

UNIVERSIDAD DE CHILE

FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS

ESCUELA DE PREGRADO

**EFFECTO DE LA ALTERNANCIA DE TEMPERATURAS EN LA
GERMINACIÓN DE CINCO ESPECIES DE INTERÉS FORRAJERO DE LA
PRADERA ANUAL MEDITERRÁNEA.**

PAULINA PAZ CONTRERAS RAMÍREZ

Santiago, Chile.
2010

UNIVERSIDAD DE CHILE

FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS

ESCUELA DE PREGRADO

EFFECTO DE LA ALTERNANCIA DE TEMPERATURAS EN LA GERMINACIÓN DE
CINCO ESPECIES DE INTERÉS FORRAJERO DE LA PRADERA ANUAL
MEDITERRÁNEA.

EFFECT OF ALTERNATING TEMPERATURES ON GERMINATION OF FIVE
SPECIES WITH FORAGE VALUE OF THE ANNUAL MEDITERRANEAN
GRASSLAND.

PAULINA PAZ CONTRERAS RAMÍREZ

Santiago, Chile.
2010

UNIVERSIDAD DE CHILE

FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS

ESCUELA DE PREGRADO

**EFFECTO DE LA ALTERNANCIA DE TEMPERATURAS EN LA GERMINACIÓN DE
CINCO ESPECIES DE INTERÉS FORRAJERO DE LA PRADERA ANUAL
MEDITERRÁNEA.**

Memoria para optar al Título
Profesional de Ingeniero Agrónomo
Mención Fitotecnia

Paulina Paz Contreras Ramírez

| PROFESOR GUÍA | CALIFICACIONES |
|--|-----------------------|
| Sr. Alfredo Olivares E. Ingeniero Agrónomo M. Sc. | 7,0 |
| PROFESORES EVALUADORES | |
| Sr. Héctor Manterola B. Ingeniero Agrónomo M. S. | 7,0 |
| Sr. Ricardo Marchant S. Ingeniero Agrónomo M. Sc. | 6,5 |
| COLABORADOR | |
| Sr. Luis Piña M. Ingeniero Agrónomo | |

Santiago, Chile.
2010

*A mis padres
Al amor de mi vida*

AGRADECIMIENTOS

A todo el Departamento de Producción Animal, por integrarme como si fuera una de ellos y recibirme siempre con una sonrisa y buena disposición.

A Don Alfredo Olivares y Myrna Johnston, por su paciencia infinita, infinita, infinita, por apoyarme siempre, respetar mis tiempos, recibirme siempre con los brazos abiertos y palabras sabias, y porque nunca dejaron de confiar en mí.

A Luis Felipe Piña, por siempre estar dispuesto a ayudarme, por infundirme ánimos para seguir adelante, por que nunca permitió que me rindiera y porque no importa lo ocupado o cansado que estuviera, siempre estuvo ahí para responder a mis inquietudes.

A mis padres por permitirme estudiar y darme la libertad de elegir lo que quería ser en la vida, por poner sus esperanzas en mí y por el enorme cariño me tienen.

A todos aquellos que por olvido he dejado, a quienes contribuyeron en mi formación, a hacer de mis días toda una experiencia y por la amistad y compañía que me brindaron.

TABLA DE CONTENIDOS

| | |
|--|----|
| RESUMEN | 1 |
| ABSTRACT | 2 |
| INTRODUCCIÓN | 3 |
| MATERIALES Y MÉTODO | 6 |
| Lugar del ensayo | 6 |
| Materiales | 6 |
| Metodología | 6 |
| Diseño experimental y análisis estadístico | 9 |
| RESULTADOS Y DISCUSIÓN | 10 |
| 1.- Porcentaje de Germinación | 10 |
| 1.1.- Geraniáceas | 10 |
| 1.1.1.- Interacción entre los factores temperatura y tipo de semilla | 10 |
| 1.1.2.- Factor tipo de semilla | 11 |
| 1.1.3.- Factor temperatura | 13 |
| 1.2.- Gramíneas | 13 |
| 1.2.1.- Interacción entre los factores temperatura y especie | 14 |
| 1.2.2.- Factor especie | 15 |
| 1.2.3.- Factor temperatura | 16 |
| 2.- Cinética de Germinación | 17 |
| 2.1.- Geraniáceas | 17 |
| 2.1.1.- <i>Erodium botrys</i> | 17 |
| 2.1.2.- <i>Erodium moschatum</i> | 18 |
| 2.2.- Gramíneas | 19 |
| 2.2.1.- <i>Hordeum murinum</i> | 19 |
| 2.2.2.- <i>Bromus berteroanus</i> | 21 |
| 2.2.3.- <i>Avena barbata</i> | 22 |
| 3.- Crecimiento de la Radícula | 24 |
| 3.1.- Geraniáceas | 24 |
| 3.2.- Gramíneas | 25 |
| 4.- Cinética de Crecimiento de la Radícula | 26 |
| 4.1.- Geraniáceas | 26 |
| 4.1.1.- <i>Erodium botrys</i> | 26 |
| 4.1.2.- <i>Erodium moschatum</i> | 27 |

| | |
|---|----|
| 4.2.- Gramíneas | 28 |
| 4.2.1.- <i>Hordeum murinum</i> | 29 |
| 4.2.2.- <i>Bromus berterianus</i> | 30 |
| 4.2.3.- <i>Avena barbata</i> | 31 |
| | |
| CONCLUSIONES | 32 |
| | |
| LITERATURA CITADA | 33 |
| | |
| ANEXOS | 38 |

RESUMEN

El presente estudio tuvo como objetivo evaluar el efecto de la alternancia de temperaturas y de temperaturas constantes sobre la germinación de cinco especies de la pradera anual mediterránea. Esta investigación se llevó a cabo, bajo condiciones controladas, en el laboratorio de Manejo de Praderas de la Universidad de Chile.

Se trabajó con semillas de *Erodium botrys*, *Erodium moschatum*, *Hordeum murinum*, *Bromus berteroanus* y *Avena barbata*, colectándolas directamente desde las plantas de la temporada de crecimiento del año 2008. Los tratamientos fueron el resultado de la combinación de las semillas de las especies señaladas y los diferentes regímenes de temperaturas utilizados (alternancia de temperaturas de 7/12° C, y temperaturas constantes de 7° C y 12° C). Estas semillas se dispusieron sobre papel filtro en placas de acrílico con humedad constante, bajo un fotoperíodo de 8 horas con luz y 12 horas en oscuridad.

Las variables medidas fueron porcentaje de germinación, cinética de germinación, crecimiento de la radícula y cinética de crecimiento de la radícula.

Los resultados mostraron que el porcentaje de germinación de las geraniáceas escarificadas fue cercana al 100% bajo todas las temperaturas estudiadas, a excepción de *Erodium moschatum*, que mostró una menor porcentaje de germinación a 7 °C, sin ser estadísticamente significativa. En cuanto a las gramíneas, el porcentaje de germinación más alta se obtuvo con la temperatura de 12° C (~100%), mientras que con la temperatura de 7° C y la alternancia 7/12 °C, las respuestas obtenidas por las especies difieren.

En relación al crecimiento de la radícula en las geraniáceas escarificadas, se observó que el mayor crecimiento se obtuvo con 12 °C constantes, seguido por la alternancia térmica, y en último lugar la temperatura constante de 7 °C para ambas especies. Las gramíneas presentaron un mayor crecimiento radicular a la temperatura más alta y el menor crecimiento radicular se obtuvo con las temperaturas alternas de 7/12 °C.

Se concluye que las temperaturas alternas favorecen el crecimiento de las geraniáceas estudiadas y que las temperaturas constantes favorecen el crecimiento de las especies gramíneas estudiadas. La alternancia de temperaturas de 7/12 °C no sería capaz de romper la dormancia tegumentaria en *Erodium botrys* y *Erodium moschatum*.

Palabras clave: alternancia de temperaturas, dormancia, porcentaje de germinación, Geraniaceae, Poaceae.

ABSTRACT

The objective of the present study was to evaluate the effect of alternating temperatures and constant temperatures on germination of five species of the annual Mediterranean grassland. This research was carried out under controlled conditions in the Laboratorio de Manejo de Praderas, Universidad de Chile.

It was worked with seeds of *Erodium botrys*, *Erodium moschatum*, *Hordeum murinum*, *Bromus berterioanus* and *Avena barbata*, collected directly from plants of the growing season of 2008. The treatments were the result of the combination of the seeds species and the different temperature regimes (alternating temperatures of 7/12 °C, and constant temperatures of 7 °C and 12 °C). These seeds were placed on filter paper in acrylic plates with constant humidity under a photoperiod of 8 hours on light and 12 hours on darkness.

The variables measured were germination percentage, germination kinetic, radicle growth and radicle's growth kinetics.

The results showed that germination percentage of scarified Geraniaceae was near to 100% under all temperatures studied, except for *Erodium moschatum*, which showed a lower tendency to 7 °C, without being statistically significant. The germination percentage for grass seeds was higher with 12 °C (~ 100%), while the response in germination percentage for 7 °C and 7/12 °C was different in relation to the specie.

It was observed that the highest radicle growth in the scarified Geraniaceae was obtained with constant temperature of 12 °C, followed by alternating temperatures. Grasses had greater root growth at the higher temperature and lower root growth was obtained with alternating temperatures of 7/12 °C.

It was concluded that alternating temperatures stimulate the growth of the studied Geraniaceae and constant temperatures stimulate the growth of grass species studied. The 7/12 °C regime would not be able to break the dormancy of *Erodium botrys* and *Erodium moschatum*.

Keywords: alternating temperaturas, dormancy, germination percentage, Geraniaceae, Poaceae.

INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas de tipo mediterráneo se caracterizan por veranos cálidos y secos e inviernos fríos y lluviosos. Este clima es característico en cinco áreas geográficas del mundo: California, Chile Central, Cuenca del Mar Mediterráneo, Sudáfrica y Australia. En Chile central, el clima mediterráneo se extiende desde 31° hasta 37° S y se caracteriza por presentar dos estaciones dicotómicas (Figueroa y Jaksic, 2004). La estación cálida y seca transcurre durante el verano en la zona media de la región, y se extiende entre octubre y abril (Jaksic, 2001). La estación de invierno es fría y lluviosa, y se extiende desde mayo a septiembre con patrones variables interanuales de precipitación (Aceituno, 1990).

La pradera anual de clima mediterráneo semiárido está compuesta por terófitas naturales y naturalizadas. Actualmente, las especies más comunes que la componen son: *Bromus berterianus*, *Vulpia dertonensis*, *Erodium cicutarium*, *E. malacoides*, *E. moschatum*, *Oxalis* sp, *Plantago* sp, *Calandrinia* sp, *Clarkia tenella*, *Hipochoeris radicata*, *Capsella bursapastoris* y *Medicago polymorpha* (Castellaro y Squella, 2006; Olivares *et al.*, 1998).

Su composición botánica y condición varían en el espacio y el tiempo, fundamentalmente de acuerdo al clima, suelo, estación del año, sistema de pastoreo, quemas y araduras. Según lo anterior, el régimen pluviométrico y de temperaturas, entre otros factores, determinará qué especies inician primero su ciclo de vida, y la velocidad de su crecimiento, ya que la combinación de ambos factores es lo que permite la reactivación de los procesos metabólicos que posibilitan la germinación de las semillas (Olivares *et al.*, 1998).

Durante el ciclo de vida de la pradera se presentan períodos especialmente críticos para su persistencia, uno de ellos es el establecimiento después del inicio de la precipitación otoñal, cuando las semillas germinan y desarrollan su estructura de anclaje para la extracción de nutrientes y agua del suelo conjuntamente con el área foliar que les permite fotosintetizar (Olivares, 2006). La emergencia de las plántulas es, probablemente, el evento fenológico más importante que influye sobre el éxito en el establecimiento de una planta anual. Así, este período suele determinar si una planta será capaz de competir por los recursos con otras especies (Forcella *et al.*, 2000).

El período más favorable para el establecimiento puede variar de acuerdo con la distribución geográfica y condiciones climáticas (Chesson *et al.*, 2004), las que se reflejan, a menudo, en los requisitos de las semillas para romper su latencia (Vandelook y Van Assche, 2008). La latencia de las semillas es, probablemente, el factor más importante de una serie de componentes y procesos que afectan la germinación, además es una característica común de las especies que se desarrollan en ambientes con condiciones que son adversas para el crecimiento vegetal y la reproducción en una parte del año (Forcella *et al.*, 2000). La germinación retrasada representa una ventaja adaptativa para las plantas que la poseen, especialmente en zonas de climas templados donde los inviernos son severos (Torres *et al.*, 2008).

Así, la habilidad de las semillas para mantener la viabilidad durante períodos prolongados, es una de las propiedades adaptativas más importantes de las plantas, ya que les permite sobrevivir durante condiciones adversas.

Se ha observado que, la alternancia de temperaturas genera el inicio de la activación de los procesos metabólicos de la germinación, por lo que, para algunas especies, puede ser un medio para romper la dormancia (Baskin, 2003). Ésta puede romperse tanto por temperaturas altas como bajas, dependiendo de las especies (Finch-Savage y Leubner-Metzger, 2006). En muchos casos donde las temperaturas fluctúan, la germinación o emergencia mejorarían en comparación con las temperaturas uniformes, aunque, más que el efecto directo sobre la germinación de las semillas, sería a través de la ruptura de la latencia de éstas (Benech-Arnold *et al.*, 1990).

Los resultados obtenidos por Johnston *et al.* (1997) demostraron que, en algunos casos, la germinación mejora con la alternancia de temperaturas. Otegui *et al.* (2005) determinaron que la alternancia de temperaturas genera porcentajes de germinación más altos que las temperaturas constantes en *Paspalum guenoarum*. Jie *et al.* (2006) indican que las semillas de *Dactylis glomerata* germinaron más rápidamente con alternancia de temperaturas que bajo temperaturas constantes. Steckel *et al.* (2004) examinaron nueve especies de *Amaranthus* bajo temperaturas constantes y alternancia de ellas en el rango desde 5 a 35 °C, y concluyeron que todas las que estuvieron bajo la alternancia de temperaturas incrementaron su germinación total a excepción de una que respondió del mismo modo que con las temperaturas constantes. Según Shen *et al.* (2008), la alternancia de temperaturas en comparación con temperaturas fijas mejoraron la germinación de dos cultivares de *Lolium perenne*, sin embargo uno de ellos requiere un rango de temperaturas más amplio que el otro para obtener un mayor porcentaje de germinación, es decir, que dentro de una misma especie, se pueden encontrar diferentes respuestas entre cultivares a la alternancia de temperaturas.

Asimismo, hay especies que responden mejor a la germinación con temperaturas constantes que con temperaturas alternas, como es el caso de *Setaria faberi* (Leon *et al.*, 2004) y *Festuca arundinacea* (Lu *et al.*, 2008). Según Al-Karaki *et al.* (2007) el mayor porcentaje de germinación para tres cultivares de *Hordeum vulgare* se obtuvo con la temperatura constante de 15 °C. Según Kebreab y Murdoch (1999), las especies que no responden a la fluctuación de temperaturas a menudo tienen semillas más grandes, como es el caso de muchos cereales.

De ser posible emular las condiciones climáticas que ocurren durante el momento en que se desencadena el proceso de germinación de la pradera anual mediterránea, se podría comprender de mejor modo la transformación que ocurre en una especie desde que la semilla cae al suelo hasta que se convierte en una plántula. Con estos conocimientos sería posible predecir la supervivencia de plántulas y el establecimiento potencial en el ambiente en el que se desarrollan.

Se estableció como hipótesis que la alternancia térmica rompe la dormancia en las especies del género *Erodium*, y que las temperaturas constantes favorecen la germinación de las especies gramíneas a estudiar.

➤ Los objetivos establecidos fueron:

a) Evaluar el efecto de la alternancia de temperaturas y de temperaturas constantes sobre el porcentaje de germinación y el crecimiento de radícula de semillas de las especies *Erodium botrys*, *Erodium moschatum*, *Hordeum murinum*, *Bromus berteroanus* y *Avena barbata*.

b) Caracterizar la cinética de germinación y la cinética de crecimiento de la radícula de semillas de las especies bajo temperaturas constantes de 7 y 12 °C, y alternas de 7/12 °C.

c) Evaluar el efecto de la alternancia de temperaturas sobre la dormancia de *Erodium botrys* y *Erodium moschatum*.

MATERIALES Y MÉTODO

Lugar del ensayo

El estudio se realizó en el laboratorio de Manejo de Praderas del Departamento de Producción Animal, perteneciente a la Facultad de Ciencias Agronómicas de la Universidad de Chile.

Materiales

Los materiales utilizados en este estudio fueron:

- Semillas de:
 - *Erodium botrys* (Cav.) Bertol,
 - *Erodium moschatum* (L.) L'Hér.
 - *Hordeum murinum* L.
 - *Bromus berterianus* Colla.
 - *Avena barbata* Pott ex Link.
- 5 Cajas de acrílico de 30 cm de largo x 20 cm de ancho x 20 cm de alto.
- 35 Placas de acrílico de 15 cm de alto por 20 cm de largo.
- Papel filtro.
- Cámara de climatización Nuair DS54SD.

Metodología

- Procedimiento:

Durante el mes de Octubre del año 2008, se cosecharon semillas de cinco especies de la pradera anual de clima mediterráneo, en la Estación Experimental Germán Greve Silva (30°28' Latitud Sur y 70°50' Longitud Oeste), Rinconada de Maipú. Las semillas fueron colectadas directamente desde la planta una vez que ésta completó su madurez fisiológica. Se utilizó el término semilla para denominar a la unidad de dispersión y germinación, es decir, la semilla con sus estructuras anexas, condición en la que se encuentran en el campo. Una vez cosechadas, las semillas se almacenaron en el laboratorio de Manejo de Praderas, en bolsas de papel a temperatura ambiente.

Los tratamientos correspondieron a la aplicación de dos temperaturas fijas de 7° C y 12° C, y alternancia de temperaturas de 7/12° C sobre cinco especies de la pradera anual mediterránea (Cuadro 1).

La alternancia térmica se aplicó durante 18 horas a 7° C y 6 horas a 12° C. Las temperaturas fueron similares a las temperaturas media mínima y máxima sobre la superficie del suelo observadas en terreno durante el período de germinación de las especies estudiadas en el lugar de la cosecha (Piña, 2008).

Dado que se ha observado la presencia de dormancia tegumentaria en las especies geraniáceas estudiadas (Johnston *et al.*, 1989), se escarificaron 100 semillas de *Erodium botrys* y 100 semillas de *Erodium moschatum*, en forma mecánica, mediante aguja entomológica, las que constituyeron los tratamientos con escarificación del ensayo (Cuadro 1). Esto, además, permitió verificar la viabilidad de estas semillas.

En cada placa acrílica se dispuso un papel filtro sobre el cual se ubicaron 10 semillas de una misma especie, cubriéndose con otro papel filtro para mantenerlas en su lugar. Así, la unidad muestral correspondió a lo anteriormente señalado. Las placas fueron montadas sobre un soporte y se introdujeron en número de siete en una caja de acrílico (Figura 1). De este modo, se ubicaron las cinco cajas dentro de la cámara de crecimiento con las condiciones de temperatura requeridas para cada tratamiento.

El fotoperíodo fue de 16 horas de oscuridad, y 8 horas de luz para simular las condiciones de luminosidad del período de emergencia de estas especies. Para proporcionar y mantener la humedad requerida, se formó una película de agua con 1,3 litros de agua destilada en cada caja acrílica.

En cuanto a la distribución de los tratamientos en el tiempo, considerando que sólo se contaba con una cámara de germinación, se hizo agrupando los tratamientos por temperatura. Así, aquellos tratamientos que correspondieron a 7° C pero a distintas especies se introdujeron al mismo tiempo por un período de 21 días; la misma situación se dio para la temperatura fija de 12° C y la alternancia de 7/12° C.



Figura 1: Caja de acrílico con las placas en su interior.

Cuadro 1. Tratamientos correspondientes a la aplicación de temperaturas sobre cinco tipos de semillas de especies de la pradera anual de clima mediterráneo.

| TRATAMIENTOS | | |
|--------------|----------------------|--|
| | Temperatura aplicada | Especies |
| T1 | 7° C | <i>Erodium botrys</i> (Cav.) Bertol. |
| T2 | | <i>Erodium moschatum</i> (L.)L'Hér. |
| T3 | | <i>Erodium botrys</i> (Cav.) Bertol. con escarificación. |
| T4 | | <i>Erodium moschatum</i> (L.)L'Hér. con escarificación. |
| T5 | | <i>Hordeum murinum</i> L. |
| T6 | | <i>Bromus berteroanus</i> Colla. |
| T7 | | <i>Avena barbata</i> Pott ex Link. |
| T8 | 12° C | <i>Erodium botrys</i> (Cav.) Bertol. |
| T9 | | <i>Erodium moschatum</i> (L.)L'Hér. |
| T10 | | <i>Erodium botrys</i> (Cav.) Bertol. con escarificación. |
| T11 | | <i>Erodium moschatum</i> (L.)L'Hér. con escarificación. |
| T12 | | <i>Hordeum murinum</i> L. |
| T13 | | <i>Bromus berteroanus</i> Colla. |
| T14 | | <i>Avena barbata</i> Pott ex Link. |
| T15 | 7° C/12° C | <i>Erodium botrys</i> (Cav.) Bertol. |
| T16 | | <i>Erodium moschatum</i> (L.)L'Hér. |
| T17 | | <i>Erodium botrys</i> (Cav.) Bertol. con escarificación. |
| T18 | | <i>Erodium moschatum</i> (L.)L'Hér. con escarificación. |
| T19 | | <i>Hordeum murinum</i> L. |
| T20 | | <i>Bromus berteroanus</i> Colla. |
| T21 | | <i>Avena barbata</i> Pott ex Link. |

- Variables medidas:

a) Porcentaje de germinación (%). Se contabilizó el número total de semillas germinadas con respecto al total de semillas al finalizar cada tratamiento, expresándolo como porcentaje a un tiempo dado (21 días).

b) Cinética de germinación. Se contabilizó el número de semillas germinadas cada dos días. Se realizaron curvas que describieron el proceso de germinación.

c) Crecimiento de la radícula (mm). Se midió la longitud de la radícula cada 2 días hasta el término de cada tratamiento.

d) Cinética de crecimiento de la radícula. Con las mediciones de crecimiento de radícula se realizaron curvas que describieron el crecimiento de la radícula.

Diseño experimental y Análisis estadístico

Se utilizó un diseño de parcelas divididas con estructura factorial de 3x7, con 3 niveles del factor temperatura (7, 12 y 7/12° C) y 7 niveles del factor tipo de semilla. La parcela principal correspondió al factor temperatura, mientras que las subparcelas correspondieron al tipo de semilla. Cada subparcela constó de cinco repeticiones (correspondientes a las cajas acrílicas), y cada parcela tuvo dos repeticiones.

Los datos obtenidos para la variable porcentaje de germinación fueron transformados a grados Bliss. Posteriormente se realizaron los test de normalidad de Kolmogorov-Smirnov y el test de Bartlett para la homogeneidad de varianza, con el fin de verificar que los datos cumplieran los supuestos que permiten la realización del análisis de varianza. Como no se cumplieron estos supuestos, se realizó el test no paramétrico de Kruskal-Wallis, con el fin de verificar la existencia de diferencias significativas entre los tratamientos, y finalmente se realizó el test de U Mann Whitney para analizar entre qué tratamientos se encontraban estas diferencias.

La variable crecimiento inicial de plántulas fue analizada mediante ANDEVA, previa transformación de los datos a raíz cuadrada. Cuando se encontraron diferencias significativas se utilizó la prueba de comparaciones múltiples de SNK con un nivel de significancia del 5%.

Las variables que no pudieron ser analizadas estadísticamente, debido a alta variabilidad que se presentó entre una repetición y otra, se presentaron en figuras.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Condiciones ambientales del año de cosecha de las semillas.

En el sitio de cosecha, la precipitación anual fue de 328,9 mm., correspondiendo a un año normal de distribución tardía (Olivares *et al.*, 1998; Johnston *et al.*, 1998a). Una distribución tardía de lluvias permitiría prolongar el período vegetativo de las plantas, lo que, traducido al transporte de nutrientes hacia las semillas, permite suponer que las semillas que se produjeron durante esa temporada tendrían un llenado satisfactorio.

1.- Porcentaje de Germinación.

1.1.- Geraniáceas.

1.1.1.- Interacción entre los factores temperatura y tipo de semilla.

Las semillas que fueron escarificadas mecánicamente aumentaron su volumen al segundo día de comenzado el tratamiento, y alcanzaron un alto porcentaje de germinación al finalizar el ensayo en todas las temperaturas aplicadas. En aquellas semillas que no fueron escarificadas, no se observaron cambios de su volumen en ninguna de las temperaturas aplicadas. Estos resultados coinciden con los obtenidos por Johnston *et al.* (1989) en semillas de *Erodium moschatum*, quienes atribuyeron este comportamiento a la impermeabilidad al agua provocada por la testa, lo que generaría la dormancia tegumentaria que presentan estas semillas.

Se presentó interacción entre los factores temperatura y tipo de semilla sobre el porcentaje de germinación (Cuadro 2). En las semillas del género *Erodium* que no fueron escarificadas mecánicamente, se obtuvieron porcentajes de germinación cercanos a 0%, mientras que en las semillas escarificadas, los valores de porcentaje de germinación fueron cercanos al 100%, a excepción de *Erodium moschatum* a 7 °C, cuyo valor es cercano al 70%.

Cuadro 2: Efecto de la temperatura y la escarificación sobre el porcentaje de germinación del tipo de semilla de *Erodium botrys* y *Erodium moschatum*.

| | Germinación (%) | | |
|---------------------------------------|--------------------|-------------------|--------------------|
| | 7 °C | 12 °C | 7/12 °C |
| <i>Erodium botrys</i> | 0 ^{a A} | 1 ^{a A} | 1 ^{a A} |
| <i>Erodium moschatum</i> | 3 ^{a A} | 1 ^{a A} | 2 ^{a A} |
| <i>Erodium botrys</i> escarificado | 100 ^{b A} | 99 ^{b A} | 100 ^{b A} |
| <i>Erodium moschatum</i> escarificado | 68 ^{c A} | 99 ^{b B} | 100 ^{b B} |
| Factor | Valor de P | | |
| Tipo de semilla | <0,001 | | |
| Temperatura | 0,615 | | |
| Tipo de semilla x Temp. | <0,001 | | |

Letras minúsculas diferentes en la misma columna indican diferencias significativas entre los distintos tipos de semilla a la misma temperatura. Letras mayúsculas en la misma fila indican diferencias significativas entre las temperaturas aplicadas a un mismo tipo de semilla.

Erodium moschatum escarificado presentó, a 7 °C, un menor porcentaje de germinación ($P < 0,05$) que el mismo tipo de semilla (escarificado) a 12 °C. La misma diferencia se observó con *Erodium botrys* escarificado a todas las temperaturas. Éstos resultados difieren con los obtenidos por Olivares *et al.* (1990), quienes determinaron que a 5 °C no se veía afectado el porcentaje de germinación de *Erodium moschatum*, medida a los 60 días, en comparación con temperaturas fijas de 8 y 15 °C. Experimentos realizados por Guerrero y Williams (1975) y Blackshaw (1992) en *Erodium botrys* y *Erodium cicutarium* sobre el efecto de la temperatura en el establecimiento, mostraron que estas especies poseían una mayor tolerancia a las bajas temperaturas (5 °C a 15 °C) que otras especies de la pradera anual, lo cual les da un rol dominante al inicio de la estación de crecimiento donde hay menores temperaturas.

El menor porcentaje de germinación de *Erodium moschatum* escarificado podría estar influenciado por la menor resistencia a las bajas temperaturas de esta especie, sin embargo, Olivares *et al.* (1999) observaron que la temperatura umbral a la cual las especies geraniáceas *Erodium moschatum* y *Erodium malacoides* iniciaron su germinación fue a -1° C. Bajo este supuesto, el inicio del proceso de germinación no implica necesariamente la obtención de la máxima germinación posible, dado que el rango de temperaturas para germinar puede ser muy amplio, por lo que su respuesta germinativa a las condiciones de temperatura aplicadas no necesariamente será satisfactoria.

1.1.2.- Factor tipo de semilla.

Se observaron diferencias significativas ($P < 0,001$) entre aquellos tipos de semilla de *Erodium botrys* y *Erodium moschatum* que fueron escarificadas con respecto a aquellas que no fueron escarificadas (Figura 1).

Según Johnston *et al.* (1989), la escarificación permite el ingreso de agua y oxígeno al producir la ruptura de la testa, posibilitando la germinación de las semillas.

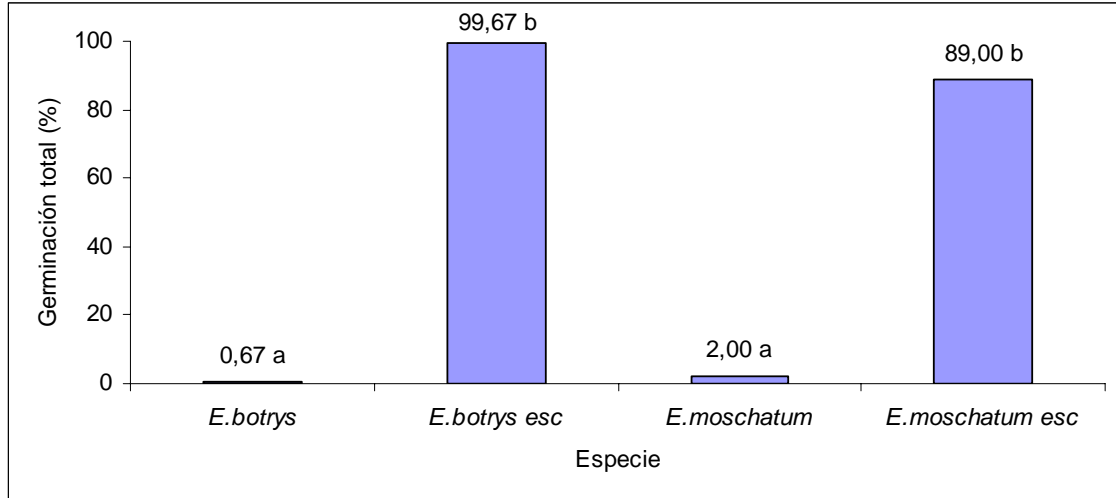


Figura 1: Porcentaje de germinación de las semillas de las geraniáceas con y sin escarificación, independiente de la temperatura aplicada.

Es posible observar que las semillas escarificadas fueron capaces de germinar sin dificultad bajo todos los regímenes de temperatura aplicados. Por otra parte, aquellas semillas que no fueron escarificadas, no germinaron bajo ninguna de las temperaturas aplicadas, debido al impedimento físico generado por la testa, lo que constituye una adaptación a las condiciones climáticas en las cuales se desarrollarán. Esto concordaría con la teoría de Vegis (1964), quien postula un cambio en la tolerancia a diversas temperaturas a medida que transcurre el tiempo y asocia crecimiento o reposo con rangos críticos de temperatura que llegan a constituir verdaderas ventanas de respuesta.

Entre las semillas escarificadas a 7 °C, se observó una tendencia a un valor más bajo en *Erodium moschatum* con respecto a *Erodium botrys*, aunque éste no fue significativo ($P=0,068$). Este comportamiento podría deberse al menor tamaño de semilla de *Erodium moschatum*, que podría influir sobre el tamaño del embrión, lo que dificultaría la ruptura de la testa. Según Kuceral *et al.* (2005) la ruptura de dormancia de las semillas es determinada por el balance entre las fuerzas de potencial de crecimiento del embrión, en relación con la restricción ejercida por las capas que lo cubren. Según Jaksic (2001), el factor capaz de romper la dormancia en *Erodium* sería la diferencia entre la temperatura mínima y máxima durante los meses de diciembre a febrero (16-17 °C), ya que las fluctuaciones de temperatura son mayores que las que se presentan entre mayo y agosto (9-10 °C). Van Assche *et al.* (2003) proponen que estas semillas requieren de un período de elevadas temperaturas para romper dormancia, las que resultan similares a las que se presentan durante el verano en el secano interior de la Región Metropolitana.

1.1.3.- Factor temperatura.

No se observaron diferencias significativas ($P=0,615$) entre las temperaturas aplicadas, sin considerar el tipo de semilla utilizada, por lo que sería posible indicar que, dentro de los rangos de temperaturas usadas en este estudio, este factor no sería capaz de alterar la respuesta de las semillas de geraniáceas, lo que ratificaría un amplio rango de temperaturas para su germinación. Sin embargo, se puede observar una cierta tendencia hacia un menor porcentaje de germinación en la temperatura constante de 7 °C (Figura 2), ya que ésta disminuiría la velocidad de los procesos de germinación.

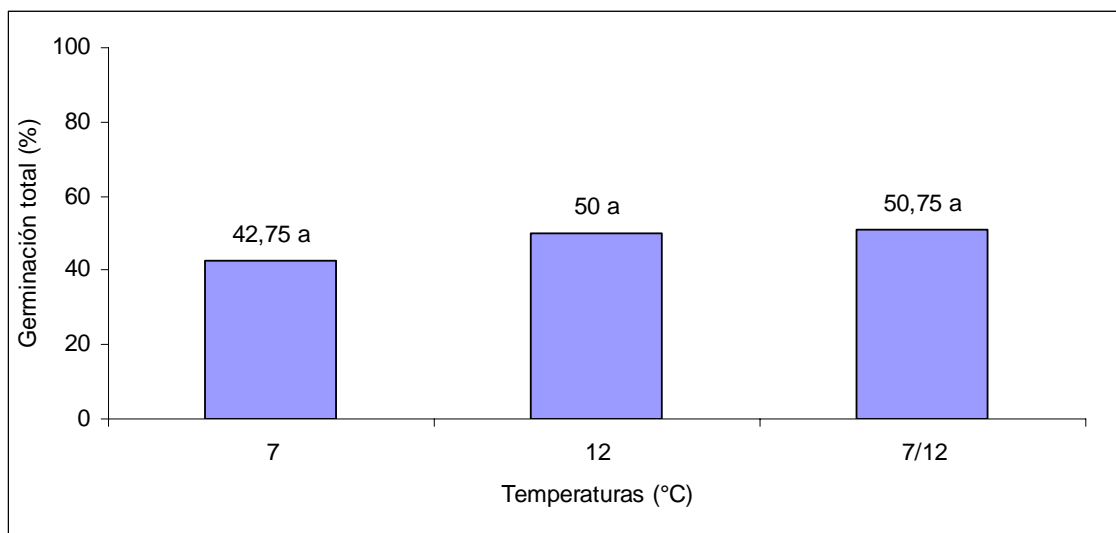


Figura 2: Efecto de diferentes temperaturas sobre el porcentaje de germinación de todas las semillas utilizadas.

De este modo, es posible deducir que las especies *Erodium botrys* y *Erodium moschatum*, una vez sometidas a las condiciones ambientales que permitan el proceso de ruptura de dormancia, no debieran presentar inconvenientes para completar el ciclo de germinación bajo las temperaturas utilizadas en este ensayo y sin déficit hídrico. No obstante, se debe considerar la respuesta diferencial de *Erodium moschatum* escarificado, que presentó un menor porcentaje de germinación a 7 °C.

1.2.- Gramíneas.

Las especies gramíneas estudiadas, en comparación con las geraniáceas, presentaron diferencias en los porcentajes de germinación a las distintas temperaturas aplicadas.

1.2.1.- Interacción entre los factores temperatura y especie.

Se presentó interacción entre los factores temperatura y especie en las gramíneas estudiadas. En cuanto a la respuesta de las especies a 12 °C, todos los porcentajes de germinación se encuentran cercanos al 100%, lo que indicaría que, dentro de las temperaturas aplicadas, ésta fue la más favorable (Cuadro 3). En contraste, Johnston *et al.* (1989) determinaron que el porcentaje de germinación a 15 °C alcanzó valores superiores al 90% para *Bromus berteroanus* y *Hordeum murinum*, pero para *Avena barbata* sólo superó el 60% de germinación, al finalizar los tratamientos. Esto haría pensar que la temperatura óptima estaría dentro de un rango para cada especie, considerando las condiciones de cada ensayo y el origen de las semillas.

Cuadro 3: Porcentaje de germinación de tres especies gramíneas de la pradera anual mediterránea sometidas a distintas temperaturas.

| | Germinación (%) | | |
|---------------------------|--------------------|--------------------|--------------------|
| | 7 °C | 12 °C | 7/12 °C |
| <i>Hordeum murinum</i> | 89 ^{a AB} | 100 ^{a A} | 55 ^{a B} |
| <i>Bromus berteroanus</i> | 64 ^{a A} | 98 ^{a B} | 63 ^{a AB} |
| <i>Avena barbata</i> | 70 ^{a AB} | 100 ^{a A} | 82 ^{a B} |
| Factor | Valor de P | | |
| Especie | 0,36 | | |
| Temperatura | <0,001 | | |
| Especie x Temp. | 0,002 | | |

Letras minúsculas diferentes en la misma columna indican diferencias significativas entre los distintos tipos de semilla a la misma temperatura. Letras mayúsculas en la misma fila indican diferencias significativas entre las temperaturas aplicadas a una misma especie.

Hordeum murinum presentó diferencias significativas entre 12 °C y la alternancia de temperaturas. En *Bromus berteroanus*, se observaron diferencias significativas entre las temperaturas constantes de 7 °C y 12 °C, pero no entre 12 °C y la alternancia, lo que se debería a que los coeficientes de variación son superiores al 50 % (Anexo I). Para *Avena barbata* existen diferencias significativas entre 12 °C y la alternancia, pero no entre 12 °C y 7 °C, esto se debería, al igual que en *Bromus*, a que los coeficientes de variación son superiores al 50 %.

Johnston *et al.* (1992) plantearon que la especie *Hordeum vulgare* germinaría en niveles óptimos con temperaturas en el rango de 10 a 25 °C. Según Al-Karaki *et al.* (2007) el mayor porcentaje de germinación para tres cultivares de *Hordeum vulgare* se obtuvo a 15 °C, mientras que el porcentaje final de germinación fue significativamente menor a 9 °C. Ambos datos indicarían que, a mayor temperatura, mejor es el comportamiento de especies del género *Hordeum*. Sin embargo, no permitirían explicar el suceso observado en el estudio, de que las temperaturas alternas van en detrimento del porcentaje de germinación final.

Para *Bromus berterioanus*, Olivares *et al.* (1999) y Ramírez (1992), encontraron que la temperatura de inicio de germinación es de 4° C, aunque la temperatura óptima se encontraría en el rango 10-20° C (Johnston *et al.*, 1989). Lo anterior coincide con la temperatura de 15 °C encontrada para otras especies de *Bromus* (Olivares *et al.*, 1990; Baskin & Baskin, 1998). Según lo anterior, la temperatura óptima para esta especie sería cercana a los 12 °C aplicados, y explicarían la alta germinación obtenida al finalizar los tratamientos. Johnston *et al.* (1998b) indican que sería la especie más abundante en una pradera de terófitas del mediterráneo semiárido, lo que estaría relacionado con la gran cantidad de semillas que generaría esta especie como respuesta adaptativa al medio en el que se desarrolla para poder competir con el resto de las especies.

En cuanto a *Avena barbata*, la temperatura óptima para la germinación sería de 10 °C (Johnston *et al.*, 1989). Esta especie se vio más afectada que *Hordeum murinum* por la temperatura de 7 °C, lo que coincide con los resultados obtenidos por Olivares *et al.* (1990) para las mismas especies.

1.2.2.- Factor especie.

No se encontraron diferencias significativas ($P=0,36$) entre las especies gramíneas al considerar todas las temperaturas estudiadas, lo que indicaría que las especies presentaron un comportamiento semejante frente a estas temperaturas. Ninguna de las especies logró alcanzar el máximo porcentaje de germinación a las temperaturas estudiadas, sin embargo *Avena barbata* y *Hordeum murinum* presentaron valores más altos que *Bromus berterioanus*, aunque éstos no resultaron significativos (Figura 3).

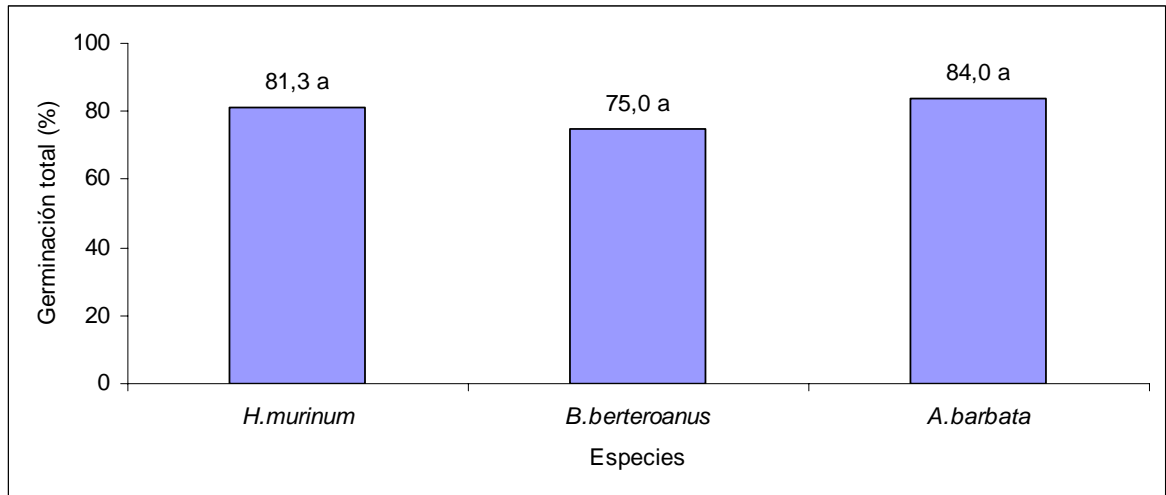


Figura 3: Efecto de la especie sobre el porcentaje de germinación, incluyendo todas las temperaturas utilizadas.

1.2.3.- Factor temperatura.

En la figura 4 se observan diferencias significativas entre el porcentaje de germinación obtenido a 7 °C con respecto al de 12 °C, así como entre 12° C y la alternancia, independiente de la especie utilizada. Sin embargo, no se observaron diferencias significativas entre la alternancia y la temperatura constante de 7 °C.

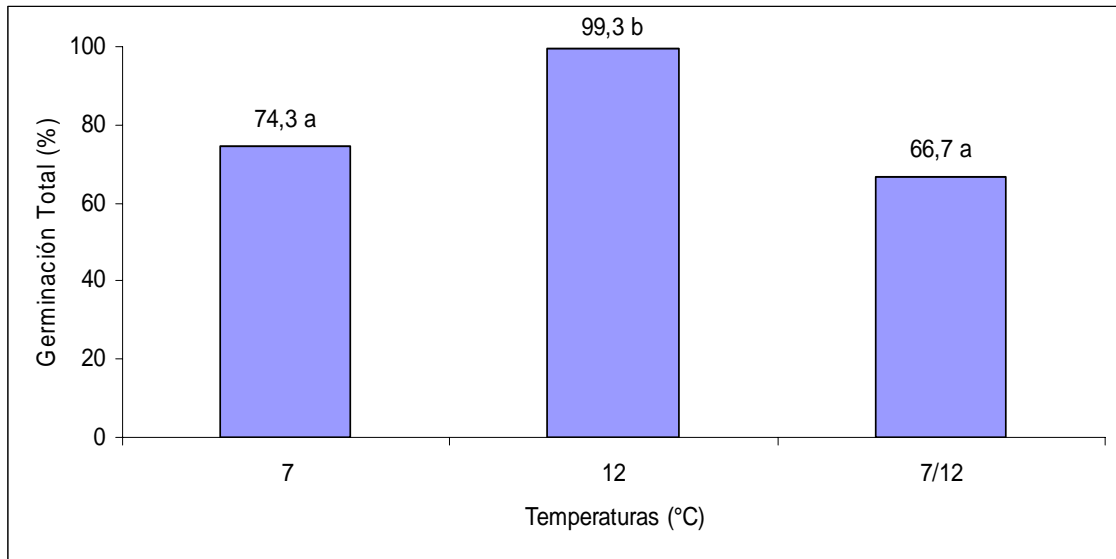


Figura 4: Efecto de las temperaturas sobre el porcentaje de germinación, incluyendo todas las especies gramíneas estudiadas. ($P < 0,001$)

Se observó que estas especies presentaron un porcentaje de germinación cercano al 100% a 12 °C, seguido por un 75% a 7 °C, mientras que la alternancia térmica obtuvo el menor porcentaje. Lo anterior indicaría un mejor comportamiento de estas especies a las temperaturas constantes que a las temperaturas alternas estudiadas.

2.- Cinética de Germinación.

2.1.- Geraniáceas.

Considerando que sólo germinaron las semillas escarificadas, son éstas las cinéticas que se analizaron.

2.1.1.- *Erodium botrys*.

Erodium botrys escarificado alcanzó porcentajes cercanos a 90% al finalizar la primera semana iniciados los tratamientos, independiente de la temperatura aplicada (Figura 5). A 12 °C, alcanzó cerca de un 90% de germinación al segundo día de comenzado el tratamiento. Por otro lado a 7° C se observó la germinación más lenta, sin embargo, una vez iniciada, ésta se desencadenó rápidamente, alcanzando el 100 % al término de la primera semana. Para el tratamiento de alternancia de temperaturas (7/12 °C), la germinación se inició con un porcentaje superior a los 7 °C los primeros días, sin embargo posteriormente presentó una menor velocidad y demoró más que los otros tratamientos en alcanzar el 100% de germinación (10 días).

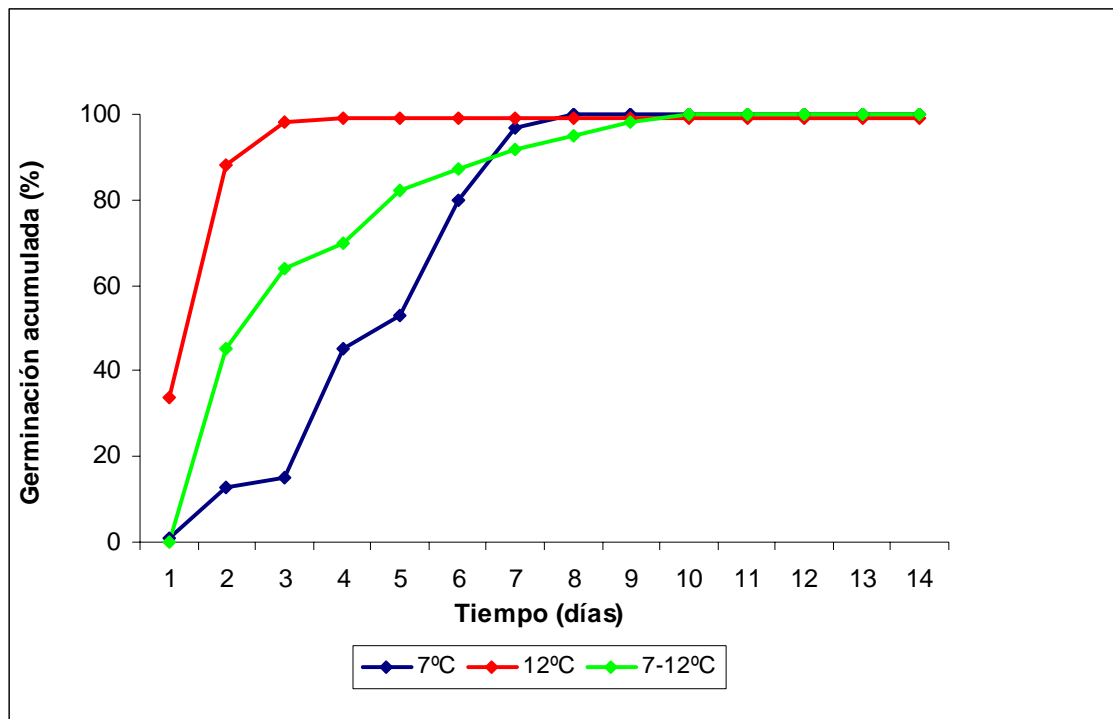


Figura 5: Efecto de la temperatura en la cinética de germinación de *Erodium botrys* escarificado.

En base a estos resultados sería posible deducir que la temperatura más favorable para esta especie se encuentra cercana a los 12 °C, ya que le permite una rápida germinación, y por tanto, la oportunidad de colonizar más rápidamente el suelo y, como se verá más adelante, un rápido crecimiento radicular en relación con las temperaturas más bajas aplicadas.

2.1.2.- *Erodium moschatum*.

Tanto en la temperatura constante de 12 °C como en la alternancia 7/12 °C, la germinación alcanzó porcentajes cercanos a 100% a los 5 días (Figura 6). Esto coincide con los resultados obtenidos por Olivares *et al.* (1999), quienes concluyeron que la velocidad de germinación está en directa relación con la temperatura.

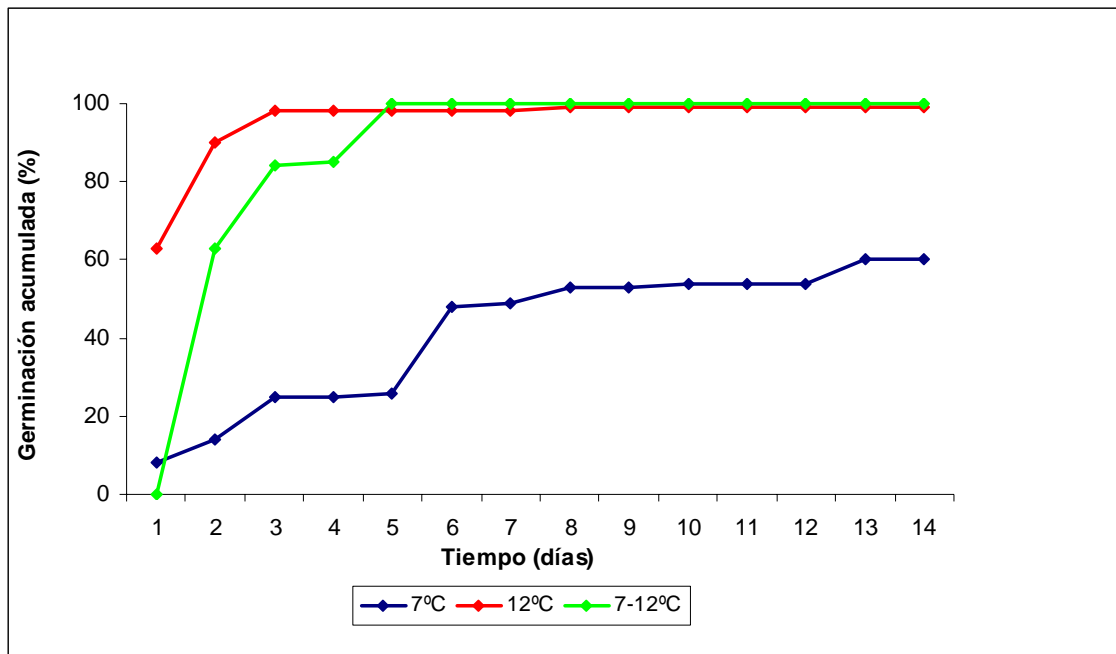


Figura 6: Efecto de la temperatura en la cinética de germinación de *Erodium moschatum* escarificado.

A 7 °C, *Erodium moschatum* escarificado redujo en forma notoria su velocidad de germinación, pues a los mismos 5 días sólo alcanzó cerca de un 20 %, lo que concuerda con los resultados obtenidos por Olivares *et al.* (1990) para la misma especie, quienes observaron que a 5 °C la cinética de germinación se ve reducida. El Test de Tetrazolio (ISTA, 1996) indicó que las semillas que no lograron germinar al término del período analizado se encontraban inviables.

Una interpretación que le se puede atribuir a este fenómeno es que la temperatura haya dañado el embrión, dado que al realizar la escarificación, los tejidos que se encuentran bajo la testa se vieron expuestos a una temperatura baja y humedad constante, lo que podría haber generado algún tipo de daño a las membranas durante el proceso de imbibición, como mencionan Nonogaki *et al.* (2010).

2.2.- Gramíneas.

Durante el transcurso del ensayo fue necesario realizar una repetición adicional a 7 °C, ya que las semillas de las gramíneas fueron afectadas por un hongo que pudo haber imposibilitado su germinación (Clark y Wilson, 2003). Es probable que las condiciones de humedad promovieran el desarrollo de este patógeno cuyo inóculo podría venir alojado en las glumas de las semillas; o bien podría deberse a que algunas membranas se dañaron durante la fase de imbibición, lo cual generó un arrastre de solutos desde las células que sirvieron de alimento para el patógeno (Nonogaki *et al.*, 2010). Dado lo anterior se eliminó esa repetición, reemplazándola por la adicional.

En las figuras que se presentan a continuación (Figuras 7, 8 y 9), están representadas las curvas obtenidas para ambas repeticiones de los tratamientos a 7 °C y la alternancia, esto debido a que los valores de cada una de las repeticiones son distintos y no es posible promediarlos, éste comportamiento podría ser causado por un factor que no fue considerado dentro de las variables del estudio, relacionado con cambios en las semillas atribuibles a procesos de post maduración en seco, propio de algunas especies gramíneas (Finch-Savage y Leubner-Metzger, 2006) que afectaron el comportamiento de éstas tanto a 7 °C como a la alternancia 7/12 °C. En el caso de la curva para 12 °C las repeticiones resultaron similares, y fueron promediadas.

Como comentario con respecto a lo anterior, se sugiere que se considere el factor de los días postcosecha como uno de los factores que influyen en la germinación, así como resulta interesante proponer el estudio específico de este factor de postcosecha tanto para estas gramíneas como para otras que puedan resultar de interés.

2.2.1.- *Hordeum murinum*.

En *Hordeum murinum*, la primera repetición sometida a 7 °C alcanzó un 78% de germinación al finalizar el tratamiento. Del total de semillas que no germinaron, un 16% se encontraban vivas y un 6% inviables. Esto puede deberse a que *Hordeum* presentaría algún tipo de dormancia al momento de iniciar el tratamiento, que se realizó 223 días después de la cosecha. Por otro lado la repetición número dos alcanzó un 100% al finalizar el tratamiento, lo que respaldaría la observación anterior, ya que este tratamiento se realizó 321 días después de la cosecha.

Según Takeda y Hori (2007), el progenitor salvaje de la cebada cultivada (*Hordeum vulgare ssp. spontaneum*) tiene altos niveles de dormancia en sus semillas durante varios meses después de la madurez fisiológica, esto se explica por los diferentes niveles de acumulación aditiva de factores genéticos (Sato *et al.*, 2009).

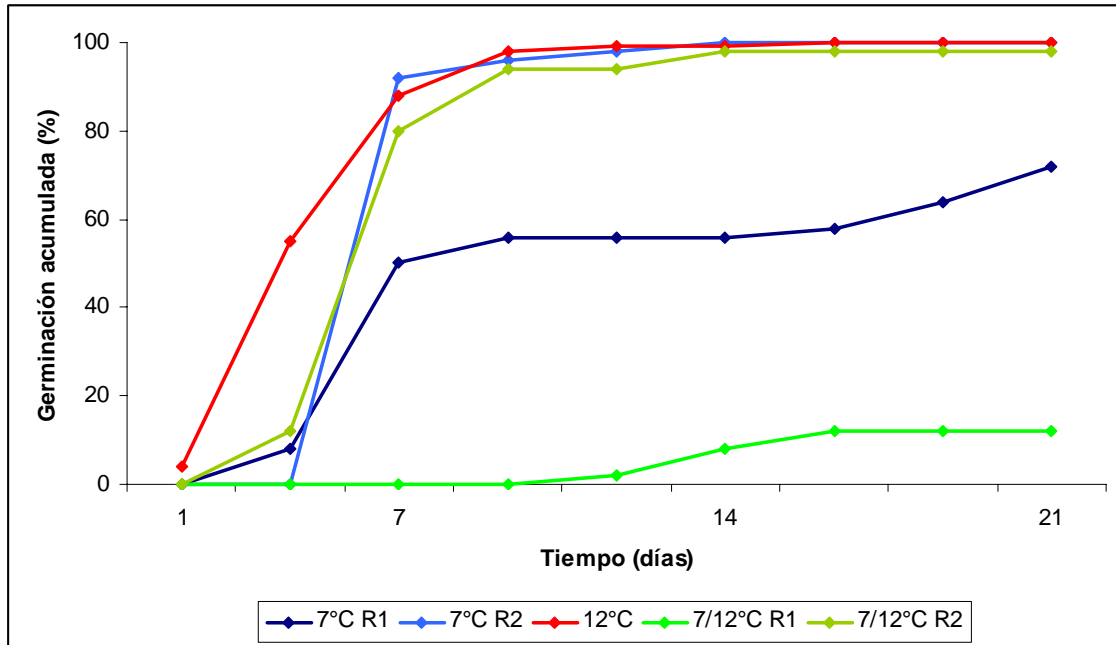


Figura 7: Efecto de la temperatura en la cinética de germinación de *Hordeum murinum*.

Según Baskin & Baskin (2004), las poáceas presentan dormancia fisiológica, causada por un mecanismo propio del embrión de la semilla, o una estructura de cobertura del embrión, el cual previene la germinación hasta que se presentan las condiciones apropiadas para cada especie. Finch-Savage y Leubner-Metzger (2006), establecen que este tipo de dormancia puede ser quebrada, dependiendo de la especie, por tratamientos con ácido giberélico (GA), escarificación, almacenamiento en seco post-cosecha y estratificación fría o cálida.

En el tratamiento de alternancia térmica (7/12 °C) en *Hordeum* (Figura 7), se pueden observar las diferencias entre ambas repeticiones. La repetición uno, la cual se realizó 78 días después de la cosecha sólo alcanzó un 12% de germinación, en cambio, la repetición dos, que se realizó 300 días después de la cosecha alcanzó un 98% de germinación. Estos resultados son similares a los obtenidos en el tratamiento a 7 °C, lo que podría deberse a la dormancia antes mencionada.

En la figura 7 se puede observar que a 12 °C, *Hordeum* alcanzó un 100 % de germinación a los 9 días. Resultados similares se obtuvieron con la repetición dos a 7 °C y la repetición dos con la alternancia de temperaturas.

Estas similitudes podrían explicarse por que, una vez pasado cierto período de tiempo, la dormancia en *Hordeum* se rompería y permitiría la expresión del potencial germinativo de esta especie (Olivares *et al.*, 1997). Por otro lado, existen diferencias en el inicio de la germinación, la que fue más rápida a 12 °C en relación a las repeticiones número dos a 7 °C y la alternancia. Lo anterior resulta razonable si se consideran los 15 °C indicados por Al-Karaki *et al.* (2007) como la temperatura óptima para la germinación de los cultivares de *Hordeum vulgare* estudiados por ellos.

2.2.2.- *Bromus berteroanus*.

En *Bromus berteroanus* es posible observar un fenómeno similar al ocurrido para *Hordeum murinum*, con la diferencia de que el porcentaje de germinación de la primera repetición sometida a 7 °C es bastante bajo (Figura 8). El tratamiento a 12 °C alcanzó el 100% de germinación una vez finalizado el tratamiento. En cuanto a la alternancia, la primera repetición alcanzó un 22% de germinación, en cambio la segunda repetición alcanzó un 98% de germinación.

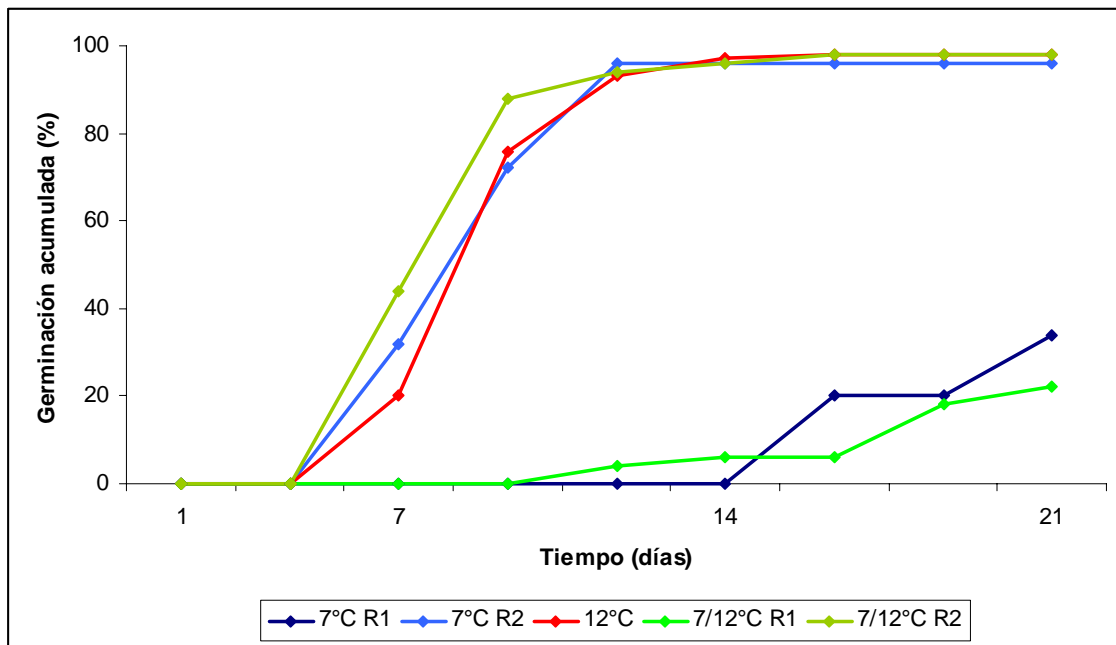


Figura 8: Efecto de la temperatura en la cinética de germinación de *Bromus berteroanus*.

Los resultados obtenidos por Johnston *et al.* (1998b) indican que *Bromus berteroanus* posee una rápida germinación. Sin embargo, la germinación de *Bromus* mostró un período inactivo inicial, y recién fue observable a contar del quinto día. Lo anterior, en relación con las otras gramíneas, indicaría que necesita de algún período de acumulación temperaturas para comenzar el proceso de germinación.

Sin embargo, Trudgill *et al.* (2005) manifiestan que aquellas especies que poseen un rápido desarrollo a bajas temperaturas necesitan un bajo requerimiento de días grado. No obstante, Ball *et al.* (1995) consideran que la acumulación de días grado no es un buen predictor de la germinación, ya que varían considerablemente.

Otra explicación para este fenómeno pudiera estar en que el factor hídrico se suministraba en forma permanente, lo que pudo haber afectado de algún modo la permeabilidad de las cubiertas seminales, retrasando el proceso de imbibición debido al limitado intercambio gaseoso (Benvenuti y Macchia, 1995).

Al analizar la primera repetición sometida a 7 °C, se observó que cerca del 50% de las semillas se encontraban vivas al realizar el Test de Tetrazolio, lo que podría indicar algún tipo de dormancia, común entre las especies del género *Bromus*. Según Ruiz *et al.* (1997), la dormancia en *Bromus brevis*, *Bromus parodii* y *Bromus catharticus* puede extenderse hasta los 212 días, sin embargo, indican que obtuvieron valores similares a la viabilidad de estas semillas realizando análisis hasta los 353 días. Las cifras anteriores se encuentran cercanas a los 300 y 321 días después de cosecha calculados para el tratamiento de alternancia 7/12 °C y 7 °C realizados. En la mayoría de las especies, el porcentaje de germinación se ve incrementado durante el almacenamiento en seco, y este efecto se encuentra más marcado en aquellas especies con semillas pequeñas (Grime *et al.*, 1981).

Cabe mencionar que dentro de una misma especie es posible encontrar ecotipos diferentes, pues no todas las semillas responden de igual forma a los factores medioambientales, pudiendo presentar diferentes profundidades de dormancia (Van Assche *et al.*, 2003). Lo anterior podría explicarse porque son adaptaciones a través de la variación natural de los genes de las especies, que regulan la respuesta a estos factores (Finch-Savage y Leubner-Metzger, 2006). Es decir, que a pesar de ser la misma especie, su respuesta a los factores se ve influenciada tanto por su carga genética como por su desarrollo en el medioambiente en el que se encuentran, por lo que no resulta extraño que se encuentren respuestas tan diversas de una especie para las mismas condiciones de temperatura aplicadas en el ensayo.

2.2.3.- *Avena barbata*.

El comportamiento de *Avena barbata* fue similar al de las otras gramíneas. Así, en la segunda repetición sometida a 7 °C, se obtuvo una germinación final de 42%. La diferencia se encontró en que, al realizarse el Test de Tetrazolio, un alto porcentaje de las semillas restantes (42%) se encontraban inviables. Esta mortalidad podría explicarse porque la hidratación de las semillas involucra un stress considerable para los componentes celulares debido al daño producido en las membranas. Si bien la reparación de estas membranas es prioritaria, la síntesis de enzimas y compuestos que limitan y reparan este daño pudo haberse afectado por la baja temperatura (Nonogaki *et al.*, 2010). Otra posible explicación estaría relacionada con los efectos negativos que la alta humedad podría haber provocado sobre la viabilidad de estas semillas (Forcella *et al.*, 2000).

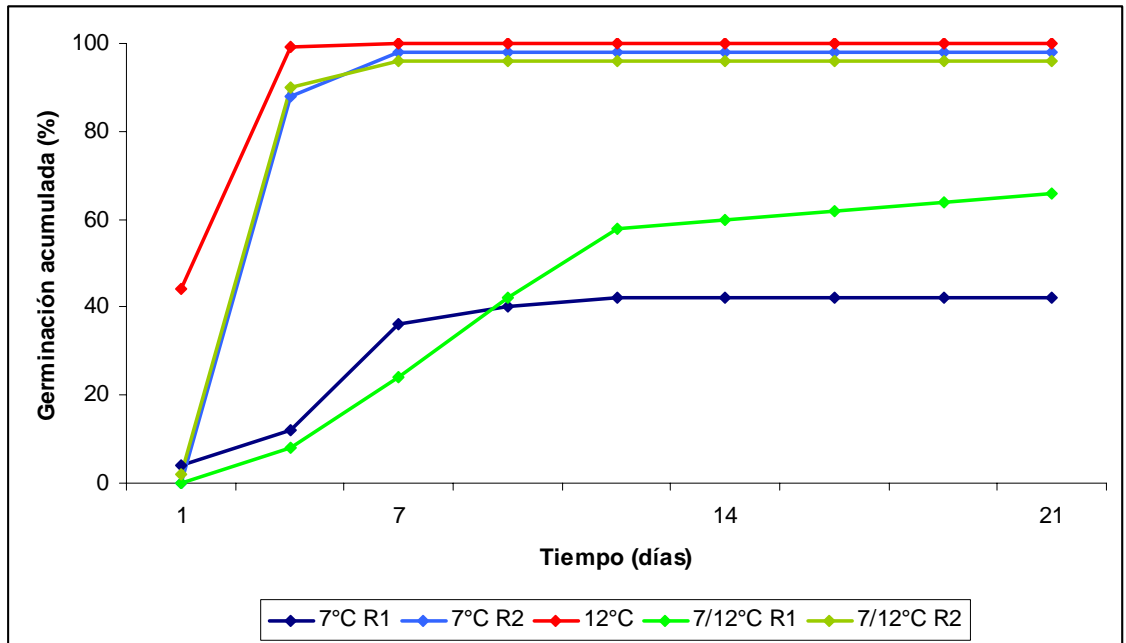


Figura 9: Efecto de la temperatura en la cinética de germinación de *Avena barbata*.

En cuanto a la repetición dos, ésta alcanzó un 100% de germinación rápidamente (7 días). Según Bewley y Black (1982), una vez que la dormancia se rompe, la temperatura y humedad son las que determinan la tasa de germinación, esta dormancia primaria sería causada por las estructuras circundantes o adyacentes al embrión (pericarpio, testa y endosperma), y también del propio embrión (Corbineau *et. al*, 1993).

Para la alternancia de temperaturas (7/12 °C), en la primera repetición se obtuvo una germinación de 66%, mientras que en la segunda repetición se alcanzó un 96% de germinación final. En cuanto a la temperatura de 12 °C, la germinación alcanzó un 100% a los 4 días. Al parecer las semillas que responden a la alternancia de temperaturas presentan mecanismos enzimáticos que funcionan en diferentes temperaturas y esa respuesta se corresponde probablemente, con una adaptación a las fluctuaciones naturales del ambiente (Otegui, 2005).

3.- Crecimiento de la Radícula

3.1.- Geraniáceas.

El crecimiento de la radícula de aquellas especies sin escarificación es muy limitado y no presenta diferencias por el bajo porcentaje de germinación obtenido para este tipo de semilla. Así, éstas presentaron diferencias significativas ($P < 0,001$) con las semillas de las dos especies que fueron escarificadas.

En cuanto a las semillas escarificadas, el mayor crecimiento se obtuvo con 12 °C constantes, seguido por la alternancia térmica, y en último lugar la temperatura constante de 7 °C para ambas especies (Cuadro 4).

En *Erodium botrys* escarificado, los valores del crecimiento de la radícula son bastante mayores que los de *Erodium moschatum* escarificado, lo anterior podría deberse al mayor tamaño de su semilla. El mayor tamaño de semilla supondría una ventaja para el proceso de establecimiento de una planta, ya que al poseer una mayor cantidad de reservas para la elongación radicular, las plántulas serían capaces de extraer agua desde una mayor profundidad. Laynez-Garsaball *et al.* (2007) probaron tres tamaños de semilla en *Zea mays*, y concluyeron que existió superioridad en el crecimiento de plántulas originadas de semillas medianas y grandes que aquellas con semillas pequeñas.

Cuadro 4: Efecto de la temperatura y el tipo de semilla sobre el crecimiento radicular de geraniáceas.

| | Crecimiento (mm) | | |
|---------------------------------------|-------------------|--------------------|--------------------|
| | 7 °C | 12 °C | 7/12 °C |
| <i>Erodium botrys</i> | 0,0 ^{aA} | 0,2 ^{aA} | 0,2 ^{aA} |
| <i>Erodium moschatum</i> | 0,1 ^{aA} | 0,3 ^{aA} | 0,2 ^{aA} |
| <i>Erodium botrys</i> escarificado | 4,5 ^{bA} | 35,6 ^{bB} | 27,2 ^{bC} |
| <i>Erodium moschatum</i> escarificado | 1,6 ^{cA} | 20,2 ^{cB} | 14,1 ^{cC} |
| Factor | Valor de P | | |
| Tipo de semilla | <0,001 | | |
| Temperatura | <0,001 | | |
| Tipo semilla x Temp. | <0,001 | | |

Letras minúsculas diferentes en la misma columna indican diferencias significativas entre los distintos tipos de semilla a la misma temperatura. Letras mayúsculas en la misma fila indican diferencias significativas entre las temperaturas aplicadas a un mismo tipo de semilla.

3.2.- Gramíneas.

Al igual que las geraniáceas, las gramíneas presentaron un mayor crecimiento radicular a la temperatura más alta, (Cuadro 5) mientras que el menor crecimiento se obtuvo con las temperaturas alternas de 7/12 °C, a 7 °C se obtuvo un crecimiento intermedio entre ambas. Esto puede deberse a que las gramíneas presentan una mejor respuesta a las temperaturas constantes que a las alternas, o bien, que las temperaturas alternas afectaron de algún modo el crecimiento radicular de éstas.

Cuadro 5: Efecto de la interacción entre los factores temperatura y especie sobre el crecimiento radicular de las especies gramíneas estudiadas.

| | Crecimiento (mm) | | |
|---------------------------|----------------------|----------------------|----------------------|
| | 7 °C | 12 °C | 7/12 °C |
| <i>Hordeum murinum</i> | 22,60 ^{a A} | 81,90 ^{a B} | 17,10 ^{a A} |
| <i>Bromus berteroanus</i> | 8,50 ^{b A} | 31,00 ^{b B} | 3,60 ^{b A} |
| <i>Avena barbata</i> | 31,10 ^{a A} | 55,20 ^{c B} | 18,00 ^{a A} |
| Factor | Valor de P | | |
| Especie | <0,001 | | |
| Temperatura | <0,001 | | |
| Especie x Temp. | 0,011 | | |

Letras minúsculas diferentes en la misma columna indican diferencias significativas entre los distintos tipos de semilla a la misma temperatura. Letras mayúsculas en la misma fila indican diferencias significativas entre las temperaturas aplicadas a una misma especie.

Entre las repeticiones de las curvas de crecimiento de las gramíneas se produjo una diferencia notable en la longitud de la radícula, al igual que ocurrió en las curvas de germinación, las posibles razones de este fenómeno ya fueron tratadas en el apartado de germinación de gramíneas.

4.- Cinética de Crecimiento de la Radícula

4.1.- Geraniáceas.

En cuanto a la evolución de la cinética de crecimiento radicular se presentan a continuación las figuras para ambas especies escarificadas. Para aquellas semillas que no fueron escarificadas, al obtener un porcentaje de germinación tan bajo, se prescindió de su representación gráfica.

4.1.1.- *Erodium botrys*.

En relación al crecimiento de la radícula es posible observar que a 12 °C las raíces presentaron un crecimiento superior a los 35 mm, en la alternancia superó los 27 mm, y a la menor temperatura sólo alcanzó 4,5 mm (Figura 10). Asimismo, la curva presenta un rápido incremento a 12 °C y uno muy lento a 7 °C.

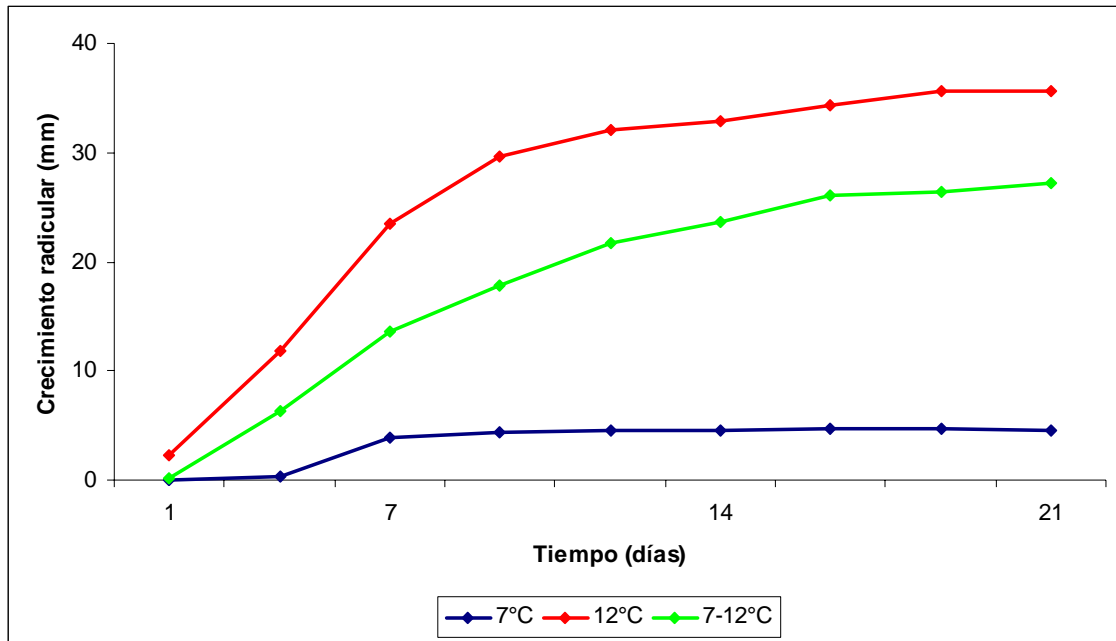


Figura 10: Cinética de crecimiento radicular de *Erodium botrys* escarificado a distintas temperaturas.

Lo interesante de estos resultados reside en la respuesta a la alternancia, que fue intermedia entre la temperatura constante más alta y la más baja. Esto podría explicarse debido a que *Erodium botrys* requeriría de cierta temperatura umbral para poder completar un crecimiento normal. Otra explicación podría deberse a que las bajas temperaturas podrían haber dañado la radícula.

Blackshaw y Entz (1995) estudiaron el efecto de las temperaturas sobre el crecimiento de *Erodium cicutarium*, y concluyeron que el menor crecimiento se obtiene con temperaturas inferiores a 5 °C y superiores a 30 °C.

En cuanto a la biomasa radicular concluyen que una temperatura nocturna de 12 °C genera la mejor respuesta en crecimiento. Lo anterior concuerda con las curvas de crecimiento radicular obtenidas para esta especie.

De este modo, la temperatura más favorable para esta especie se encontraría cercana a los 12 °C, ya que le permitiría una rápida elongación radicular, y por tanto, la oportunidad de obtener agua a una mayor profundidad. Esto le otorgaría ventajas competitivas con otras especies ya que, al disponer de una fuente de agua, tendría los medios para poder crecer y desarrollarse de mejor forma.

4.1.2.- *Erodium moschatum*.

En *Erodium moschatum* se da el mismo fenómeno que en *Erodium botrys*, pero las magnitudes fueron menores. Así, a 12 °C el crecimiento alcanzado es de 20,2 mm, en la alternancia de temperaturas es de 14,1 mm y para la temperatura constante de 7 °C este valor sólo alcanza los 1,6 mm (Figura 11). Esto implica que a 7 °C las semillas tienen la porcentage de germinar, pero para su crecimiento necesitan de mayores temperaturas.

Los menores valores alcanzados podrían deberse al tamaño comparativo de la semilla, que es más pequeña, y por lo tanto, tendría menos reservas.

En las semillas con dormancia física como es el caso de *Erodium*, las capas que cubren el embrión pueden conferir una restricción mecánica que debe ser superada por el potencial de crecimiento del embrión (Kuceral *et al.*, 2005), además de las fuerzas hidráulicas.

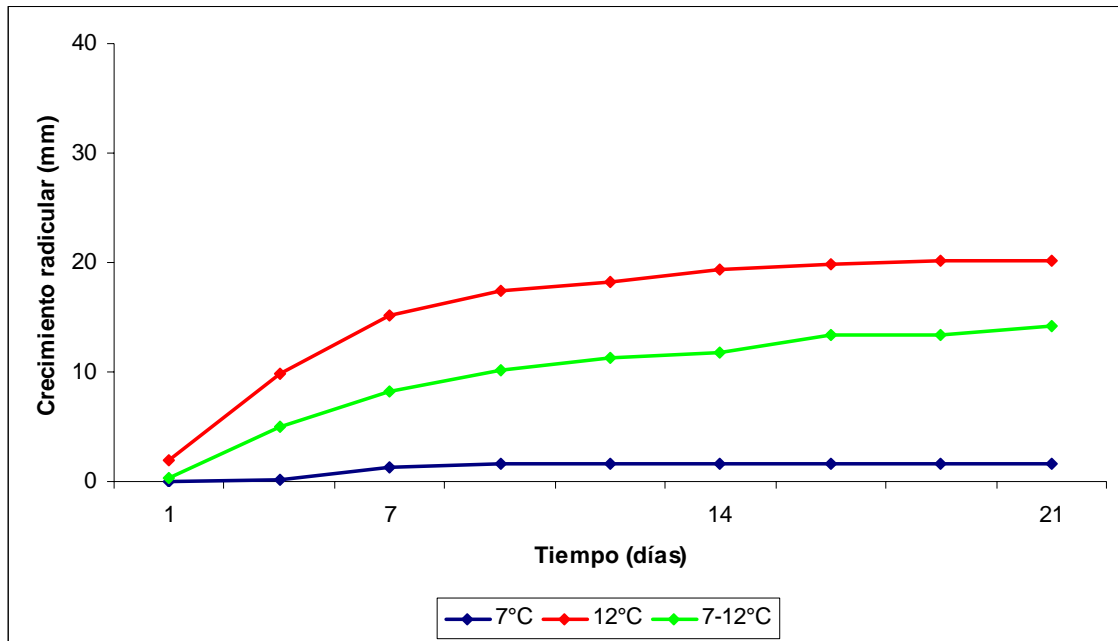


Figura 11: Cinética de crecimiento radicular de *Erodium moschatum* escarificado a distintas temperaturas.

Un fenómeno observado a 7 °C es que la curva tiende a disminuir, lo que podría deberse a algún tipo de daño producido por la exposición prolongada de la radícula a esta temperatura, razón por la cual se detendría su crecimiento, se recogerían y dañarían los tejidos, y al momento de la medición, determinarían un valor mas bajo que lo anotado en la medición anterior. En *Erodium botrys* escarificado se presenta el mismo fenómeno, pero en menor medida. Lo anterior estaría en directa relación con la temperatura.

4.2.- Gramíneas.

Es necesario recordar que las diferencias que se presentaron en la primera repetición, tanto para 7 °C como para la alternancia 7/12 °C, difieren de la segunda repetición (a las mismas temperaturas), en los días transcurridos desde la cosecha lo que, de ser posible explicar como un fenómeno de dormancia en estas gramíneas, concordaría con los resultados obtenidos para el crecimiento de la radícula de estas especies.

4.2.1.- *Hordeum murinum*.

En *Hordeum murinum* se observó que el mayor crecimiento correspondió a la mayor temperatura (12 °C), alcanzando los 81,9 mm al finalizar las mediciones (Figura 12). Lo interesante en este aspecto es el comportamiento semejante obtenido con la alternancia de temperaturas y con 7 °C.

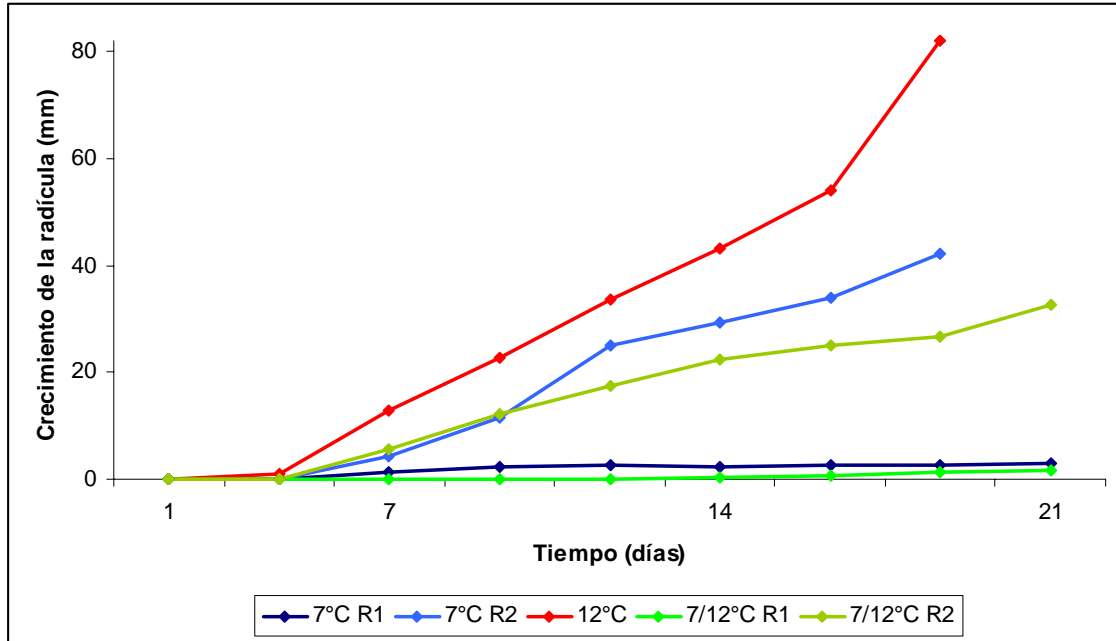


Figura 12: Cinética de crecimiento radicular de *Hordeum murinum*.

En la primera repetición, la temperatura de 7 °C y la alternancia presentaron crecimientos que no superaron los 3 mm. En cambio en la segunda repetición, ambos tratamientos térmicos presentaron mayores crecimientos radiculares, alcanzando los 42 mm a 7 °C y 32 mm para la alternancia. El mayor crecimiento coincide con los resultados obtenidos por Al-Karaki *et al.* (2007), quienes observaron que el mayor crecimiento para todos los cultivares de *Hordeum vulgare* estudiados se obtuvo a 15 °C, mientras que a 9 °C el crecimiento radicular disminuía en forma notoria. Esto ratificaría la idea de una mayor madurez de los órganos con un mayor tiempo de post cosecha.

4.2.2.- *Bromus berterioanus*.

Bromus berterioanus fue la que presentó la respuesta de crecimiento radicular más lenta y reducida, en comparación con *Hordeum murinum* y *Avena barbata*. La explicación posible para este fenómeno podría ser el pequeño tamaño comparativo observado de esta semilla, fenómeno similar al que ocurre con la semilla de *Erodium moschatum*, al ser comparada con *Erodium botrys*.

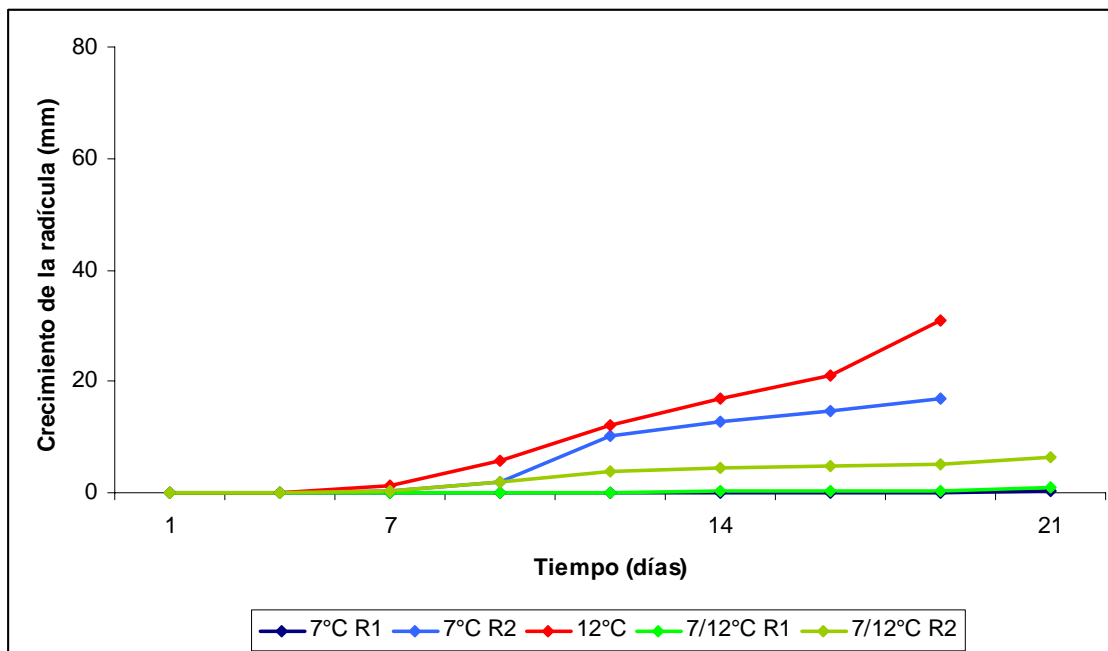


Figura 13: Cinética de crecimiento radicular de *Bromus berterioanus* a 7 °C.

El crecimiento total de *Bromus* para todas las temperaturas aplicadas no superó los 31 mm (12 °C). En cuanto a las temperaturas constantes, en la primera repetición a 7 °C se presentó un menor crecimiento (Figura 13) que en la segunda repetición, cuyas semillas tendrían mayor madurez.

4.2.3.- *Avena barbata*.

Las curvas de crecimiento de la radícula obtenidas para *Avena barbata* presentaron una diferencia notoria con las otras gramíneas, ya que la temperatura de 7 °C (segunda repetición) superó incluso el crecimiento del tratamiento a 12 °C (Figura 14). Esto podría ser explicado porque a 12 °C, la radícula generó raicillas y en algunos casos, una raíz secundaria, por otro lado, a 7 °C las radículas casi no presentaron presencia de raicillas ni generación de otras raíces, centrando su crecimiento en la elongación de la radícula, por lo que se obtuvieron menores valores en longitud.

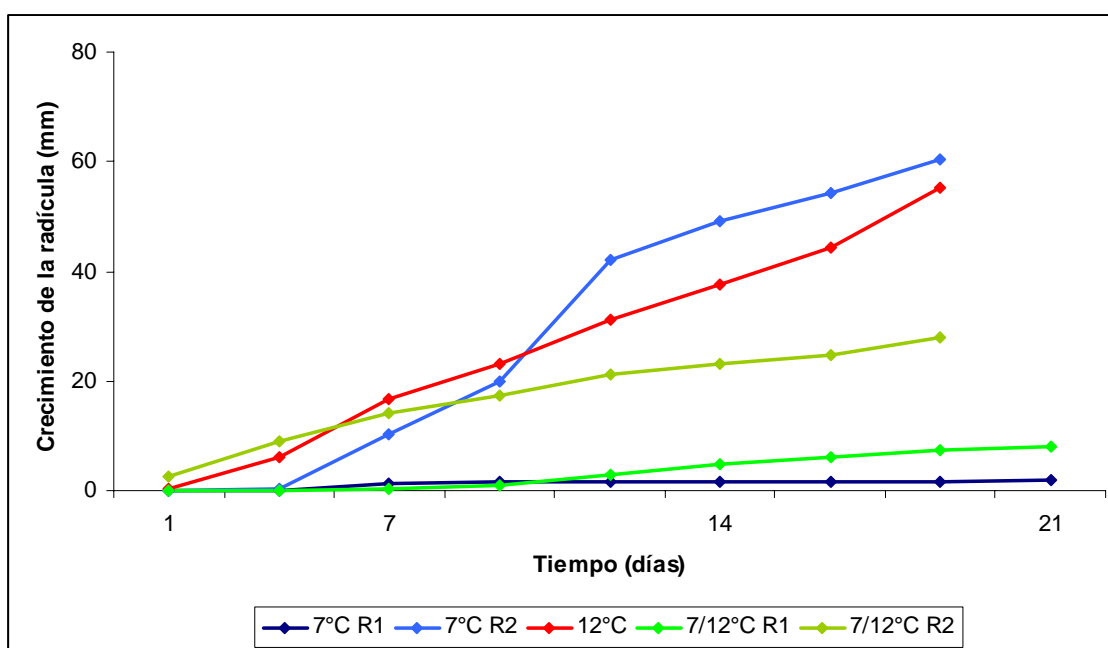


Figura 14: Cinética de crecimiento radicular de *Avena barbata* a 7 °C.

Una observación interesante en la repetición uno a 7 °C, fue la presencia de daño en la caliptra de las radículas, presumiblemente debido al frío.

CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos en este estudio permiten concluir que:

- La alternancia térmica de 7/12 °C aplicados durante la germinación, no es capaz de romper la dormancia tegumentaria presente en los *Erodium* estudiados.
- Los regímenes de temperatura utilizados no afectaron el porcentaje de germinación de las geraniáceas estudiadas. Para las gramíneas el porcentaje de germinación más alto se obtuvo con la temperatura constante de 12 °C.
- El mayor crecimiento de la radícula se obtuvo con la temperatura constante de 12 °C, tanto para gramíneas como para geraniáceas. La temperatura constante de 7 °C generó daño en la cofia de las radículas.
- La cinética de germinación está en directa relación con la temperatura aplicada, a mayor temperatura aplicada, mayor es la tasa de germinación. La alternancia de temperaturas de 7/12 °C generó una mayor tasa de germinación en relación a la temperatura constante de 7 °C en las geraniáceas estudiadas.
- La tasa de crecimiento radicular fue mayor a 12 °C en todas las especies estudiadas. La alternancia de temperaturas generó una mayor tasa de crecimiento radicular en las geraniáceas en relación a la temperatura constante de 7 °C, mientras que en las gramíneas estudiadas se observó el fenómeno contrario.

LITERATURA CITADA

- ACEITUNO, P. 1990. Anomalías climáticas en la región sudamericana durante los extremos de la oscilación austral. *Revista Geofísica (Chile)*. 32: 65-78
- AL-KARAKI, G.; AL-AJMI, A. and OTHMAN Y. 2007. Seed germination and early root growth of three barley cultivars as affected by temperature and water stress. *American-Eurasian Journal of Agriculture and Environment Science*. 2(2): 112-117.
- BALL, D.; KLEPPER, B. and RYDRYCH, D. 1995. Comparative above-ground development rates for several annual grass weeds and cereal grains. *Weed Science*. 43(3):410-416.
- BASKIN, C.C. 2003. Breaking physical dormancy in seeds – focussing on the lens. *New Phytologist*, 158(2): 229–232.
- BASKIN, J. and BASKIN C. 2004. A classification system for seed dormancy. *Seed Science Research*. 14(1):1-16.
- BASKIN, C. and BASKIN, J. 1998. Ecology of seed dormancy and germination in grasses. Pp: 30–83 in *Population Biology of Grasses*. Cambridge, U.K.: Cambridge University Press.
- BENECH-ARNOLD, R.; GHERSA, R.L.; SÁNCHEZ, R.A. y INSAUSTI, P. 1990. Temperature effects on dormancy release and germination rate in *Sorghum halepense* (L.). *Pers. Seeds: a quantitative análisis*. *Weed Research*. 30(2): 81-89.
- BENVENUTI, S. and MACCHIA, M. 1995. Effect of hypoxia on buried weed seed germination. *Weed Research*. 35(5): 343-351.
- BEWLEY, J. D.; BLACK, M. 1982. Physiology and biochemistry of seeds in relation to germination. Vol. II. Viability, dormancy and environmental control. 375p.
- BLACKSHAW, R. 1992. Soil temperature, soil moisture and seed burial depth effects on Redstem filaree (*Erodium cicutarium*) emergence. *Weed Science*. 40(2): 204-207.
- BLACKSHAW, R. y ENTZ T. 1995. Day and night temperature effects on vegetative growth of *Erodium cicutarium*. *Weed Research*. 35(6): 471-476.
- CASTELLARO, G. y SQUELLA F. 2006. Modelo simple de simulación para la estimación del crecimiento, fenología y balance hídrico de praderas anuales de clima mediterráneo. *Agricultura Técnica* 66 (3): 271-282.

- CHESSON, P.; GEBAUER, R.; SCHWINNING, S.; HUNTLY, N.; WIEGAND, K.; ERNEST, M.; SHER, A.; NOVOPLANSKY, A and WELZIN, J. 2004. Resource pulses, species interactions and Diversity maintenance in arid and semi-arid environments. *Oecologia*. 141(2): 236-253.
- CLARK, D. and WILSON, M. 2003. Post-dispersal seed fates of four prairie species. *American Journal of Botany* 90(5):730-735.
- CORBINEAU, F.; BLACK, M. and COMEA, D. 1993. Induction of thermodormancy in *Avena sativa* seeds. *Seed Science Research*. 3(2):111-117.
- FIGUEROA, J. y JAKSIC, F. 2004. Latencia y banco de semillas en plantas de la región mediterránea de Chile Central. *Revista Chilena de Historia Natural*. 77(1):201-215.
- FINCH-SAVAGE, W. E. and LEUBNER-METZGER, G. 2006. Seed dormancy and the control of germination. *New Phytologist*. 171(3): 501–523.
- FORCELLA, F.; R.L. BENECH, A.; SANCHEZ, R. and GHERSA, C.. 2000. Modeling seedling emergence. *Field Crops Research*. 67(2): 123-139.
- GUERRERO, F.P. and WILLIAMS, W.A. 1975. Influence of temperature on the growth of *Erodium botrys* and *Trifolium subterraneum*. *Crop Science* 15: 553-556.
- GRIME, J.P.; MASON, G.; CURTIS, A.V.; RODMAN, J.; BAND, S.R.; MOWFORTH, M and NEAL & S SHAW. 1981. A comparative study of germination characteristics in a local flora. *Journal of Ecology* 69: 1017-1059.
- ISTA, 1996. International rules for seed testing, 1996. *Seed Science and Technology*. 21(Supplement): 1-288.
- JAKSIC, F. 2001. Spatiotemporal variation patterns of plants and animals in San Carlos de Apoquindo, central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*. 74(2):477-502.
- JIE Q.; YUGUANG, B.; COULMAN, B. and ROMO, J.T. 2006. Using thermal time models to predict seedling emergence of orchardgrass (*Dactylis glomerata* L.) under alternating temperature regimes. *Seed Science Research*. 16(4):261-271.
- JOHNSTON, M.; OLIVARES, A.; GARCÍA DE CORTÁZAR, V. y CONTRERAS, X. 1998a. El banco de semillas del suelo y su respuesta a regímenes pluviométricos simulados. I.- Comunidad de terófitas del mediterráneo semiárido. *Avances en Producción Animal* 23(1 y 2): 45-54.
- JOHNSTON, M.; OLIVARES, A. y CONTRERAS, X. 1998b. El banco de semillas del suelo y su respuesta a regímenes pluviométricos simulados. II.- Géneros de interés forrajero. *Avances en Producción Animal* 23(1 y 2): 55-65.

JOHNSTON, M.; OLIVARES, A.; HENRÍQUEZ, C. y FERNÁNDEZ, G. 1997. Factores abióticos en la germinación de terófitas de interés forrajero. *Phyton* 60 (1/2):63-71.

JOHNSTON, M.; OLIVARES, A. y FERNÁNDEZ, G. 1992. Capacidad germinativa en especies de la pradera anual mediterránea. I. Efecto del tiempo transcurrido desde la cosecha. *Phyton* 53(2): 117-124.

JOHNSTON, M.; FERNÁNDEZ, G. y OLIVARES, A. 1989. Caracterización de la germinación de seis especies de una pradera anual mediterránea. *Phyton* 50 (1/2):109-117.

KEBREAB, E. and MURDOCH A. 1999. Modelling the effects of water stress and temperature on germination rate of *Orobanche aegyptiaca* seeds. *Seed Science Research*. 10(2):127-133.

KUCERAL, B.; COHN, M.A. and LEUBNER-METZGER, G. 2005. Plant hormone interactions during seed dormancy release and germination. *Seed Science Research* 15(4): 281-307.

LAYNEZ-GARSABALL, J.; MÉNDEZ, J. y MAYZ-FIGUEROA, J. 2007. Crecimiento de plántulas a partir de tres tamaños de semilla de dos cultivares de maíz (*Zea mays* L.), sembrados en arena y regados con tres soluciones osmóticas de sacarosa. *IDESIA*. 25(1):21-36.

LEON, R.; KNAPP, A.; OWEN M. 2004. Effect of temperature on the germination of common waterhemp (*Amaranthus tuberculatus*), giant foxtail (*Setaria faberi*), and velvetleaf (*Abutilon theophrasti*). *Weed Science*. 52(1):67-73.

LU, H.; SHEN, J.; JIN, X.; HANNAWAY, D.; DALY, C. and HALBLEIB, M. 2008. Determining optimal seedling times for tall fescue (*Festuca arundinacea*) using germination Studies and spatial climate analysis. *Agricultural and Forest Meteorology*. 148(6-7):931-941.

NONOGAKI, H.; BASSEL, G.W. and BEWLEY, J.D. 2010. Germination – still a mystery. *Plant Science*. Article in press.

OLIVARES, A. 2006. Pastizales y producción animal en zonas áridas de Chile. *Sécheresse* 17(1): 257-64.

OLIVARES, A.; JOHNSTON, M. y RAMÍREZ, R. 1999. Umbrales de temperatura y humedad en la germinación de tres especies de la pradera anual de clima mediterráneo. *Agro-Ciencia*. 15(1): 19-26.

OLIVARES, A.; JOHNSTON, M. y CONTRERAS, X. 1998. Régimen pluviométrico del secano interior de la Región Metropolitana. *Avances en Producción Animal*. 23(1-2): 35-43.

OLIVARES, A.; JOHNSTON, M. y BECK, C. 1997. Emergencia de especies de pradera anual del tipo mediterráneo en relación con la humedad del suelo. *Avances en Producción Animal*. 22(1-2): 23-29.

OLIVARES, A.; JOHNSTON, M. y FERNÁNDEZ, G. 1990. Efecto de la temperatura en la germinación de siete especies de la pradera anual mediterránea y caracterización de su emergencia. *Simiente*. 60(2): 123-131.

OTEGUI, M.; PEREZ, M. y MAIA, M. 2005. Efecto de la temperatura y la luz en la germinación de semillas de *Paspalum guenoarum*. *Revista Brasileira de Sementes* 27(1): 190-194.

PIÑA, L. 2008. Efecto del microrelieve y la influencia de *Acacia caven* (Mol.)Mol. en el crecimiento y desarrollo de la pradera anual de clima mediterráneo. Tesis Ing. Agr. Universidad de Chile. Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales. 43 p.

RAMÍREZ, R. A. 1992. Efecto de la temperatura y la humedad mínimas en la germinación de tres especies de la pradera anual mediterránea. Tesis Ing. Agr. Universidad de Chile. Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales. 68 p.

RUÍZ, M. de los A.; COVAS, G.F. y BABINEC, F.J. 1997. Dormición de la semilla de tres especies de *Bromus*. *RIA (Revista de Investigaciones Agropecuarias)*. 28(1): 37-46.

SATO, K.; MATSUMOTO, T.; OOE, N. and TAKEDA K. 2009. Genetic analysis of seed dormancy QTL in barley. *Breeding Science* 59(5): 645-650.

SHEN, J.B.; XU, L.Y.; JIN, X.Q.; CHEN, J.H. and LU, H.F. 2008. Effect of temperature regime on germination of seed of perennial ryegrass (*Lolium perenne*). *Grass and Forage Science*, 63(2): 249-256.

STECKEL, L.; SPRAGUEB, C.; STOLLERC, E. and WAXC, M. 2004. Temperature effects on germination of nine *Amaranthus* species. *Weed Science* 52(2):217-221.

TAKEDA, K. y HORI, K. 2007 Geographical differentiation and diallel analysis of seed dormancy in barley. *Euphytica* 153(1-2): 249–256.

TORRES, Y.A.; LONG M.A.; ZALBA, S.M. 2008. Reproducción de *Pavonia cymbalaria*, una especie nativa con potencial ornamental. *Revista Internacional de Botánica Experimental*. *Phyton* 77:151-160.

TRUDGILL, D.; HONEK, A. and VAN STRAALLEN, N. 2005. Thermal time – concepts and utility. *Annals of Applied Biology* 146(1): 1-14.

VAN ASSCHE, J. A.; DEBUCQUOY, K. L. and ROMMENS, W.A. 2003. Seasonal cycles in the germination capacity of buried seeds of some Leguminosae (*Fabaceae*). *New Phytologist* 158(2): 315-323.

VANDELOOK; F. and VAN ASSCHE J. 2008. Temperature requirements for seed germination and seedling development determine timing of seedling emergence of three monocotyledonous temperate forest spring geophytes. *Annals of Botany* 102(5): 865-875.

VEGIS, A. 1964. Dormancy in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*. 15(1): 185-215.

ANEXO I

Cuadro A: Promedio, coeficiente de variación y desviación estándar del porcentaje de germinación de las gramíneas *Hordeum murinum*, *Bromus berteroanus* y *Avena barbata*.

| Item | Promedio (%) | Coeficiente de Variación (%) | Desviación estándar (%) |
|---------------------------------|---------------------|-------------------------------------|--------------------------------|
| <i>Hordeum murinum</i> | 81,3 | 41,94 | 34,11 |
| <i>Bromus berteroanus</i> | 75 | 49,73 | 37,30 |
| <i>Avena barbata</i> | 84 | 37,72 | 31,69 |
| 7 °C | 74 | 52,60 | 39,10 |
| 12 °C | 99 | 2,55 | 2,54 |
| 7/12 °C | 66,7 | 57,40 | 38,27 |
| <i>H. murinum</i> a 7 °C | 89 | 22,13 | 19,69 |
| <i>B. berteroanus</i> a 7 °C | 64 | 70,34 | 45,02 |
| <i>A. barbata</i> a 7 °C | 70 | 65,98 | 46,19 |
| <i>H. murinum</i> a 12 °C | 100 | 0,00 | 0,00 |
| <i>B. berteroanus</i> a 12 °C | 98 | 4,30 | 4,22 |
| <i>A. barbata</i> a 12 °C | 100 | 0,00 | 0,00 |
| <i>H. murinum</i> a 7/12 °C | 55 | 84,09 | 46,25 |
| <i>B. berteroanus</i> a 7/12 °C | 63 | 62,63 | 39,45 |
| <i>A. barbata</i> a 7/12 °C | 82 | 29,76 | 24,40 |