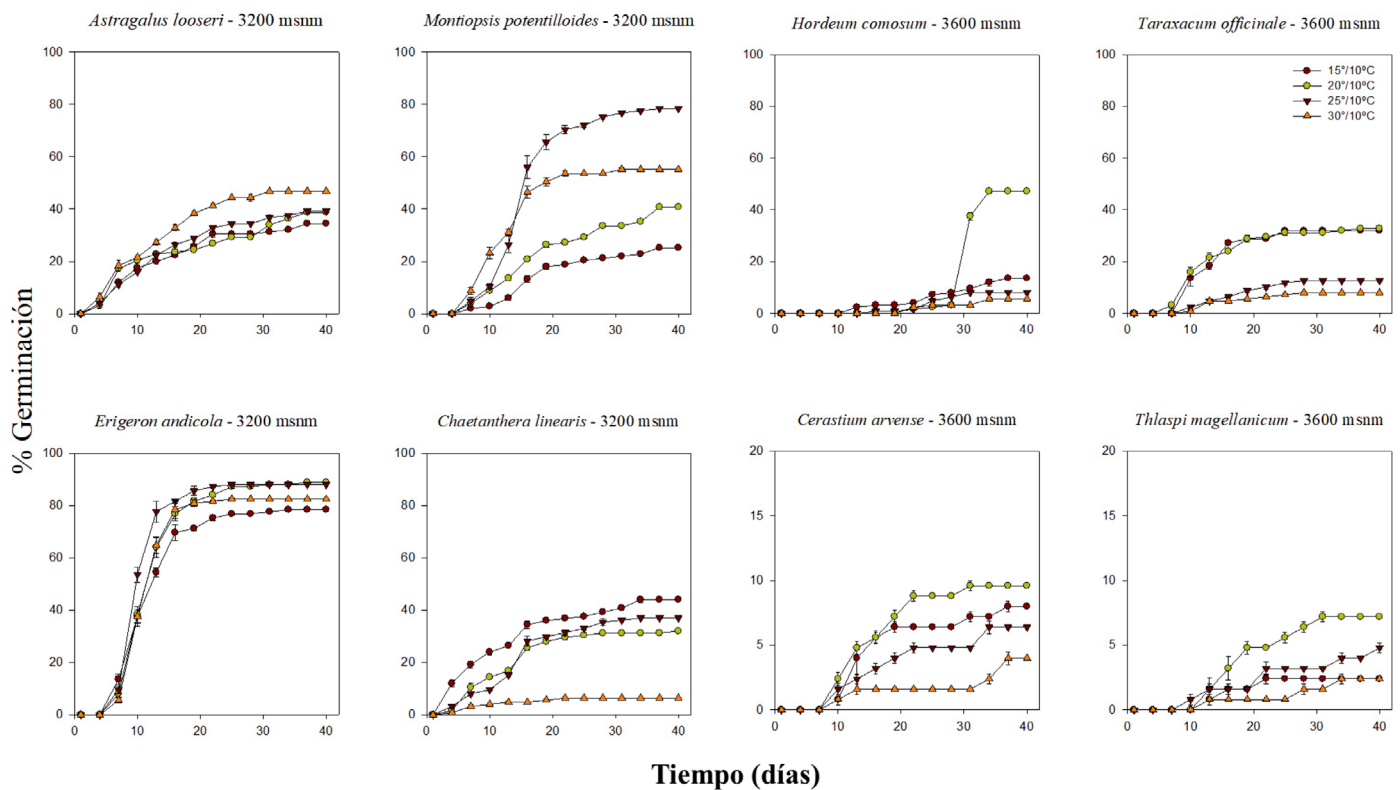


FIGURA 1. Porcentaje final de germinación (\pm EE) durante 40 días para 8 especies del alto-andino de Chile central. La simbología representa la temperatura que se utilizó en los ensayos de germinación. / Final germination percentage (\pm SE) for 40 days for 8 high-Andean species of central Chile. The symbols represents the temperatures used in germination test.

TABLA 4. Velocidad de germinación por termoperíodo. Los datos corresponden a valores promedios \pm DE (n = 5). Las letras diferentes simbolizan diferencias significativas entre tratamientos ($p < 0,05$). Asterisco (*) indica especie no-nativa a Chile. / Germination rate by thermoperiod. Dates are mean values \pm SD (n = 5). Different letters symbolize significant differences between treatments ($p < 0.05$). Asterix (*) indicates species non-native to Chile.

Especie	Temperatura				Significancia p
	15°/10°C	20°/10°C	25°/10°C	30°/10°C	
<i>Astragalus looseri</i>	0,87 \pm 0,24	0,96 \pm 0,26	0,94 \pm 0,47	1,31 \pm 0,23	0,16
<i>Cerastium arvense</i> *	0,13 \pm 0,12	0,16 \pm 0,08	0,10 \pm 0,09	0,05 \pm 0,05	0,28
<i>Chaetanthera linearis</i>	1,39 ^a \pm 0,53	0,89 ^{ab} \pm 0,31	0,81 ^{ab} \pm 0,38	0,19 ^b \pm 0,33	0,002
<i>Erigeron andicola</i>	1,75 \pm 0,39	1,87 \pm 0,22	2,05 \pm 0,19	1,78 \pm 0,19	0,31
<i>Hordeum comosum</i>	0,15 \pm 0,17	0,15 \pm 0,04	0,08 \pm 0,04	0,05 \pm 0,07	0,15
<i>Montiopsis potentilloides</i>	0,38 ^a \pm 0,16	0,66 ^a \pm 0,19	1,33 ^b \pm 0,38	1,17 ^b \pm 0,2	0,0005
<i>Taraxacum officinale</i> *	0,62 ^a \pm 0,35	0,68 ^{ac} \pm 0,49	0,21 ^{bc} \pm 0,12	0,19 ^b \pm 0,05	0,03
<i>Thlaspi magellanicum</i>	0,04 \pm 0,03	0,10 \pm 0,09	0,06 \pm 0,06	0,03 \pm 0,05	0,63

TABLA 5. Porcentaje de viabilidad de las semillas no germinadas. Las letras diferentes simbolizan diferencias significativas entre tratamientos. No se incluye *Caiophora coronata*, ya que se infestó con hongos en casi su totalidad. Asterisco (*) indica especie no-nativa a Chile. / Percentage viability of non-germinated seeds. Different letters symbolize significant differences between treatments. *Caiophora coronata* not included because it is infested with in almost its entirety. Asterix (*) indicates species non-native to Chile.

Especie	Temperatura			
	15°/10°C	20°/10°C	25°/10°C	30°/10°C
<i>Astragalus looseri</i>	96,2	94,8	96,0	93,3
<i>Cerastium arvense</i> *	72,1 ^a	50,4 ^b	43,5 ^{bc}	18,3 ^d
<i>Chaetanthera linearis</i>	45,7 ^a	27,2 ^{ab}	29,1 ^{ab}	12,8 ^b
<i>Chaetanthera lycopodioides</i>	92,8 ^a	94,4 ^a	90,9 ^a	81,3 ^b
<i>Erigeron andicola</i>	76,9 ^a	46,6 ^a	33,3 ^a	0 ^b
<i>Hordeum comosum</i>	98,1	97	94,7	97,4
<i>Microsteris gracilis</i>	92,0 ^a	94,4 ^a	89,6 ^{ab}	85,4 ^b
<i>Montiopsis potentilloides</i>	87,2 ^a	87,8 ^a	77,7 ^{ac}	57,1 ^{bc}
<i>Phacelia secunda</i>	99,2 ^{abc}	100 ^{ab}	97,5 ^{abc}	95,0 ^{ac}
<i>Taraxacum officinale</i> *	67,0 ^a	48,8 ^a	20,3 ^b	0 ^c
<i>Thlaspi magellanicum</i>	97,5 ^a	87,6 ^b	88,2 ^a	86,8 ^b

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos confirman que la temperatura es un factor clave en la germinación de semillas de varias especies alto-andinas, aunque su efecto no fue uniforme entre las especies. De las 12 especies evaluadas, solo ocho germinaron bajo las condiciones experimentales, evidenciando una alta variabilidad inter-específica en la capacidad germinativa, tal como ha sido reportado en otros estudios con especies alpinas de otras regiones (e.g., Schwienbacher *et al.* 2011, Cavieres & Sierra-Almeida 2018, Fernández-Pascual *et al.* 2021, Rosbakh *et al.* 2022).

Algunas especies presentaron germinación en un amplio rango de temperaturas, mientras que otras exhibieron óptimos restringidos o respuestas negativas a temperaturas elevadas. Por ejemplo, *Erigeron andicola* destacó por mantener porcentajes de germinación elevados y constantes en todos los termoperíodos, lo que sugiere una estrategia germinativa oportunista y poco dependiente de variaciones térmicas, posiblemente asociada a una baja latencia fisiológica. Por el contrario, *Montiopsis potentilloides* mostró un claro óptimo a 25°C/10°C, lo que coincide con que los máximos de germinación ocurren por sobre la temperatura media ambiental, permitiendo sincronizar la emergencia con el periodo más benigno de la estación de crecimiento (Sayers & Ward 1966, Chabot & Billings 1972, Marchand & Roach 1980, Giménez-Benavides *et al.* 2005, Walder & Erschbamer 2015, Xu *et al.* 2017, Fernández-Pascual *et al.* 2017, 2021, Rosbakh *et al.* 2022).

Cerastium arvense, *Hordeum comosum* y *Thlaspi magellanicum* poseen similares porcentajes y velocidades de germinación en los cuatro termoperíodos, los cuales no superan el 10%. Se observa además que la temperatura no es un factor que genere diferencias significativas en estas tres especies, deduciéndose que podrían existir otros factores que influyen el porcentaje de germinación, independiente de la temperatura (Liu *et al.* 2011, Baskin & Baskin 2014). Las semillas de estas especies son semillas pequeñas, y de testa delgada por lo que la escarificación mecánica no sería un factor importante en terminar su latencia. Las semillas no germinadas mantienen en general altas tasas de viabilidad, sugiriendo que podrían necesitar otros estímulos como mayores tiempos de estratificación en frío. De hecho, *C. arvense* presenta mayores porcentajes de germinación con periodos de estratificación más prolongados (Cavieres & Sierra-Almeida 2018). La alta viabilidad residual (>80%) en la mayoría de las especies sugiere que la ausencia de germinación en ciertas condiciones no se debe a pérdida de viabilidad, sino a la persistencia de latencia fisiológica profunda o morfofisiológica, un rasgo común en semillas de

ambientes fríos en general (Baskin & Baskin 2014).

La disminución drástica de la germinación y viabilidad observada en *Chaetanthera linearis* y *Taraxacum officinale* a 30°C/10°C podría indicar estrés térmico durante la imbibición o el inicio del desarrollo embrionario, fenómeno también descrito en especies alpinas europeas y asiáticas expuestas a temperaturas diurnas elevadas (Mondoni *et al.* 2012, Rosbakh *et al.* 2022). Esto refuerza la idea de que, si bien temperaturas algo superiores a la media favorecen la germinación, el exceso térmico puede ser igualmente limitante, reduciendo la viabilidad residual de las semillas y, en consecuencia, la capacidad de persistencia en el banco de semillas (Walck *et al.* 2011, Mondoni *et al.* 2022).

La heterogeneidad observada en las respuestas podría estar relacionada con diferencias en las estrategias de historia de vida y en la amplitud ecológica de cada especie (Fernández-Pascual *et al.* 2021). Especies perennes de hábitats más estables, como *A. looseri* o *H. comosum*, mostraron germinación baja y poco sensible a la temperatura, lo que podría reflejar una estrategia más conservadora, con dependencia de señales adicionales como fluctuaciones térmicas específicas o exposición más prolongada a frío (Cavieres & Sierra-Almeida 2018). En contraste, especies de distribución más amplia como la especie invasora no-nativa *Taraxacum officinale*, mostraron cierta plasticidad, aunque limitada por temperaturas extremas (Rosbakh *et al.* 2022). De hecho, *T. officinale* sería la especie más afectada, ya que disminuye su porcentaje de germinación, velocidad de germinación y viabilidad drásticamente. Considerando la característica invasora no-nativa de *T. officinale* en de los Andes de Chile central (Cavieres *et al.* 2005), un aumento de temperatura podría ser una barrera abiótica importante para evitar un aumento de su distribución.

En el contexto del cambio climático, el aumento de temperaturas medias y la reducción de la cobertura nival podrían alterar significativamente los patrones germinativos (Körner 2021, Orsenigo *et al.* 2014). En especies con óptimos térmicos elevados (*M. potentilloides*), el calentamiento podría favorecer la germinación temprana, incrementando el riesgo de exposición a heladas tardías, mientras que en especies sensibles a altas temperaturas (*C. linearis*), un incremento térmico podría reducir el reclutamiento. Así, la diversidad de respuestas detectada indica que las proyecciones poblacionales deben realizarse a nivel de especie y considerar no solo la temperatura media, sino también la amplitud y frecuencia de los extremos térmicos durante la estación de crecimiento (Rosbakh *et al.* 2022, Fernández-Pascual *et al.* 2021).

En síntesis, este estudio aporta evidencia empírica sobre la variabilidad en las respuestas térmicas de germinación en

especies altoandinas de Chile central, respaldando la hipótesis de que muchos óptimos superan la temperatura ambiental media, pero revelando también que el exceso térmico puede ser limitante. Estos hallazgos refuerzan la necesidad de integrar estudios de germinación en escenarios de cambio climático, incorporando experimentos que consideren interacciones entre temperatura, humedad y fotoperíodo, así como la evaluación de bancos de semillas del suelo para validar las proyecciones realizadas en laboratorio (Walck *et al.* 2011, Orsenigo *et al.* 2014, Fernández-Pascual *et al.* 2021).

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue financiado por el Instituto de Ecología y Biodiversidad (IEB) PFB210006.

REFERENCIAS

- Baskin, C.C., Baskin, J.M. 2014. Seeds: Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. 2nd edition. Academic Press.
- Bewley, J.D., Black, M. 1994. Seeds: Physiology of development and germination. 2nd edition. Plenum Press.
- Billings, W.D. 1974. Adaptations and origins of alpine plants. *Arctic and Alpine Research* 6(2): 129-142. <https://doi.org/10.1080/00040851.1974.12003769>
- Billings, W.D., Mooney, H.A. 1968. The ecology of arctic and alpine plants. *Biological Reviews* 43(4): 481-529. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1968.tb00968.x>
- Bliss, L.C. 1971. Arctic and alpine plant life cycles. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 405-438. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.02.110171.002201>
- Bradbeer, J.W. 1988. Seed dormancy and germination. Chapman & Hall.
- Briceño, V.F., Hoyle, G.L., Nicotra, A.B. 2015. Seeds at risk: How will a changing alpine climate affect regeneration from seeds in alpine areas? *Alpine Botany* 125(2): 59-68. <https://doi.org/10.1007/s00035-015-0155-1>
- Cavieres, L.A., Arroyo, M.T.K. 2000. Seed germination response to cold stratification period and thermal regime in *Phacelia secunda* (Hydrophyllaceae): Altitudinal variation in the Mediterranean Andes of central Chile. *Plant Ecology* 149(1): 1-8. <https://doi.org/10.1023/A:1009802806674>
- Cavieres, L.A., Sierra-Almeida, A. 2018. Assessing the importance of cold-stratification for seed germination in alpine plant species of the High-Andes of central Chile. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 30: 125-131. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2017.09.005>
- Cavieres, L.A., Peñaloza, A., Arroyo, M.T.K. 2000. Altitudinal vegetation belts in the high-Andes of central Chile (33° S). *Revista Chilena de Historia Natural* 73(2): 331-344. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X200000200008>
- Cavieres, L.A., Quiroz, C.L., Molina-Montenegro, M.A., Muñoz, A.A., Pauchard, A. 2005. Nurse effect of the native cushion plant *Azorella monantha* on the invasive non-native *Taraxacum officinale* in the high-Andes of central Chile. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 7(3): 217-226. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2005.09.002>
- Chabot, F.B., Billings, W.D. 1972. Origins and ecology of the Sierran alpine flora and vegetation. *Ecological Monographs* 42(2): 163-199. <https://doi.org/10.2307/1942262>
- Di Castri, F., Hajek, E. 1976. Bioclimatología de Chile. Ediciones de la Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.
- Fenner, M., Thompson, K. 2005. The ecology of seeds. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511614101>
- Fernández-Pascual, E., Carta, A., Mondoni, A., Cavieres, L.A., Rosbakh, S., Venn, S., Satyanti, A., Guja, L., Briceño, V.F., *et al.* 2021. The seed germination spectrum of alpine plants: A global meta-analysis. *New Phytologist* 229(6): 3573-3586. <https://doi.org/10.1111/nph.17086>
- Fernández-Pascual, E., Jiménez-Alfaro, B., Bueno, Á. 2017. Comparative seed germination traits in alpine and subalpine grasslands: Higher elevations are associated with warmer germination temperatures. *Plant Biology* 19(S1): 32-40. <https://doi.org/10.1111/plb.12472>
- García-Fernández, A., Escudero, A., Lara-Romero, C., Iriondo, J.M. 2015. Effects of the duration of cold stratification on early life stages of the Mediterranean alpine plant *Silene ciliata*. *Plant Biology* 17(2): 344-350. <https://doi.org/10.1111/plb.12226>
- Giménez-Benavides, L., Escudero, A., Pérez-García, F. 2005. Seed germination of high mountain Mediterranean species: Altitudinal, interpopulation and interannual variability. *Ecological Research* 20(4): 433-444. <https://doi.org/10.1007/s11284-005-0059-4>
- Goodchild, N.A., Walker, M.G. 1971. A method of measuring seed germination in physiological studies. *Annals of Botany* 35(3): 615-621. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a084504>
- Hendry, G.A., Grime, J.P. 1993. Methods in comparative plant ecology: A laboratory manual. Chapman & Hall.
- Hoyle, G.L., Steadman, K.J., Good, R.B., McIntosh, E.J., Galea, L.M.E., Nicotra, A.B. 2015. Seed germination strategies: An evolutionary trajectory independent of vegetative functional traits. *Frontiers in Plant Science* 6: 731. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00731>
- Hoyle, G.L., Venn, S.E., Steadman, K.J., Good, R.B., McAuliffe, E.J., Williams, E.R., Nicotra, A.B. 2013. Soil warming increases

- plant species richness but decreases germination from the alpine soil seed bank. *Global Change Biology* 19(5): 1549-1561. <https://doi.org/10.1111/gcb.12145>
- Körner, C. 2021. *Alpine plant life: Functional plant ecology of high mountain ecosystems*. 3rd edition. Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-59538-8>
- Liu, K., Baskin, J.M., Baskin, C.C., Bu, H., Liu, M., Liu, W., Du, G. 2011. Effect of storage conditions on germination of seeds of 489 species from high elevation grasslands of the eastern Tibet Plateau and some implications for climate change. *American Journal of Botany* 98(1): 12-19. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000043>
- Maguire, J.D. 1962. Speed of germination-Aids in selection and evaluation for seedling emergence and vigour. *Crop Science* 2(2): 176-177. <https://doi.org/10.2135/cropsci1962.0011183X000200020033x>
- Marchand, P.J., Roach, D.A. 1980. Reproductive strategies of pioneering alpine species: Seed production, dispersal and germination. *Arctic and Alpine Research* 12(2): 137-146. <https://doi.org/10.1080/00040851.1980.12004173>
- Milbau, A., Graae, B.J., Shevtsova, A., Nijs, I. 2009. Effects of a warmer climate on seed germination in the subarctic. *Annals of Botany* 104(2): 287-296. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp117>
- Mondoni, A., Jiménez-Alfaro, B., Cavieres, L.A. 2022. Effect of climate change on plant regeneration from seeds in the arctic and alpine biome. In: Baskin, C., Baskin, J. (Eds.) *Plant Regeneration from Seeds: A Global Warming Perspective*. pp. 3-18. Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-823731-1.00007-X>
- Mondoni, A., Probert, R.J., Rossi, G., Vegini, E., Hay, F.R. 2011. Seeds of alpine plants are short lived: Implications for long-term conservation. *Annals of Botany* 107(1): 171-179. <https://doi.org/10.1093/aob/mcq222>
- Orsenigo, S., Mondoni, A., Rossi, G., Abeli, T. 2014. Some like it hot and some like it cold, but not too much: plant responses to climate extremes. *Plant Ecology* 215(7): 677-688. <https://doi.org/10.1007/s11258-014-0363-6>
- Rosbakh, S., Chalmandrier, L., Phartyal, S.S., Poschlod, P. 2022. Inferring community assembly processes from functional seed trait variation along elevation gradient. *Journal of Ecology* 110(10): 2374-2387. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13955>
- Santibáñez, F., Uribe, M. 1990. *Atlas agroclimático de la V Región y Región Metropolitana*. Facultad de Agronomía, Universidad de Chile, Santiago, Chile.
- Sayers, R.R., Ward, R.T. 1966. Germination ecology of alpine plants. *Botanical Gazette* 127(2): 79-96.
- Schütz, W. 2002. Dormancy characteristics and germination timing in two alpine *Carex* species. *Basic and Applied Ecology* 3(2): 125-134. <https://doi.org/10.1078/1439-1791-00090>
- Schwienbacher, E., Navarro-Cano, J.A., Neuner, G., Erschbamer, B. 2011. Seed dormancy in alpine species. *Flora* 206(10): 845-856. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2011.05.001>
- Shimono, Y., Kudo, G. 2005. Comparisons of germination traits of alpine plants between fellfield and snowbed habitats. *Ecological Research* 20(2): 189-197. <https://doi.org/10.1007/s11284-004-0031-8>
- Sommerville, K.D., Martyn, A.J., Offord, C.A. 2013. Can seed characteristics or species distribution be used to predict the stratification requirements of herbs in the Australian Alps? *Botanical Journal of the Linnean Society* 172(2): 187-204. <https://doi.org/10.1111/boj.12021>
- Walck, J.L., Hidayati, S.N., Dixon, K.W., Thompson, K., Poschlod, P. 2011. Climate change and plant regeneration from seed. *Global Change Biology* 17(6): 2145-2161. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02368.x>
- Walder, T., Erschbamer, B. 2015. Temperature and drought drive differences in germination responses between congeneric species along altitudinal gradients. *Plant Ecology* 216(10): 1297-1309. <https://doi.org/10.1007/s11258-015-0502-9>
- Willis, C.G., Baskin, C.C., Baskin, J.M., Auld, J.R., Venable, D.L., Cavender-Bares, J., Donohue, K., Rubio de Casas, R. 2014. The evolution of seed dormancy: Environmental cues, evolutionary hubs, and diversification of the seed plants. *New Phytologist* 203(1): 300-309. <https://doi.org/10.1111/nph.12782>
- Xu, J., Li, W., Zhang, C., Liu, W., Du, G. 2017. The determinants of seed germination in an alpine/subalpine community on the Eastern Qinghai-Tibetan Plateau. *Ecological Engineering* 98: 114-122. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2016.10.070>

Received: 19.08.2025

Accepted: 25.11.2025