

UCH-FC  
B. Ambiental  
C114  
C.1



UNIVERSIDAD DE CHILE FACULTAD DE CIENCIAS ESCUELA DE PREGRADO

**“SIMULANDO EL EFECTO DEL CAMBIO CLIMÁTICO SOBRE LA  
FENOLOGÍA DE LA AÑAÑUCA DE CORDILLERA  
*RHODOPHIALA RHODOLIRION* (BAKER) TRAUB.  
(AMARYLLIDACEAE)”**

Seminario de Título entregado a la Universidad de Chile en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título de Bióloga Ambiental

JOSEFINA LILIANA CABEZAS ALVAREZ

Dra. Mary Kalin  
Directora del Seminario de Título

Dra. Paola Jara-Arancio  
Co-Directora del Seminario de Título

Diciembre de 2012  
Santiago – Chile



## INFORME DE APROBACIÓN SEMINARIO DE TÍTULO

Se informa a la Escuela de Pregrado de la Facultad de Ciencias, de la Universidad de Chile que el Seminario de Título, presentado por la Srta. Josefina Cabezas.

### **“Simulando el efecto del cambio climático sobre la fenología de la Añañuca de Cordillera *Rhodophiala rhodolirion* (Baker) Traub. (Amaryllidaceae)”**

Ha sido aprobado por la Comisión de Evaluación, en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título de Bióloga Ambiental

*Dra. Mary Kalin*  
**Directora Seminario de Título**

*Dra. Paola Jara-Arancio*  
**Co-Directora Seminario de Título**

*[Handwritten signature]*  
*[Handwritten signature]*  


### **Comisión de Evaluación**

*Dra. Alejandra González*  
**Presidente Comisión**

*Dr. Ramiro Bustamante*  
**Evaluador**

*[Handwritten signature]*  
*[Handwritten signature]*

Santiago de Chile, diciembre de 2012

## BIOGRAFÍA



Josefina nació en Santiago el 13 de agosto. Realizó sus estudios secundarios en el colegio San Esteban Diácono, y sus estudios superiores en la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile, graduándose en el año 2010 de Licenciada en Ciencias Ambientales con mención en Biología. Actualmente cursa sus estudios de postgrado en la misma Universidad.

## AGRADECIMIENTOS



En primer lugar, agradezco a mi familia por apoyarme y acompañarme durante todos mis estudios. Agradezco también a los profesores que me han enseñado durante toda mi educación, especialmente al Dr. Elie Poulin por recibirme en su laboratorio cuando apenas cursaba tercer año de mi carrera, por enseñarme y confiar en mi. Y sobre todo a mi profesora tutora Dra. Mary Kalin, porque me ha enseñado la importancia de la rigurosidad en el trabajo científico, y porque más que entregar su conocimiento, es capaz también de traspasar a sus alumnos su pasión por la investigación.

A la Dra. Paola Jara-Arancio le agradezco profundamente por aconsejarme, apoyarme, corregir incansablemente esta tesis, y guiarme durante la escritura de ella. A Ana María Humaña, Alberto Jiménez y Benjamín Castro por todos los momentos felices compartidos en Farellones, y también a todos mis amigos y ayudantes de terreno: Diego Pacheco, Belén Fuentes, Stephanie Fischer, Cristián Hurtado, Constanza Pinochet, Claudia Scognamillo y Mauricio Bosshard. Le agradezco también al Dr. David Véliz y a Claudio Quezada por ayudarme con los análisis estadísticos, y finalmente a todos los miembros del Laboratorio de Sistemática y Ecología Vegetal por su cariño y amabilidad: Elizabeth Arancibia, Pablo Guerrero, Paula Vidal, Don Juan Valencia, Marcela Valenzuela y Romina Villagra.

Esta tesis fue financiada por el Proyecto FONDECYT 1085013, PBF-23 e ICM-P05-002.

## INDICE DE CONTENIDOS



Biografía.....	ii
Agradecimientos.....	iii
Indice de contenidos.....	iv
Indice de tablas.....	vi
Indice de figuras.....	ix
Resumen.....	xiii
Abstract.....	xv
Introducción.....	1
Proyecciones del cambio climático en Chile.....	3
Efectos del cambio climático en los organismos.....	5
Simulación del cambio climático.....	7
Objetivo general.....	10
Objetivos específicos.....	10
Hipótesis.....	11
Metodología.....	12
Sitio de estudio.....	12
Especie de estudio.....	13
Diseño experimental.....	14
Tratamiento 1.....	15
Tratamiento 2.....	16
Registro de la temperatura.....	16
Aspectos fenológicos monitoreados.....	17
OTCs 2012 (Análisis segunda temporada).....	20

Control 2012 (Análisis segunda temporada).....	20
Análisis estadísticos .....	21
Resultados .....	22
Temperatura y humedad primera temporada .....	22
Temperatura y humedad segunda temporada.....	28
Comparación temporadas .....	34
Aspectos fenológicos.....	36
Senescencia foliar.....	39
Crecimiento del pedúnculo.....	40
Fenología floral .....	43
Longevidad floral.....	46
Fructificación.....	48
Discusión.....	52
Conclusión.....	59
Bibliografía .....	60

## INDICE DE TABLAS

Tabla 1. Número de estructuras florales para cada tratamiento.....	19
Tabla 2. Valores de temperatura promedio (°C) bajo condiciones control y al interior de las cámaras (OTCs), y valores de $p$ para cada comparación, con sus respectivos test, en la primera temporada (desde el 14 de Noviembre de 2010 al 23 de Febrero de 2011) (SE = error estándar, $\Delta$ = diferencia, $W$ = estadístico del test Wilcoxon-Mann-Whitney, $t$ = estadístico del test t-Student y $Df$ = grados de libertad) .....	23
Tabla 3. Promedio de humedad relativa (%) bajo condiciones control y al interior de las cámaras (OTCs) y valores de $p$ para cada comparación, con sus respectivos test, en la primera temporada (desde el 14 de Noviembre de 2010 al 23 de Febrero de 2011) (SE = error estándar, $\Delta$ = diferencia, $W$ = estadístico del test Wilcoxon-Mann-Whitney, $t$ = estadístico del test t-Student y $Df$ = grados de libertad) .....	26
Tabla 4. Valores de temperatura promedio (°C) bajo condiciones control y al interior de las cámaras (OTCs), y valores de $p$ para cada comparación, con sus respectivos test, en la segunda temporada (desde el 28 de Noviembre de 2011 al 14 de Febrero de 2012) (SE = error estándar, $\Delta$ = diferencia, $W$ = estadístico del test Wilcoxon-Mann-Whitney, $t$ = estadístico del test t-Student y $Df$ = grados de libertad) .....	29
Tabla 5. Promedio de humedad relativa (%) bajo condiciones control y al interior de las cámaras (OTCs), y valores de $p$ para cada comparación, con sus respectivos test,	

en la segunda temporada (desde el 28 de Noviembre de 2011 al 14 de Febrero de 2012) (SE = error estándar, $\Delta$ = diferencia, W = estadístico del test Wilcoxon-Mann-Whitney, t = estadístico del test t-Student y Df = grados de libertad) .....	32
Tabla 6. Promedios de temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ) y humedad relativa (%) para ambos tratamientos registrados en la primera y segunda temporada, para los mismos días (desde el 28 de noviembre al 14 de febrero de ambas temporadas) (SE = error estándar, $\Delta$ = diferencia, W = estadístico del test Wilcoxon-Mann-Whitney) .....	35
Tabla 7. Porcentaje de las variables a nivel de flores y pedúnculos para cada tratamiento y valores de significancia para las comparaciones. (Z = estadístico del test de Z) .....	38
Tabla 8. Valor de $p$ de acuerdo al ANOVA de medidas repetidas para cada comparación. (F = estadístico del test de ANOVA y Df = grados de libertad).....	39
Tabla 9. Valor de $p$ de acuerdo al ANOVA de medidas repetidas para cada comparación de las fechas de aparición del pedúnculo (F = estadístico del test ANOVA y Df = grados de libertad) .....	41
Tabla 10. Tasas de crecimiento del pedúnculo promedio para los dos tratamientos, y valor de $p$ para la comparación mediante el test de Wilcoxon-Mann-Whitney ....	42
Tabla 11. Valor de $p$ de acuerdo al ANOVA de medidas repetidas para cada comparación (F = estadístico del test ANOVA y Df = grados de libertad).....	44

Tabla 12. Temperatura promedio (°C) en fechas de floración, y valor del estadístico W y p para la comparación mediante el test de Wilcoxon – Mann – Withney .....	45
Tabla 13. Longevidad promedio en cada tratamiento, y valor de p para la comparación de la longevidad floral. (W = estadístico del test de Wilcoxon–Mann–Whitney) ...	47
Tabla 14. Número de semillas normales y abortos encontrados al interior y exterior de las cámaras, considerando todas las flores polinizadas.....	50
Tabla 15. Número de semillas normales y abortos encontrados al interior y exterior de las cámaras, por flor polinizada y fructificada.....	50

## INDICE DE FIGURAS

- Figura 1. Cambios en la temperatura superficial (línea negra) a nivel mundial (A) y sudamericano (B), comparado con simulaciones que utilizan forzamientos naturales (azul) y otros con forzamientos naturales/antropógenos (rosado). (Tomado de IPCC 2007)..... 1
- Figura 2. Representación esquemática de los escenarios SRES (tomado de <http://www.lenntech.com/greenhouse-effect/IPCC-scenarios.htm>)..... 3
- Figura 3. Diferencia futuro – presente en la temperatura para distintos periodos del año en Chile bajo escenario A2 (DEF = Diciembre, Enero y Febrero; MAM = Marzo, Abril y Mayo; JJA = Junio, Julio y Agosto; SON = Septiembre, Octubre y Noviembre) (Tomado de CONAMA 2006)..... 4
- Figura 4. Diferencias futuro – presente de la precipitación para cada estación del año. (DEF = Diciembre, Enero y Febrero; MAM = Marzo, Abril y Mayo; JJA = Junio, Julio y Agosto; SON = Septiembre, Octubre y Noviembre) (Tomado de CONAMA 2006) ..... 5
- Figura 5. Consecuencias ecológicas del efecto del cambio climático en los procesos fenológicos a nivel vegetal y animal (modificado de Peñuelas & Filella 2001) ..... 7
- Figura 6. Imagen de OTCs instalados (imagen tomada por Dra. Mary Kalin) ..... 8

.Figura 7. A. <i>Rhodophiala rhodolirion</i> en la zona andina de Chile central (imagen tomada por Dra. Mary Kalin). B. Abeja <i>Megachile saulcyi</i> posada en la flor (imagen tomada por Benjamín Castro).....	14
Figura 8. OTC, vista de una placa (A) y vista superior (B) .....	16
Figura 9. Al interior de un OTC se observa un Hobo sombreado.....	17
Figura 10. Comparación de la temperatura en el tiempo para condiciones control y al interior de las cámaras, en la primera temporada (14 de Noviembre de 2010 – 23 de Febrero de 2011). A: promedios diarios, B: mínimos diarios, C: máximos diarios, D: temperatura durante el día y E: temperatura durante la noche.....	24
Figura 11. Comparación de la humedad relativa en el tiempo para condiciones control y al interior de las cámaras, en la primera temporada (14 de Noviembre de 2010 – 23 de Febrero de 2011). A: promedios diarios, B: mínimos diarios, C: máximos diarios, D: temperatura durante el día y E: temperatura durante la noche.....	27
Figura 12. Comparación de la temperatura en el tiempo para condiciones control y al interior de las cámaras, en la segunda temporada (28 de Noviembre de 2011 – 14 de Febrero de 2012). A: promedios diarios, B: mínimos diarios, C: máximos diarios, D: temperatura durante el día y E: temperatura durante la noche.....	30
Figura 13. Comparación de la humedad relativa en el tiempo para condiciones control y al interior de las cámaras, en la segunda temporada (28 de Noviembre de 2011 –	

14 de Febrero de 2012). A: promedios diarios, B: mínimos diarios, C: máximos diarios, D: temperatura durante el día y E: temperatura durante la noche.....	33
Figura 14. Variación de la temperatura (línea azul y rosada, eje izquierdo) y humedad relativa (línea amarilla y verde, eje derecho) en el tiempo para la primera (verano 2010 – 2011) y segunda (2012) temporada, para el interior de las cámaras.....	36
Figura 15. Porcentaje de estructuras florales para cada tratamiento .....	37
Figura 16. Porcentaje de individuos con todas sus hojas muertas para cada tratamiento .....	40
Figura 17. Tasa de crecimiento del pedúnculo por tratamiento.....	43
Figura 18. Fenología floral por tratamiento .....	44
Figura 19. Distribución de las temperaturas promedio entre fechas de apertura y cierre de la flor para los dos tratamientos .....	46
Figura 20. Longevidad floral para los tres tratamientos.....	47
Figura 21. Imagen de las semillas encontradas en un fruto proveniente de una planta no sometidas a calor (A) y sometidas a un aumento de temperatura ambiente (B). Las semillas pequeñas y/o blancas se consideran abortos, las grandes y negras se consideran semillas normales.....	49

Figura 22. Número de semillas totales, normales y abortadas por flor polinizada para ambos tratamientos. Se muestra los casos en que las diferencias fueron significativas entre tratamientos (a-b) ..... 51

Figura 23. Modelo que muestra los efectos que produjo el aumento de la temperatura sobre los rasgos estudiados, y sus efectos biológicos y a largo plazo ..... 53

## RESUMEN

Los efectos más importantes del cambio climático en las plantas, son aquellos que tienen que ver con la alteración de la fenología de ellas, lo cual puede conllevar desde efectos poblacionales a desajustes ecológicos. En muchos países, estos efectos se han mostrado mediante observaciones de largo plazo, sin embargo en el caso de no existir esta información, comúnmente se ha recurrido al uso de herramientas que simulen los efectos del cambio climático. Una de ellas son los OTCs o cámaras que generan un aumento de calor mediante la disminución de pérdida de calor por convección.

En el caso de Chile no existen estudios observacionales del efecto del cambio climático sobre la fenología de la flora. Por esto, en este estudio, se simuló un aumento de temperatura esperado con el cambio climático, y se registraron los efectos sobre varios rasgos fenológicos, y sobre la fructificación de la geófito chilena *Rhodophiala rhodolirion* que habita en la zona cordillerana de Chile central.

Se observó un adelantamiento de 2,4 días de la senescencia foliar y de 3,2 días para el crecimiento del pedúnculo, el cual además se aceleró en 0,3 cm/días. El periodo de floración se adelantó en 5 días, mientras que la longevidad floral disminuyó en 1,2 días. En cuanto a la fructificación, se observó una disminución de un 37,4%.

Los efectos mostrados en este estudio, en conjunto, pueden generar un círculo vicioso de consecuencias negativas sobre la especie estudiada, ya que la alteración de la temporada de crecimiento y de los procesos reproductivos pueden generar una

menor capacidad fotosintética (menos recursos), una asincronía con los polinizadores y una disminución del tiempo en que la flor está disponible para ser polinizada, lo que a su vez conlleva a una disminución del reclutamiento y finalmente a la disminución del tamaño poblacional.

Los resultados de este estudio corresponden a los primeros avances en Chile que muestran los posibles impactos del cambio climático a futuro sobre la cadena de procesos reproductivos, por lo que representan una información valiosa para el manejo a futuro del patrimonio natural.

## ABSTRACT

The most important effects of climate change on plants, are those having to do with altering the phenology of them, which may result from population effects to ecological imbalances. In many countries, climate change effects on plants have been shown by long-term observations, however in the absence of this information is commonly resorted to the use of tools that simulate the effects of climate change. One of these tools are the OTCs or chambers that simulate a temperature rise by reducing heat loss by convection.

In the case of Chile there are no observational studies of the effect of climate change on the phenology of plants. Therefore, in this study, we simulated an expected temperature increase with climate change, and recorded the effects on several phenological traits and on the fructification, of the Chilean geophyte *Rhodophiala rhodolirion* that inhabits in the Andes of central Chile.

There was an advancement of 2.4 days of leaf senescence and 3.2 days for the growth of the peduncle, which also accelerated to 0.3 cm/day. The flowering period was advanced in 5 days, while floral longevity decreased by 1.2 days. Regarding the fructification, there was a decrease of 37.4%.

The effects shown in this study, together, can generate a vicious cycle of negative effects on the species tested, because the alteration of the growing season and of reproductive processes, can generate a lower photosynthetic capacity (less resources), an asynchrony with pollinators and a decreased time that the flower is available to be

pollinated, which in turn leads to decreased recruitment and ultimately, to population size decreased.

The results of this study are the first steps in Chile showing the potential impacts of future climate change on the chain of reproductive processes, and therefore represent valuable information for future management of the natural heritage.

## INTRODUCCION

Durante la última década han surgido numerosas investigaciones que buscan mostrar los efectos que ha producido el cambio climático sobre los organismos, así como predecir sus consecuencias a largo plazo (Bradley y col 1999, Roetzer y col 2000, Peñuelas y col 2002, Parmesan & Yohe 2003, Menzel y col 2006, Dunnell & Travers 2011). Se entiende por cambio climático como la alteración de la variabilidad natural del clima, que es atribuida directa o indirectamente a actividades humanas que modifican la composición de la atmósfera mundial (IPCC 1995). Se ha estimado que entre 1906 y 2005 la temperatura promedio de la superficie terrestre se incrementó en 0,74 °C (IPCC 2007) cambio que se registra en toda la superficie terrestre, acentuándose en las latitudes más septentrionales. La principal causa de este calentamiento, sería el aumento de los gases invernadero de origen antropogénico cuya emisión ha crecido en un 70% entre 1970 y 2004 (Fig. 1).

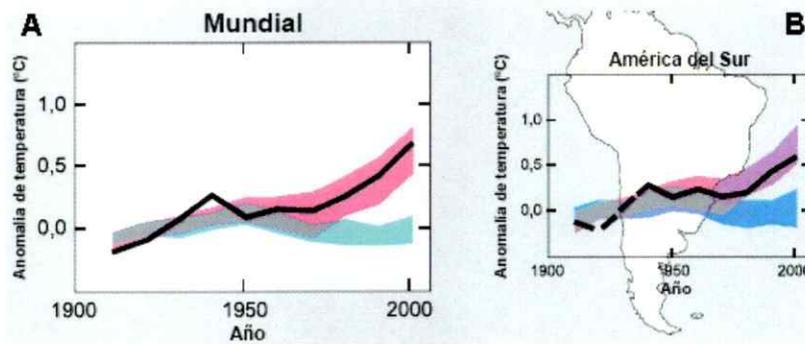


Figura 1. Cambios en la temperatura superficial (línea negra) a nivel mundial (A) y sudamericano (B), comparado con simulaciones que utilizan forzamientos naturales (azul) y otros con forzamientos naturales/antropógenos (rosado). (Tomado de IPCC 2007).

Este incremento en las temperaturas ha provocado un aumento en el nivel de los océanos debido a los deshielos, la disminución de los glaciares y cubierta de nieve y a una serie de anomalías en las condiciones climáticas de distintas regiones del planeta. Dentro de las principales anomalías se considera: (a) el aumento notable en las precipitaciones al oriente de América y en la parte septentrional de Europa y Asia, (b) escasez de precipitaciones en el Mediterráneo, sur de África y sur de Asia, (c) disminución de la frecuencia de días/noches frías y de la escarcha en las zonas terrestres y (d) el aumentado de días/noches cálidos (IPCC 2007).

El Panel Intergubernamental de Expertos del Cambio Climático (IPCC) ha estimado proyecciones a nivel mundial que indican un calentamiento de 0,2 °C para los próximos dos decenios. Para los años posteriores se han descrito, en los Informes Especiales sobre Escenarios de Emisiones (SRES), cuatro escenarios distintos de cambio climático que se diferencian en el crecimiento poblacional y económico: (a) A1, presupone un crecimiento económico mundial muy rápido con un máximo poblacional hacia mediados de siglo, y una rápida introducción de tecnologías nuevas más eficientes, (b) B1, describe un mundo convergente, con la misma población mundial que A1, pero con una evolución más rápida de las estructuras económicas hacia una economía de servicios y de información, (c) B2, describe un planeta con una población intermedia y un crecimiento económico intermedio, más orientada a las soluciones locales con la finalidad de alcanzar la sostenibilidad económica, social y medioambiental y (d) A2, describe un mundo muy heterogéneo con crecimiento de población fuerte, desarrollo económico y tecnológico lento (IPCC 2007) (Fig. 2).

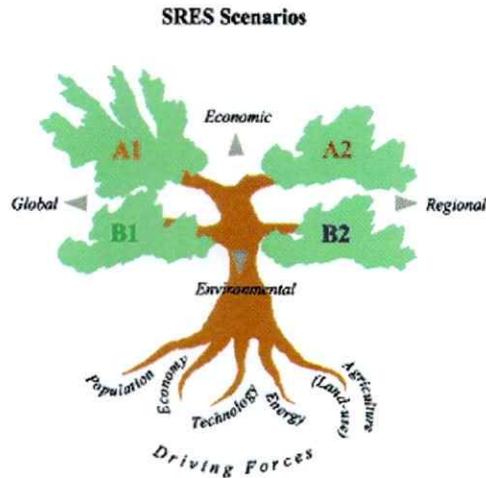


Figura 2. Representación esquemática de los escenarios SRES (tomado de <http://www.lenntech.com/greenhouse-effect/IPCC-scenarios.htm>).

### *Proyecciones del cambio climático en Chile*

En Chile los principales efectos observables del aumento de la temperatura y de la disminución de las precipitaciones, son el retroceso y adelgazamiento de los glaciares (Marquet y col 2009), y actualmente la Comisión Nacional del Medio Ambiente (CONAMA) ha publicado dos proyecciones ambientales para el periodo 2071 – 2100, basadas en el escenario B2 (moderado) y A2 (severo). Al observar sólo el escenario más severo (A2), donde las condiciones climáticas serían más extremas, se predice que la temperatura variaría en todas las regiones entre 2 y 4 °C en relación a la media actual, siendo más acentuado hacia las regiones andinas y la vertiente oriental de los Andes, disminuyendo de norte a sur. El calentamiento será mayor en verano, llegando a aumentar más de 5 °C en algunos sectores altos de la Cordillera de los Andes (Fig.

3) (CONAMA 2006). En cuanto a las precipitaciones, se predice un cambio contrastado por las cumbres andinas, donde existirá un aumento de las lluvias en la ladera oriental (Argentina) y una disminución en la ladera occidental (Chile). En particular, sobre ciertos sectores de la zona centro-sur de Chile las precipitaciones se reducirán a la mitad o hasta un cuarto del valor actual, mientras que al otro lado de la cordillera duplican su valor actual (Fig. 4) (CONAMA 2006).

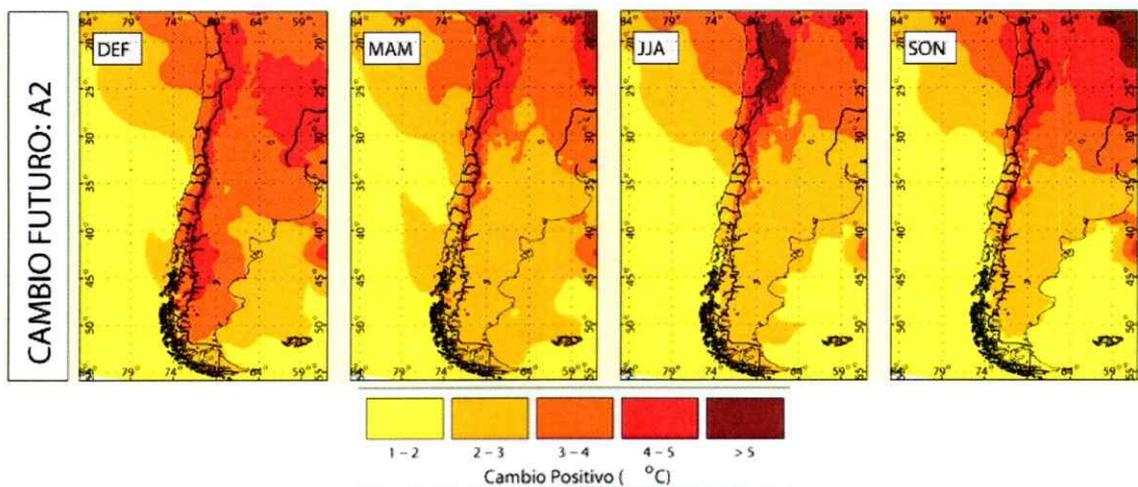


Figura 3. Diferencia futuro – presente en la temperatura para distintos periodos del año en Chile bajo escenario A2. (DEF = Diciembre, Enero y Febrero; MAM = Marzo, Abril y Mayo; JJA = Junio, Julio y Agosto; SON = Septiembre, Octubre y Noviembre) (Tomado de CONAMA 2006).

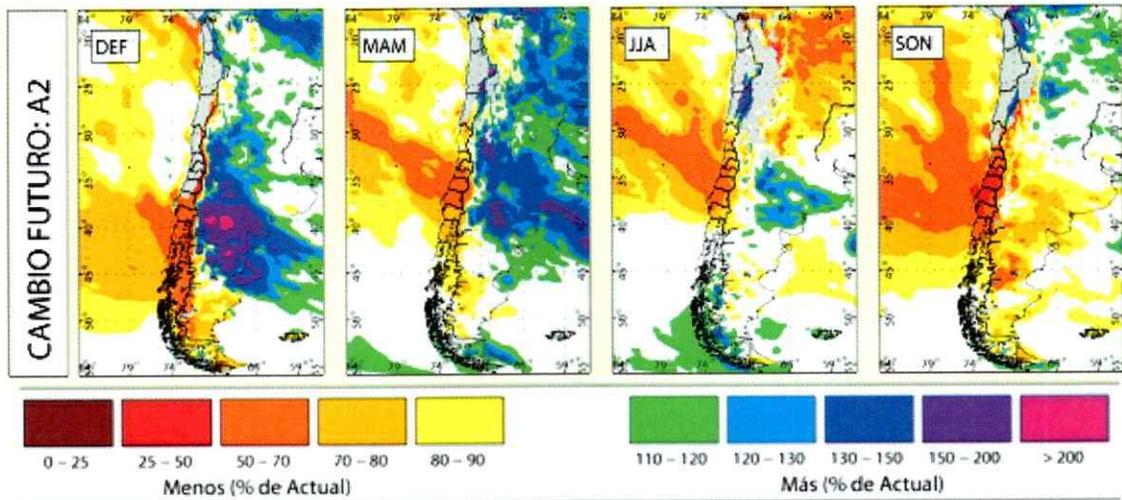


Figura 4. Diferencias futuro – presente de la precipitación para cada estación del año. (DEF = Diciembre, Enero y Febrero; MAM = Marzo, Abril y Mayo; JJA = Junio, Julio y Agosto; SON = Septiembre, Octubre y Noviembre) (Tomado de CONAMA 2006).

#### *Efectos del cambio climático en los organismos*

El cambio climático no sólo influye en el entorno físico, también afecta a los seres vivos que habitan en él. En los sistemas terrestres, se ha observado modificaciones en los rangos de distribución de la flora y fauna, con desplazamientos hacia una mayor altitud y latitud (Parmesan y col 1999, Hickling y col 2006, Foden y col 2007, Lenoir y col 2008, Thomas 2010). Siendo la tasa promedio de desplazamiento para las especies vegetales por década de 11,0 m y 16,9 Km hacia mayores alturas y latitudes respectivamente (Chen y col 2011).

Se considera a las modificaciones a nivel fenológico, como los mejores indicadores de la variación del clima (Bradley y col 1999, Fitter & Fitter 2002, Menzel y col 2006, Dunnell & Travers 2011), independientemente de que el cambio climático esté afectando a los organismos vivos desde niveles genéticos (Bradshaw & Holzapfel 2006) hasta ecosistémicos (Peñuelas & Filella 2001). En especies vegetales, los cambios fenológicos que se producen son principalmente en las etapas de desarrollo foliar, floración y fructificación, siendo la medida más relevante la fecha de la primera floración (Hulme 2010). Desde luego, el aumento de la temperatura también afecta a los tejidos reproductivos de los individuos, generando una asincronía en el desarrollo de las partes femeninas y masculinas de la flor, una disminución en el periodo de receptividad de los estigmas y modificaciones en el desarrollo de los procesos reproductivos que se efectúan en momentos que la planta no ha acumulado suficientes recursos (Zinn y col 2010). Si bien lo anterior podría conllevar a una menor fructificación en las plantas, este aspecto no está mayormente estudiado. Lo mismo sucede con la longevidad floral, que podría verse influenciada por el calor, dado que éste acelera el desarrollo del estigma y de los óvulos, acortando la duración en que estos están receptivos para el polen (Hedhly y col 2008).

Los cambios en la fenología de las especies vegetales, combinadas con los efectos producidos en los animales, conllevan a una serie de alteraciones en la sincronización entre los sistemas tróficos y la capacidad competitiva de las especies, lo cual, repercute en profundos e impredecibles impactos a nivel ecosistémico (Yang & Rudolf 2007). En la Figura 5 se muestra un modelo de las consecuencias ecológicas del calentamiento sobre la fenología de plantas y animales.

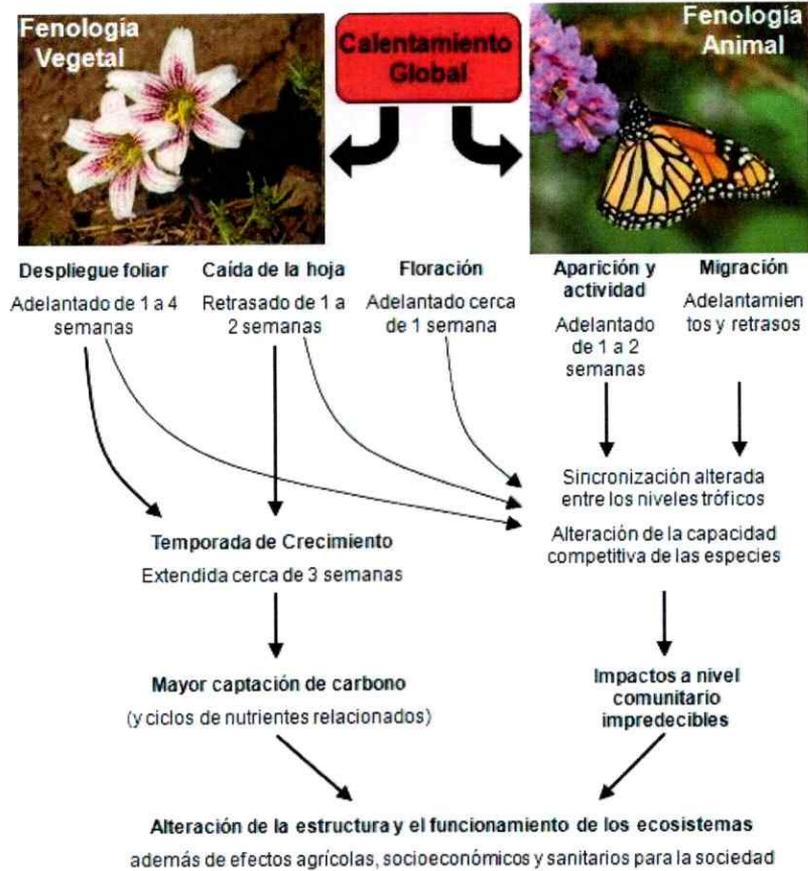


Figura 5. Consecuencias ecológicas del efecto del cambio climático en los procesos fenológicos a nivel vegetal y animal (modificado de Peñuelas & Filella 2001).

### *Simulación del cambio climático*

Debido a que los efectos del cambio climático son difíciles de evaluar por el trabajo a largo plazo que conlleva, se han generado herramientas que permiten, de manera experimental, simular los aumentos de temperatura esperados con el cambio climático, siendo así posible predecir las modificaciones fenológicas y cuantificar la

magnitud del cambio. Una de estas herramientas, diseñada originalmente para el Experimento Internacional de la Tundra (ITEX, por sus siglas en inglés) es el uso de Open Top Chambers (OTCs) que son cámaras plásticas que generan un aumento de temperatura en su interior, principalmente por disminución de la pérdida de calor por convección (Fig. 6).



Figura 6. Imagen de OTCs instalados (imagen tomada por Dra. Mary Kalin).

Actualmente, la flora de montaña, está particularmente amenazada y se predicen posibles extinciones por efecto de los aumentos en la temperatura, pues el calentamiento global generaría la migración de las comunidades hacia las alturas, provocando que las especies que habitan las cimas desaparezcan (Grabherr y col 1994). Por su parte, la Cordillera de los Andes es un lugar que alberga una alta biodiversidad, y que tiene gran representatividad de la flora de la región (Arroyo y col 2002). Por ejemplo, en el Santuario de la Naturaleza Yerba Loca se ha datado que hay 500 taxa de flora vascular nativa, de las cuales el 35% son endémicas a Chile

continental, el 22% son endémicas a la zona mediterránea y representan el 39% de la flora de la Región Metropolitana. Aunque, es una zona de gran importancia por sus niveles de endemismo, no existen estudios en plantas sobre los procesos fenológicos a largo plazo que evalúen el efecto del cambio climático, por lo cual es imposible hacer comparaciones a gran escala para determinar si han ocurrido modificaciones, y si estas se correlacionan con el cambio climático mundial. Debido a esta falta de información, en esta tesis se realizarán estudios experimentales, que permitirán dar luces de los posibles efectos del cambio climático en la flora andina chilena. Se tomará como modelo de estudio la especie *Rhodophiala rhodolirion* (Baker) Traub. que habita la zona andina de Chile central, la cual será expuesta a un aumento de temperatura en OTCs y se evaluarán las modificaciones de los procesos fenológicos y otros aspectos clave del proceso reproductivo.

Esta especie es una geófito, la cual se caracteriza por permanecer el mayor tiempo bajo tierra. Esto ocurre mediante un brote vegetativo en forma de órgano de almacenamiento subterráneo. En la mayoría de las geófitas, el ciclo de vida incluye un período de latencia que puede durar desde unas semanas, hasta la mayor parte del año (Raunkiaer 1934), en el caso de *R. rhodolirion*, las hojas y flores están a la vista en cerca de 4 meses, mientras que el resto del año la planta se encuentra en forma de un bulbo, bajo tierra.

### *Objetivo general*

Determinar si existen modificaciones en la fenología y fructificación en *Rhodophiala rhodolirion*, especie que habita la zona andina de Chile central, producto del aumento de la temperatura ambiente.

### *Objetivos específicos*

- i) Determinar el aumento de la temperatura y humedad en OTCs durante el periodo de crecimiento y desarrollo de *R. rhodolirion*.
- ii) Monitorear la floración, la senescencia de las hojas, la emergencia del pedúnculo y la longevidad floral de *R. rhodolirion* bajo condiciones de temperatura que simulan el cambio climático.
- iii) Cuantificar la fructificación en individuos *R. rhodolirion* bajo condiciones de temperatura que simulan el cambio climático.

## *Hipótesis*

1. El aumento de temperatura y la disminución de la humedad relativa adelanta los procesos fenológicos en *R. rhodolirion*.
2. El aumento de temperatura y la disminución de la humedad relativa acorta la longevidad floral en *R. rhodolirion*.
3. El aumento de temperatura y la disminución de la humedad relativa disminuye la fructificación de los individuos de *R. rhodolirion*.

## METODOLOGIA

### *Sitio de Estudio*

El sitio de estudio se ubica en la zona andina de Chile central, entre Farellones y Valle Nevado, a los 33,4°S – 70,3°W, con una altitud de 2300 m.s.n.m. Forma parte del Hotspot de Biodiversidad de Chile central, o “Chilean Winter Rainfall-Valdivian forests” el cual es de gran interés a nivel mundial debido a los altos grados de endemismo y fuerte impacto antrópico (Arroyo y col 1999, Myers y col 2000, Arroyo y col 2004).

El clima de la zona de estudio, está descrito como alpino con influencia mediterránea, en donde la precipitación promedio es de 431 mm a los 2400 m.s.n.m., con predominancia de nieve durante los meses de invierno (Muñoz y col 2005). Alternativamente, Santibáñez & Uribe (1990) lo describen como templado mediterráneo microtermal subhúmedo, caracterizado por un progresivo enfriamiento de la temperatura del aire con el aumento de la altitud o enfriamiento adiabático del aire (Barry 1981). Específicamente en la cordillera de Chile central se definió que la tasa promedio de enfriamiento adiabático es de 6,1 °C/km, valor que oscila entre los 7 °C/km registrados en verano y los 4 °C/km registrados en invierno (Cavieres & Arroyo 1999).

### *Especie de estudio*

*R. rhodolirion* (Baker) Traub. es una geófito bulbosa que pertenece al orden Asparagales y a la familia Amaryllidaceae. Es una especie nativa de Chile, y endémica de la zona cordillerana de Chile central y de Argentina. Se distribuye en Chile entre los 32° y 36°S, sobre los 2000 m.s.n.m. en la Cordillera de la Costa y de los Andes. Se caracteriza por ser una especie que presenta una altura de 10 a 20 cm, con hojas lineares que al momento de la senescencia son sucedidas por la aparición del pedúnculo floral (Hoffmann 1998). Presenta una flor grande y vistosa de color blanco a rosado pálido con puntos más intensos en la garganta de la corola (Fig. 7a). Las flores no tienen olor aparente y no hay producción de néctar. El estilo está curvado por debajo de los estambres, los cuales se disponen en dos verticilos (tres estambres en cada uno). El estigma es papilado trilobulado y se dispone por fuera de las anteras (Ladd & Arroyo 2009). Florece en la temporada estival entre Diciembre y Enero y su fruto es una cápsula que posee semillas aladas de color negro, lo que favorece la dispersión de ellas. Ladd & Arroyo (2009) observaron que la especie es polinizada sólo por la abeja *Megachile saulcyi* Guérin-Méneville (Fig. 7b). Actualmente se encuentra clasificada en la categoría de Insuficientemente Conocida, sin embargo se cree que podría estar Vulnerable o en Peligro de extinción debido a la pérdida de hábitat (Hoffmann 1989, Squeo y col 2001).

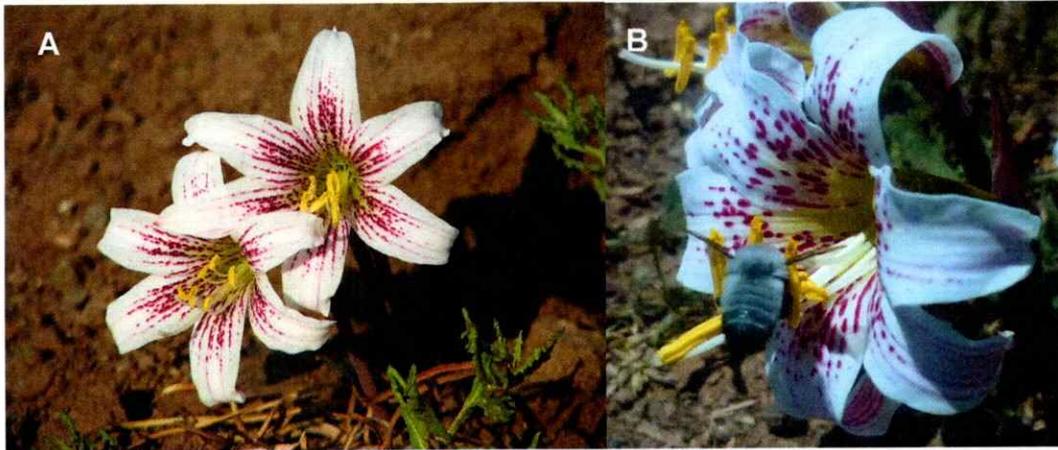


Figura 7. A. *Rhodophiala rhodolirion* en la zona andina de Chile central (imagen tomada por Dra. Mary Kalin). B. Abeja *Megachile saulcyi* posada en la flor (imagen tomada por Benjamín Castro).

#### *Diseño experimental*

El montaje experimental se realizó en una población extensa de *R. rhodolirion*. El trabajo fue realizado en dos temporadas, la primera entre el 14 de Noviembre de 2010 y el 23 de Febrero de 2011, y la segunda entre el 28 de noviembre de 2011 y al 14 de febrero de 2012. El registro se realizó desde el principio de la estación de crecimiento, cuando en todos los individuos estaban las hojas completamente verdes.

En la primera temporada, se escogieron al azar 40 parches de 1 m<sup>2</sup>, que tenían un mínimo de cinco individuos cada uno, dando un total de 410 individuos. Hubo plantas que no se etiquetaron por dos motivos; primero las que tenían muy pocas hojas, ya que se pensó que podrían no desarrollar flores, y aquellas en que no se tenía claridad

si correspondían a *R. rhodolirion* o a *Tristagma bivalve*, una geófito de hojas muy similares. Los 40 parches fueron asignados al azar a dos tratamientos:

- **Con cámaras y con bolsas (tratamiento 1).** En cada uno de los 20 parches se instaló un OTC, que está formado por seis placas de acrílico (Fig. 8 a-b). En los Andes, estudios previos han mostrado que estas cámaras generan un aumento de temperatura diaria promedio de 3 °C (Sierra-Almeida & Cavieres 2010). Pruebas preliminares en terreno, mostraron una diferencia de temperatura en el día de hasta 10 °C, por lo cual se decidió levantar las cámaras cinco centímetros del suelo, para generar un mayor paso de aire, y así simular una diferencia de temperatura acorde a lo producido por el cambio climático. En este tratamiento se etiquetaron 141 individuos, que al momento de florecer fueron cubiertos con bolsas de tul para evitar el contacto de las flores con los polinizadores.

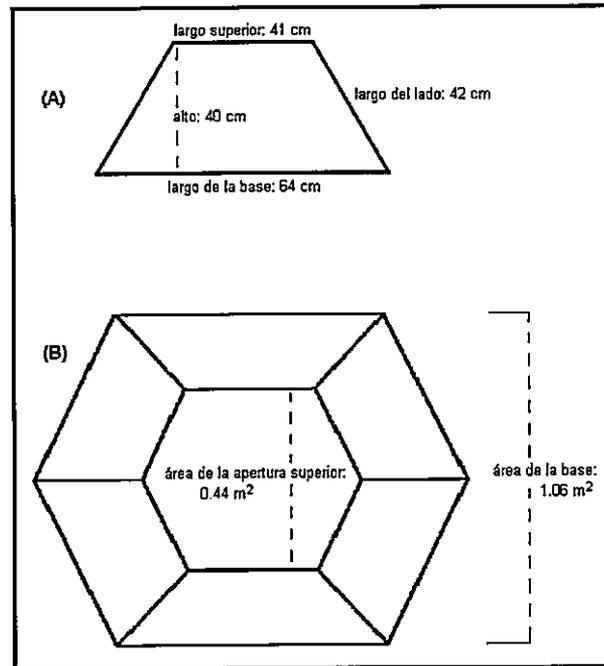


Figura 8. OTC, vista de una placa (A) y vista superior (B).

- **Sin cámaras y con bolsas (tratamiento 2 o control).** Se delimitaron con cinta 20 parches de 1 m<sup>2</sup> (medida igual a la base de las cámaras OTCs) expuestos a las condiciones normales de temperatura de la zona de estudio. Se etiquetaron 135 individuos, que al momento de florecer se cubrieron con bolsas de tul para evitar el contacto de las flores con los polinizadores.

#### *Registro de la temperatura*

Para medir la temperatura se utilizaron 40 Hobos (U23 Pro v2 Onset®) los cuales registraron temperatura y humedad relativa cada 15 minutos durante 102 días en la primera temporada. La mitad de ellos se instalaron al interior de las OTCs (todos los

parches del tratamiento 1: con cámara y con bolsas), y la otra mitad al exterior (en lugares elegidos al azar). Cada uno fue situado a 15 cm del suelo (Fig. 9). A partir de los datos obtenidos se escogieron cinco variables de temperatura y humedad: promedio diario, mínimas y máximas diarias, promedio de día (entre 6:00 y 17:45) y promedio de noche (entre 18:00 y 5:45).



Figura 9. Al interior de un OTC se observa un Hobo sombreado.

#### *Aspectos fenológicos monitoreados*

Se evaluaron cuatro parámetros:

- **Senescencia foliar.** Diariamente se contó el número de hojas verdes (hojas turgentes de color verde oscuro intenso), amarillas (hojas turgentes con cambio de color a amarillo/rojo) y muertas (hojas que están completamente secas o se han caído de la planta) en cada planta.

- **Crecimiento del pedúnculo.** Se determinó la fecha de aparición de todos los pedúnculos que emergieron en todos los individuos etiquetados y se midió el largo de la yema y del pedúnculo (entre el suelo y la yema) diariamente, desde su aparición hasta la floración.
- **Fenología floral.** Se registró el número de flores abiertas durante cada día de la temporada, hasta el cierre de éstas. Para los análisis se utilizaron sólo las flores que distinguiblemente cerraron, pero no aquellas que murieron antes de cerrar. En total fueron 151 flores correspondientes a 100 individuos, en los OTCs, mientras que en el tratamiento control se usaron 128 flores, correspondientes a 86 individuos.
- **Longevidad floral.** Se registró la fecha de apertura y cierre de cada flor, para el análisis se realizó un sub-muestreo aleatorio de 80 flores, correspondientes a 80 individuos, con el objetivo de usar el mismo número de datos por tratamiento.

El monitoreo de los rasgos fenológicos se realizó en todos los individuos de cada tratamiento. Sin embargo, en el transcurso del experimento, se observó la emergencia de pedúnculos en los parches estudiados, no asociados a los individuos enumerados, los cuales fueron marcados y se monitoreó sólo las etapas de crecimiento del pedúnculo y floración en estos casos (Tabla 1).

Tabla 1. Número de estructuras florales para cada tratamiento.

	Cámaras + bolsas				Sólo bolsas					
	N° Pedúnculos	N° Flores	N° Individuos		N° Pedúnculos	N° Flores	N° Individuos		Total	
			con Ped.	con Flor			con Ped.	con Flor		
Etiquetadas	181	136	101	80	141	165	141	96	85	135
No etiquetadas	69	49	57	39	57	53	49	49	45	49
Total	250	185	158	119	198	218	190	145	130	184

En la segunda temporada (desde el 28 de noviembre de 2011 y al 14 de febrero de 2012) se registró la temperatura y humedad relativa con 20 Hobos instalados en 20 parches escogidos al azar de los utilizados el primer periodo, excluyendo los parches donde se instalaron los OTCs para evitar un efecto acumulativo del calor. En este periodo se realizaron dos tratamientos:

- **OTCs 2012.** Se instalaron OTCs sobre 10 parches, y se situó un Hobo sombreado en su interior. Se polinizaron manualmente 30 flores de 25 individuos encontrados usando polen proveniente de dos individuos que pertenecieran al mismo tratamiento.
- **Control 2012.** Se delimitaron 10 parches expuestos a condiciones normales de temperatura de la zona de estudio, con un Hobo sombreado en su interior. Se polinizaron 43 flores de 42 individuos manualmente con polen proveniente de dos individuos expuestos a las condiciones normales de temperatura de la zona de estudio.

Posterior a la polinización manual, los individuos de ambos tratamientos fueron embolsados para evitar polinización suplementaria por parte de polinizadores y se colectaron los frutos resultantes a principios de Marzo, contabilizando las semillas en el laboratorio posteriormente.

### *Análisis estadísticos*

Los análisis estadísticos fueron realizados con el programa R statistics (R Development Core Team 2011). En el caso de las comparaciones entre las temperaturas al interior y al exterior de las cámaras, se realizaron mediante el test t-Student (datos normales), y Wilcoxon – Mann – Whitney (datos no normales). Para los rasgos fenológicos, se utilizaron los mismos tests. En algunos casos en que se pudo obtener normalidad, transformando los datos mediante Box-Cox, no se realizó el test no paramétrico. En el caso de los datos asociados a fechas (mortalidad foliar y fechas de floración) se realizó la comparación entre tratamientos con un ANOVA de medidas repetidas. Para el caso de las comparaciones entre proporciones de las muestras, se utilizó un test Z.

## RESULTADOS

### *Temperatura y humedad*

En esta parte de la tesis se evaluarán los cambios en la temperatura y humedad en los OTCs durante las dos temporadas (verano 2010-2011 y verano 2011-2012).

### *Temperatura primera temporada (verano 2010-2011)*

En todas las variables de temperatura existieron diferencias significativas entre el control y el interior de las cámaras, siendo mayor siempre en esta última (Tabla 2, Fig. 10). La única excepción fue para los mínimos diarios. Al comparar las otras cuatro variables, se observan deltas a nivel de: temperaturas diarias de 2,9 °C, máximos diarios de 10,5 °C, temperaturas durante del día de 4,8 °C y durante la noche de 1,0 °C. Hay que destacar que los valores de temperaturas máximas diarias presentan las diferencias más marcadas entre tratamientos llegando a medir hasta 37,4 °C al interior de las cámaras y 24,3 °C fuera de ellas en el mismo día.

Tabla 2. Valores de temperatura promedio (°C) bajo condiciones control y al interior de las cámaras (OTCs), y valores de *p* para cada comparación, con sus respectivos test, en la primera temporada (desde el 14 de Noviembre de 2010 al 23 de Febrero de 2011). (SE = error estándar, Δ = diferencia, W = estadístico del test Wilcoxon-Mann-Whitney, t = estadístico del test t-Student y Df = grados de libertad).

	Control		OTCs		Análisis					
	Media	SE	Media	SE	Δ	W	t	Df	p	Test
T° diaria	12,1	0,3	15,0	0,3	2,9	7808			$7,2 \times 10^{-11}$	Mann – Whitney U
T° mínima diaria	0,9	0,2	0,5	0,2	0,4		-1,27	200	0,2	t-Student
T° máxima diaria	25,2	0,4	35,6	0,5	10,5	9590			$< 2,2 \times 10^{-16}$	Mann – Whitney U
T° entre 6:00 y 17:45	16,6	0,3	21,5	0,4	4,8	8586			$< 2,2 \times 10^{-16}$	Mann – Whitney U
T° entre 18:00 y 5:45	7,6	0,3	8,5	0,3	1,0	6246			0,006	Mann – Whitney U

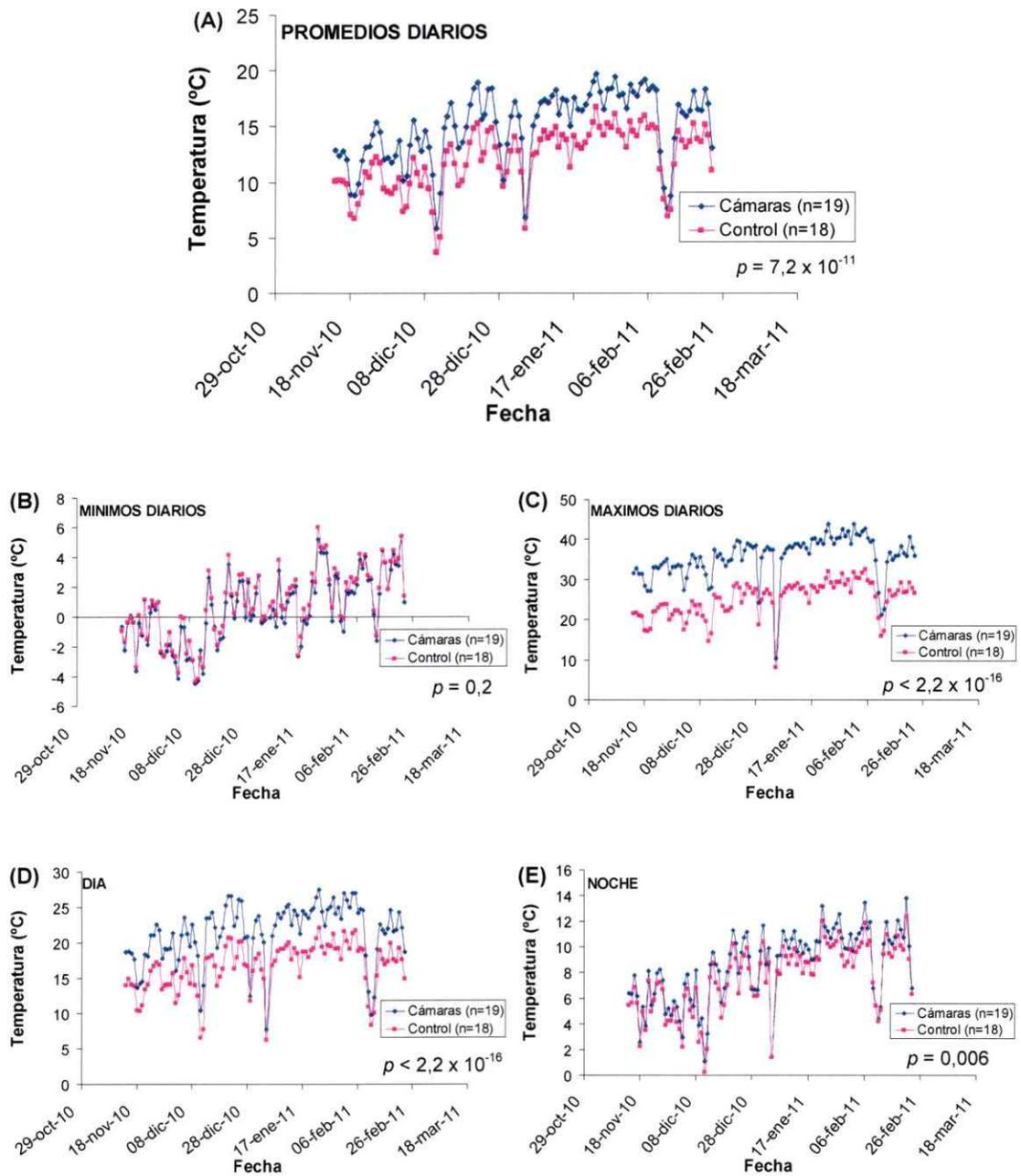


Figura 10. Comparación de la temperatura en el tiempo para condiciones control y al interior de las cámaras, en la primera temporada (14 de Noviembre de 2010 – 23 de Febrero de 2011). A: promedios diarios, B: mínimos diarios, C: máximos diarios, D: temperatura durante el día y E: temperatura durante la noche.

### *Humedad relativa primera temporada (verano 2010-2011)*

En todas las variables de humedad relativa existieron diferencias significativas entre el control y el interior de las cámaras, siendo menor siempre en esta última (Tabla 3, Fig. 11), con excepción de los máximos diarios. Al comparar las otras variables se observa que existen deltas a nivel de humedad diaria promedio de 3,7%, mínima diaria de 9,8%, humedad durante el día de 6,1% y durante la noche de 10,0%. Las diferencias más marcadas entre tratamientos se observan en la mínima diaria (21,4% al interior de las cámaras y 41,5% fuera de ellas en un mismo día) y durante la noche (63,6% al interior de las cámaras y 82,6% fuera de ellas en un mismo día).

Tabla 3. Promedio de humedad relativa (%) bajo condiciones control y al interior de las cámaras (OTCs) y valores de  $p$  para cada comparación, con sus respectivos test, en la primera temporada (desde el 14 de Noviembre de 2010 al 23 de Febrero de 2011). (SE = error estándar,  $\Delta$  = diferencia,  $W$  = estadístico del test Wilcoxon-Mann-Whitney,  $t$  = estadístico del test t-Student y Df = grados de libertad)

	Control		OTCs		Análisis					
	Media	SE	Media	SE	$\Delta$	$W$	$t$	Df	$p$	Test
HR diaria	60,7	1,0	57,0	1,1	3,7	3841			0,002	Mann – Whitney U
HR mínima diaria	27,8	1,0	18,1	1,0	9,8	1607			$< 2,2 \times 10^{-16}$	Mann – Whitney U
HR máxima diaria	92,0	0,6	93,2	0,6	1,1	5717			0,1	Mann – Whitney U
HR entre 6:00 y 17:45	48,3	1,2	42,1	1,1	6,2	3211			$5,4 \times 10^{-6}$	Mann – Whitney U
HR entre 18:00 y 5:45	73,2	1,0	63,8	1,0	10,0		-6,9	200	$5,9 \times 10^{-11}$	t-Student

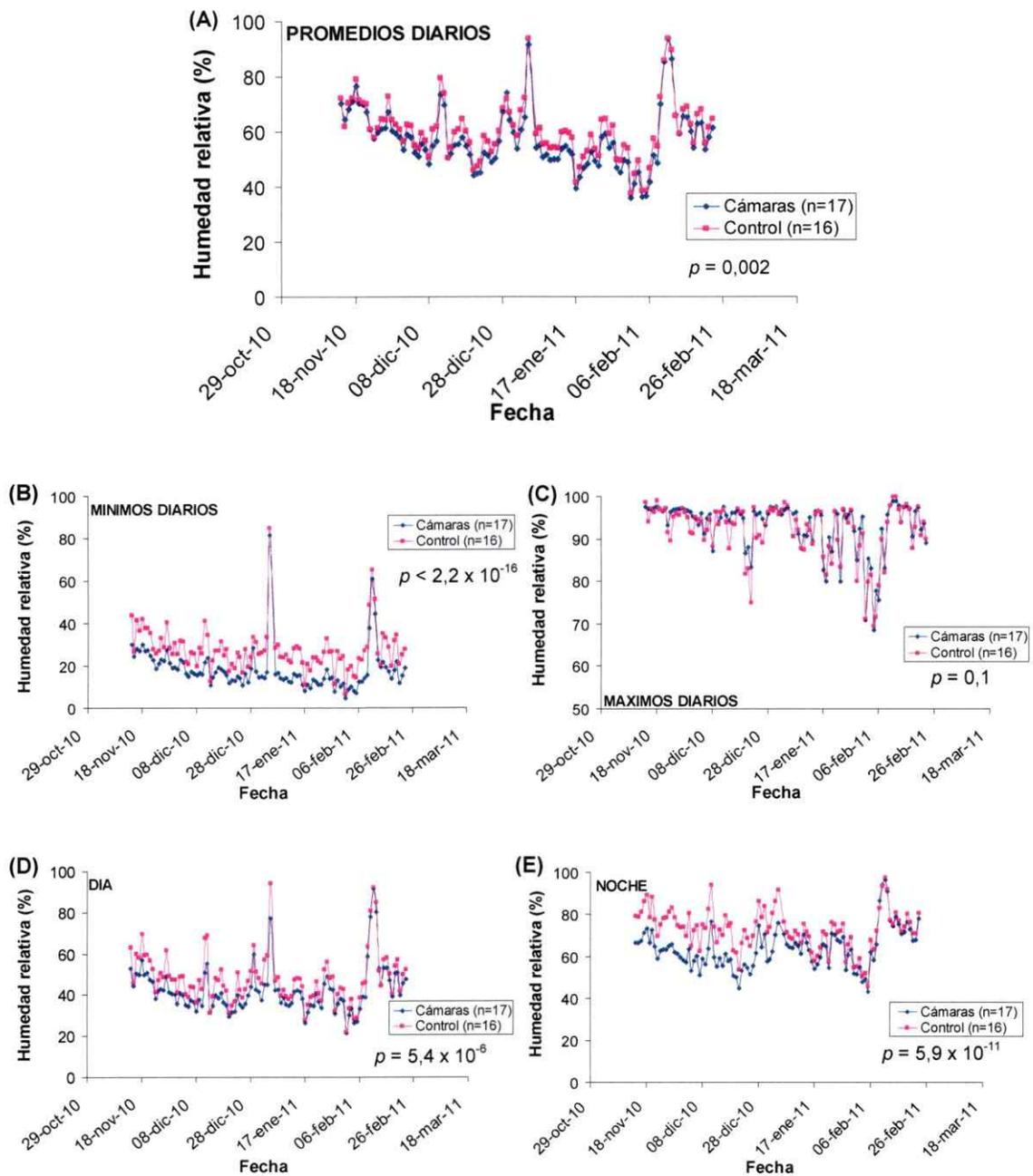


Figura 11. Comparación de la humedad relativa en el tiempo para condiciones control y al interior de las cámaras, en la primera temporada (14 de Noviembre de 2010 – 23 de Febrero de 2011). A: promedios diarios, B: mínimos diarios, C: máximos diarios, D: temperatura durante el día y E: temperatura durante la noche.

### *Temperatura segunda temporada (verano 2011-2012)*

Las evaluaciones se efectuaron sólo con 14 Hobos, debido a que los restantes fueron sacados de la zona experimental por personas ajenas al estudio. Los resultados obtenidos muestran diferencias significativas a nivel de temperatura entre la condición control e interior de las cámaras, siendo mayor en esta última. Sólo en el caso de los mínimos diarios no se observaron diferencias significativas (Tabla 4, Fig. 12), pero en cada una de las variables restantes, se observa deltas a nivel de temperaturas diarias de 3,5 °C, 9,8 °C para máximos diarios, 5,8 °C para la temperatura durante el día y 1,3 °C durante la noche.

Tabla 4. Valores de temperatura promedio (°C) bajo condiciones control y al interior de las cámaras (OTCs), y valores de  $p$  para cada comparación, con sus respectivos test, en la segunda temporada (desde el 28 de Noviembre de 2011 al 14 de Febrero de 2012) (SE = error estándar,  $\Delta$  = diferencia,  $W$  = estadístico del test Wilcoxon-Mann-Whitney,  $t$  = estadístico del test t-Student y  $Df$  = grados de libertad).

	Control		OTCs		Análisis					
	Media	SE	Media	SE	$\Delta$	$W$	$t$	$Df$	$p$	Test
T° diaria	14,5	0,2	18,0	0,2	3,5		11,4	153	$< 2,2 \times 10^{-16}$	t-Student
T° mínima diaria	2,8	0,2	2,7	0,2	0,2	2965			0,6	Mann – Whitney U
T° máxima diaria	27,0	0,2	36,8	0,3	9,8	6173			$< 2,2 \times 10^{-16}$	Mann – Whitney U
T° entre 6:00 y 17:45	19,8	0,2	25,5	0,3	5,8		15,0	151	$< 2,2 \times 10^{-16}$	t-Student
T° entre 18:00 y 5:45	9,3	0,2	10,6	0,2	1,3		4,0	155	$8,5 \times 10^{-5}$	t-Student

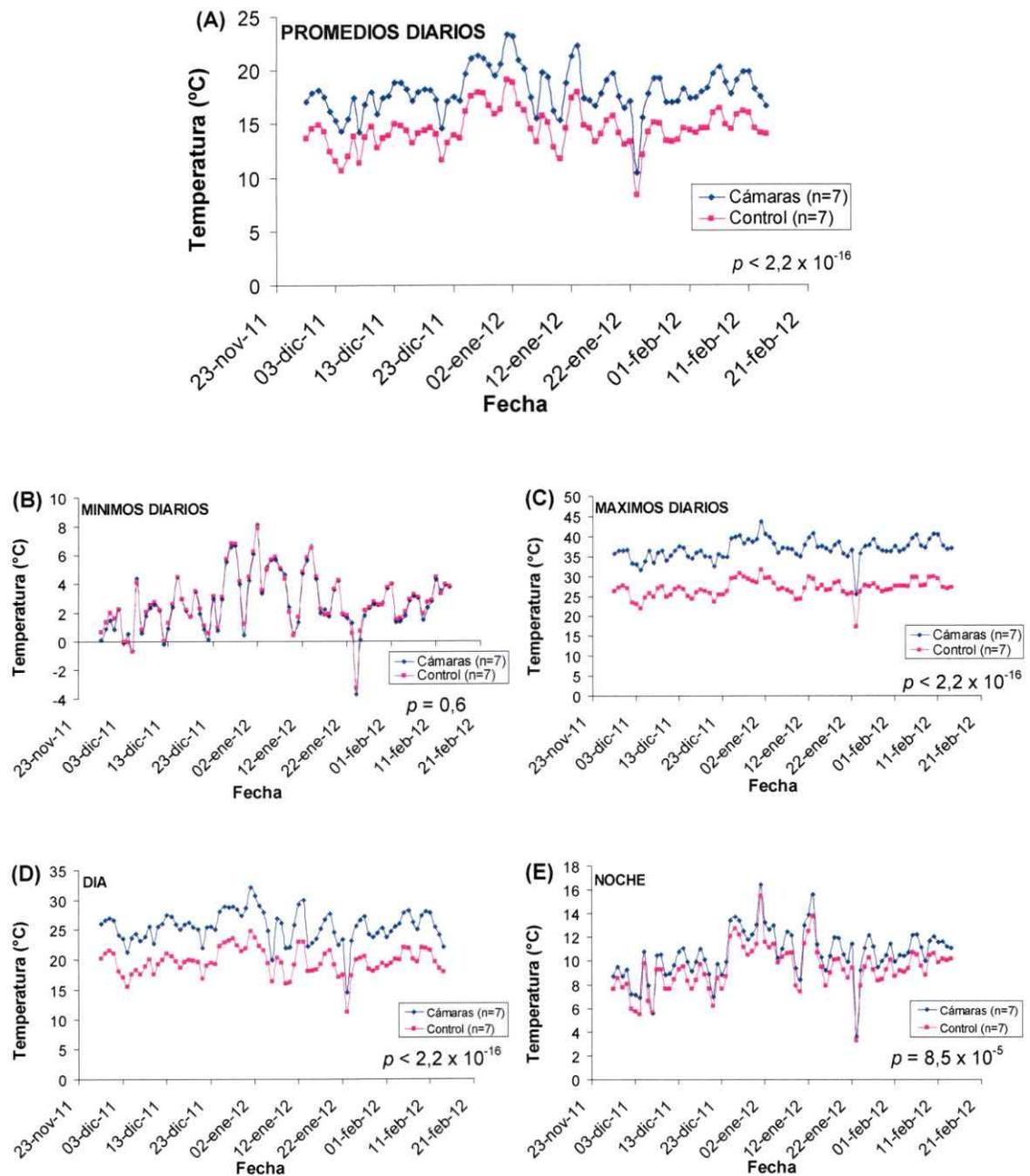


Figura 12. Comparación de la temperatura en el tiempo para condiciones control y al interior de las cámaras, en la segunda temporada (28 de Noviembre de 2011 – 14 de Febrero de 2012). A: promedios diarios, B: mínimos diarios, C: máximos diarios, D: temperatura durante el día y E: temperatura durante la noche.

*Humedad relativa segunda temporada (verano 2011-2012)*

Los resultados generados por los 14 Hobos a nivel de humedad, determinaron que existen diferencias significativas entre tratamientos en todas las variables, siendo menores los valores al interior de las cámaras (Tabla 5, Fig. 13). La única excepción fue en los máximos diarios. Al considerar las otras variables restantes, se observa que existen deltas de 5,2% a nivel de humedad relativa diaria, de 8,4% para los mínimos diarios, 5,3% para la humedad relativa durante el día y 5,1% en la noche.

Tabla 5. Promedio de humedad relativa (%) bajo condiciones control y al interior de las cámaras (OTCs), y valores de  $p$  para cada comparación, con sus respectivos test, en la segunda temporada (desde el 28 de Noviembre de 2011 al 14 de Febrero de 2012) (SE = error estándar,  $\Delta$  = diferencia,  $W$  = estadístico del test Wilcoxon-Mann-Whitney,  $t$  = estadístico del test t-Student y Df = grados de libertad).

	Control		OTCs		Análisis					
	Media	SE	Media	SE	$\Delta$	$W$	$t$	Df	$p$	Test
HR diaria	53,6	1,1	48,4	0,1	5,2		-3,4	153	0,0007	t-Student
HR mínima diaria	23,9	0,8	15,6	0,5	8,4		8,8	155	$2,1 \times 10^{-15}$	Box – Cox, t-Student
HR máxima diaria	85,5	1,1	84,1	1,1	1,4	2834			0,3	Mann – Whitney U
HR entre 6:00 y 17:45	40,4	1,2	35,1	1,0	5,3	2165			0,0009	Mann – Whitney U
HR entre 18:00 y 5:45	67,0	1,2	61,9	1,2	5,1		-3,00	155	0,003	t-Student

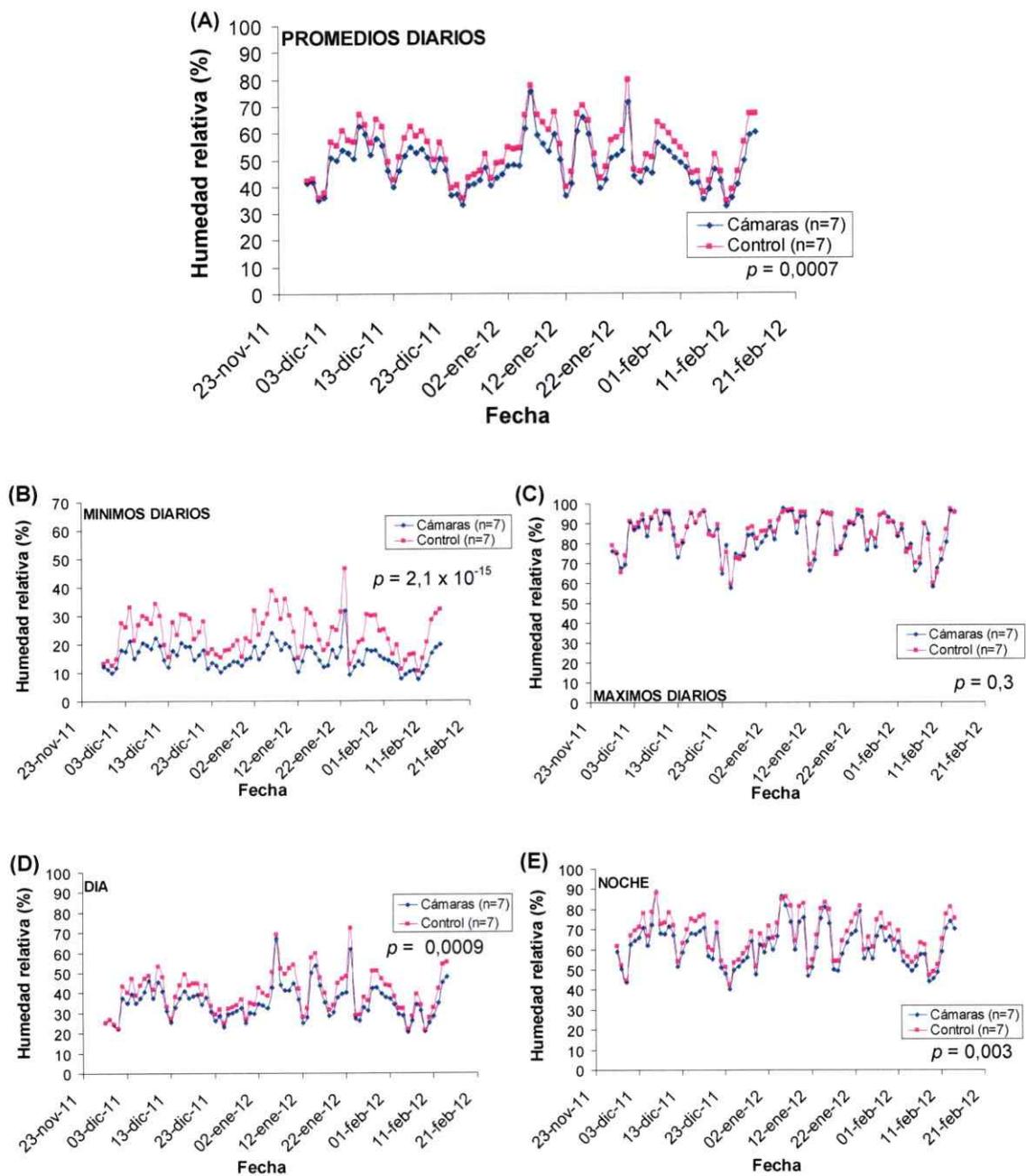


Figura 13. Comparación de la humedad relativa en el tiempo para condiciones control y al interior de las cámaras, en la segunda temporada (28 de Noviembre de 2011 – 14 de Febrero de 2012). A: promedios diarios, B: mínimos diarios, C: máximos diarios, D: temperatura durante el día y E: temperatura durante la noche

### *Comparación de los niveles de temperatura y humedad relativa entre las dos temporadas*

Considerando los mismos días del año, al comparar los niveles de temperatura y humedad relativa entre ambas temporadas por cada tratamiento, es decir OTC primera temporada versus OTC segunda temporada, y lo mismo para el tratamiento control, se observaron diferencias significativas. En la segunda temporada, la temperatura aumentó en 2,7 °C al interior de los OTCs, comparado a los OTCs de la primera temporada. Y la humedad relativa disminuyó un 6,5% respecto al año anterior en los OTCs. Respecto a las condiciones control, la temperatura ambiental aumentó en 2,2 °C en la segunda temporada, respecto a la primera y la humedad relativa disminuyó un 5,7% (Tabla 6, Fig. 14).

Al evaluar el efecto del tratamiento entre ambas temporadas, es decir en cuántos grados aumentó la temperatura y humedad, al interior de los OTCs, respecto al exterior, se observa que en la segunda, ésta diferencia fue mayor para ambas variables. A nivel de temperatura, se observó un aumento en las cámaras en 2,9 °C en la primera temporada y de 3,5 °C en la segunda. A nivel de humedad relativa las diferencias encontradas fueron de 3,7% y 5,2% en la primera y segunda temporada respectivamente. Hay que destacar que en el verano 2011 – 2012 ocurrió sólo un evento de frío en que la temperatura descendió hasta cerca de los 8 °C durante un día, mientras que en el período anterior, ocurrieron tres eventos de frío con temperaturas entre 3 y 8 °C, que duraron entre dos y tres días cada uno. Estos mínimos en las temperaturas registradas se asocian a días de neblina, lluvia o nieve, donde los niveles de humedad relativa sobrepasaron el 80%.

Tabla 6. Promedios de temperatura (°C) y humedad relativa (%) para ambos tratamientos registrados en la primera y segunda temporada, para los mismos días (desde el 28 de Noviembre al 14 de Febrero de ambas temporadas) (SE = error estándar,  $\Delta$  = diferencia, W = estadístico del test Wilcoxon-Mann-Whitney)

	Primera temporada		Segunda temporada		Análisis				
	Promedio	SE	Promedio	SE	$\Delta$	W	p	Test	
Control	Temperatura diaria	12,3	0,3	14,5	0,2	2,2	4386	$1,9 \times 10^{-6}$	Mann – Whitney U
	HR diaria	59,3	1,2	53,6	1,1	5,7	2213	0,003	Mann – Whitney U
Cámaras	Temperatura diaria	15,3	0,4	18,0	0,2	2,7	4562	$7,2 \times 10^{-8}$	Mann – Whitney U
	HR diaria	55,0	1,2	48,4	0,1	6,5	1906	$5,7 \times 10^{-5}$	Mann – Whitney U

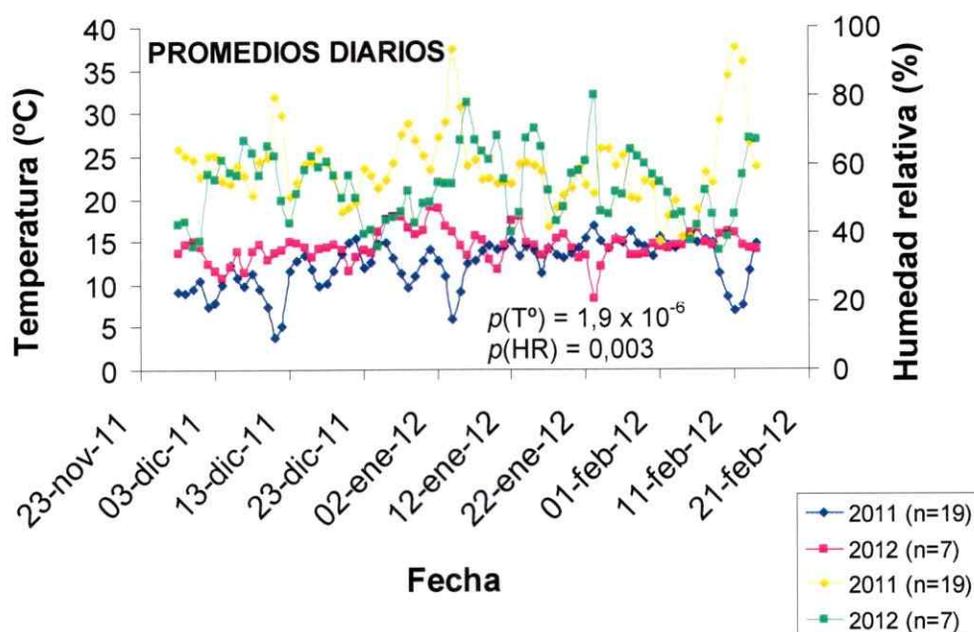


Figura 14. Variación de la temperatura (línea azul y rosada, eje izquierdo) y humedad relativa (línea amarilla y verde, eje derecho) en el tiempo para la primera (verano 2010 – 2011) y segunda (2012) temporada, para el interior de las cámaras.

### Aspectos fenológicos

Con respecto a las estructuras florales presentes en las plantas, se observó que al interior de las cámaras hubo un 10% menos de pedúnculos que llegaron a desarrollar una flor respecto al tratamiento control (Tabla 7, Fig. 15), siendo ésta la única diferencia significativa de acuerdo al test de proporciones realizado (Tabla 7). Para las otras estructuras florales, se observó que cerca de un 70% de los individuos desarrollaron pedúnculos, los cuales fueron, en promedio, 1,3 por planta. Con respecto

a los individuos que generaron flores, el valor fue en promedio 60% considerando ambos tratamientos, observándose cerca de una flor por individuo (Tabla 7).

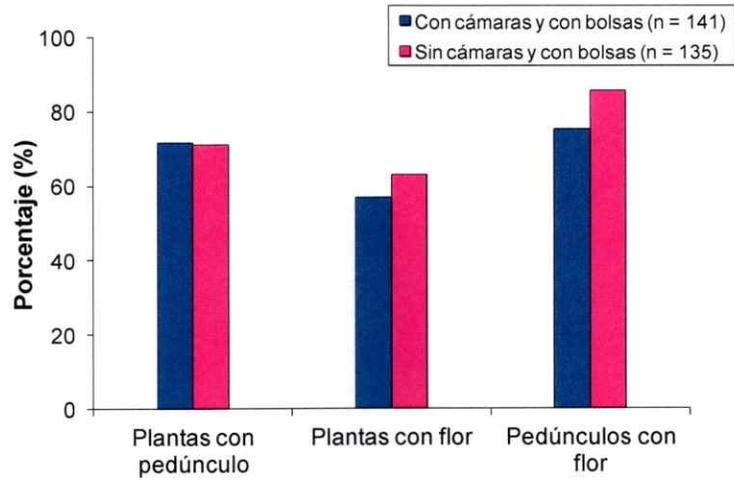


Figura 15. Porcentaje de estructuras florales para cada tratamiento.

Tabla 7. Porcentaje de las variables a nivel de flores y pedúnculos para cada tratamiento y valores de significancia para las comparaciones (Z = estadístico del test de Z).

	Tratamiento		Análisis	
	Con cámaras y con bolsas	Sin cámaras y con bolsas	Z	p
Individuos con pedúnculo (%)	71,6	71,1	0,09	0,9
Nº pedúnculos por individuo	1,3 ± 1,3	1,2 ± 1,3	0,4	0,7
Individuos con Flor (%)	56,7	63,0	-1,1	0,3
Nº Flores por individuo	1,0 ± 1,3	1,0 ± 1,1	-0,6	0,6
Pedúnculos con Flor (%)	75,1	85,4	-2,4	0,02

- **Senescencia foliar**

Se observó que entre el 70% y el 100% de los individuos sometidos a calor, presentaron un leve adelantamiento de las fechas la mortalidad foliar que oscila entre los dos y cuatro días. Hay que destacar que hubo un adelantamiento significativo entre los tratamientos, deducido a partir del ANOVA de medidas repetidas entre tratamientos a través del tiempo y que esta diferencia de tiempo es distinta para cada tratamiento (Tabla 8, Fig. 16).

Tabla 8. Valor de  $p$  de acuerdo al ANOVA de medidas repetidas para cada comparación. (F = estadístico del test de ANOVA y Df = grados de libertad)

	F	Df	Valor de $p$
Tratamiento	8,9	1	0,005
Tiempo	855,3	25	$< 2,2 \times 10^{-16}$
Tratamiento:Tiempo	3,4	25	$4,1 \times 10^{-8}$

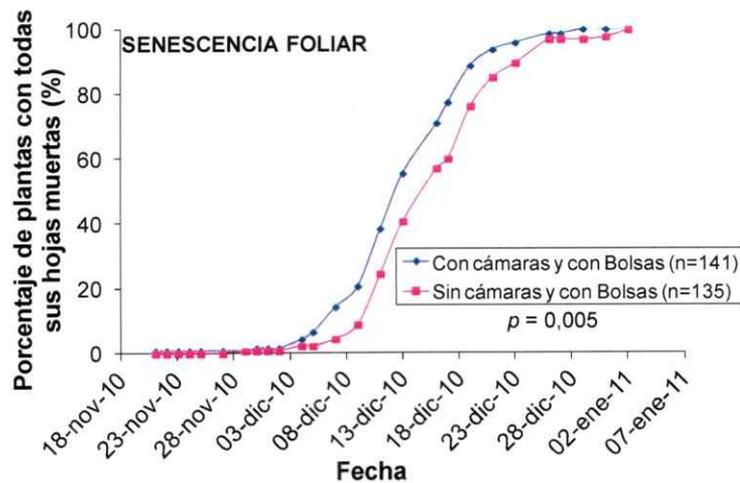


Figura 16. Porcentaje de individuos con todas sus hojas muertas para cada tratamiento.

- **Crecimiento del pedúnculo**

Al comparar las fechas de emergencia del pedúnculo entre tratamientos, se observa que existen diferencias significativas a través del tiempo y en el tiempo por tratamiento (Tabla 9).

Tabla 9. Valor de  $p$  de acuerdo al ANOVA de medidas repetidas para cada comparación de las fechas de aparición del pedúnculo (F = estadístico del test ANOVA y Df = grados de libertad)

	F	Df	Valor de $p$
Tratamiento	7,8	1	0,008
Tiempo	572,4	44	$< 2,2 \times 10^{-16}$
Tratamiento:Tiempo	5,4	44	$< 2,2 \times 10^{-16}$

Con las medidas diarias de longitud de los pedúnculos se calculó la tasa de crecimiento en 80 pedúnculos de individuos distintos por tratamiento. Para esto se realizó una regresión lineal con un  $p < 0,05$  y se consideró la pendiente de la recta como la tasa de crecimiento. En promedio en las cámaras los pedúnculos crecieron 1,1 cm/día, mientras que en el tratamiento control, crecieron a 0,8 cm/día (Tabla 10, Figura 17). La comparación realizada mediante el test de Wilcoxon – Mann – Whitney mostró diferencias significativa, con un valor de  $p = 3,9 \times 10^{-5}$ . (Tabla 10). Por lo cual, se puede determinar que el crecimiento del pedúnculo es mayor en individuos que están expuestos a temperaturas más altas.

Tabla 10. Tasas de crecimiento del pedúnculo promedio para los dos tratamientos, y valor de  $p$  para la comparación mediante el test de Wilcoxon – Mann – Whitney.

	Tratamiento		Análisis		
	Con cámaras y con bolsas	Sin cámaras y con bolsas	$\Delta$	$W$	$p$
Tasa crecimiento pedúnculo (cm/día)	1,1	0,8	0,3	1994	$3,9 \times 10^{-5}$
N° Flores Evaluadas	80	80			
N° Individuos Evaluados	80	80			

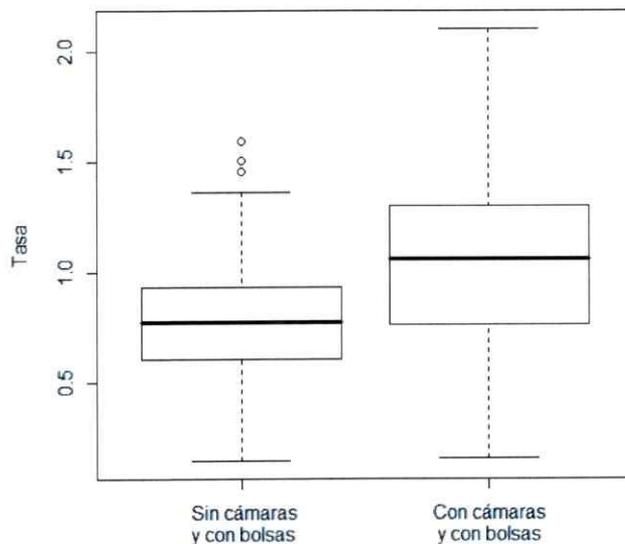


Figura 17. Tasa de crecimiento del pedúnculo por tratamiento.

- **Fenología floral**

La comparación de las fechas de floración mediante el ANOVA de medidas repetidas, mostró que hay diferencias significativas entre los tratamientos, a través del tiempo, y en el tiempo por tratamiento (Tabla 11). En detalle, se observan que producto del calor, el periodo de floración se adelantó, desde la apertura hasta el cierre de la flor, viéndose afectada la fecha de máxima floración, que se adelantó desde el 28 al 24 de Enero (Fig. 18).

Tabla 11. Valor de  $p$  de acuerdo al ANOVA de medidas repetidas para cada comparación (F = estadístico del test ANOVA y Df = grados de libertad).

	F	Df	Valor de $p$
Tratamiento	22,0	1	$3,5 \times 10^{-5}$
Tiempo	30,5	44	$< 2,2 \times 10^{-16}$
Tratamiento:Tiempo	6,7	44	$< 2,2 \times 10^{-16}$

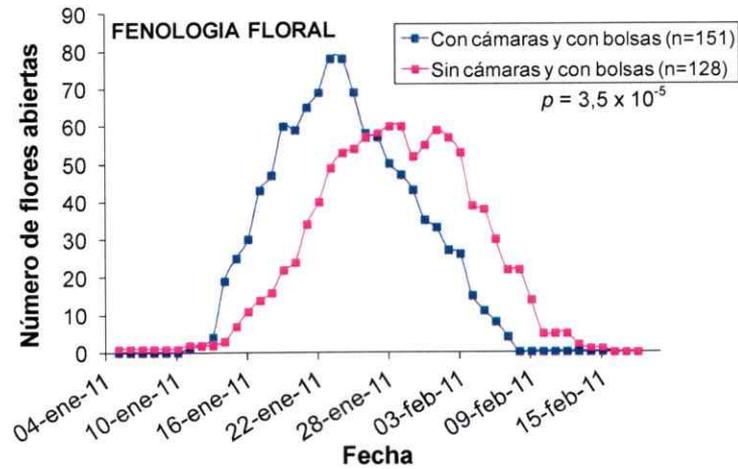


Figura 18. Fenología floral por tratamiento.

Adicionalmente, se calcularon las temperaturas promedio entre las fechas de apertura y cierre de la flor para los dos tratamientos. Esto se realizó frente a la posibilidad de que la apertura floral ocurriera a distintos tiempos pero a la misma temperatura. Los promedios de temperatura tuvieron una diferencia de 3,2 °C que según el test de Wilcoxon – Mann – Withney fue significativa (Tabla 12). La distribución de la temperatura promedio de acuerdo a la longevidad de cada individuo se muestra en la Figura 19.

Tabla 12. Temperatura promedio (°C) en fechas de floración, y valor del estadístico W y p para la comparación mediante el test de Wilcoxon – Mann – Withney.

	Tratamiento		Análisis		
	Con cámaras y con bolsas	Sin cámaras y con bolsas	$\Delta$	W	p
T° promedio durante la floración	17,9	14,7	3,2	0	$< 2,2 \times 10^{-16}$

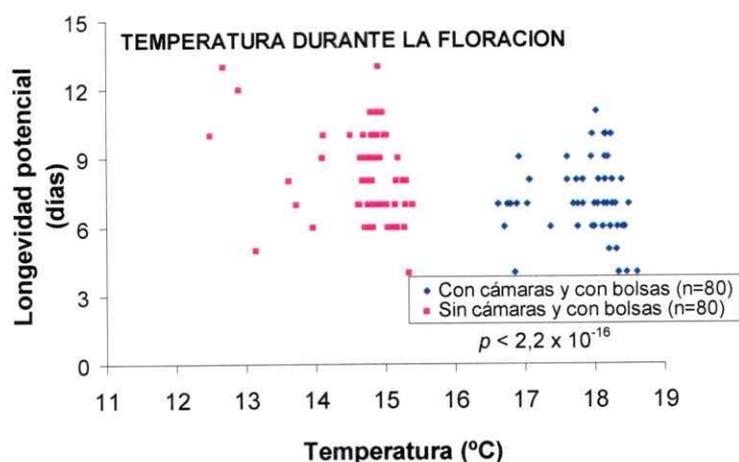


Figura 19. Distribución de las temperaturas promedio entre fechas de apertura y cierre de la flor para los dos tratamientos.

- **Longevidad floral**

La longevidad floral potencial de los individuos sometidos a calor fue de 7,1 días y en los individuos expuestos a temperatura ambiente, fue la más larga, equivalente a 8,3 días. Para las 80 flores submuestreadas al azar, se observó que la longevidad potencial varió entre cuatro y 13 días (Fig. 20). El análisis mediante el test de Wilcoxon – Mann – Whitney mostró diferencias significativas entre los tratamientos (Tabla 13).

Tabla 13. Longevidad promedio en cada tratamiento, y valor de  $p$  para la comparación de la longevidad floral. ( $W$  = estadístico del test de Wilcoxon – Mann – Whitney).

	Fechas		Análisis		
	Con cámaras y con bolsas	Sin cámaras y con bolsas	$\Delta$	$W$	$p$
Longevidad Promedio	7,1	8,3	1,2	4521	$4,3 \times 10^{-6}$
N° Flores Evaluadas	80	80			
N° Individuos Evaluadas	80	80			

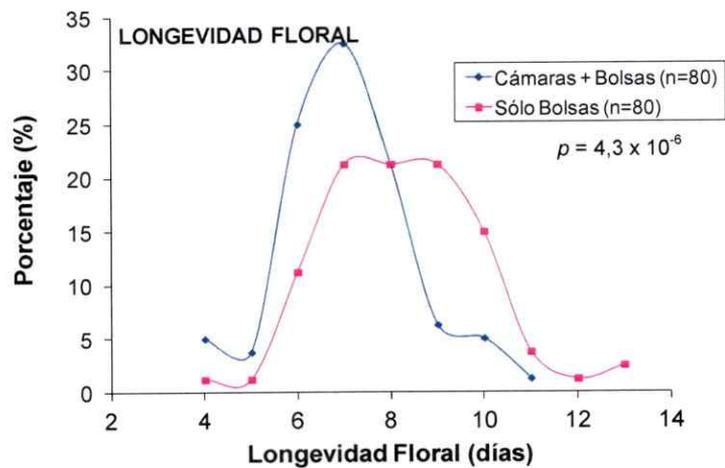


Figura 20. Longevidad floral para los tres tratamientos.

- **Fructificación**

Un 30% de las flores polinizadas, artificialmente sometidas al calor, produjeron frutos con semillas, lo cual fue significativamente menor a aquellos en condiciones normales, donde la fructificación alcanzó un 67,4% ( $p = 0,002$ ,  $Z = -3,2$ ).

Al analizar las semillas de los frutos producidos en ambos tratamientos se observa que al interior de las cámaras se generaron en promedio 7,9 semillas por flor polinizada, y 41 respecto a las que fructificaron. En el caso de los individuos en condiciones normales, se generaron por flor polinizada un promedio 24,6 semillas, lo cual es significativamente mayor al otro tratamiento, y 37,7 semillas respecto a los individuos que fructificaron. El estado de las semillas también fue analizada entre tratamientos, considerando como normales o estándar aquellas semillas grandes y negras, y abortos aquellas semillas pequeñas y/o blancas (Fig. 21). Se encontró que en las OTCs, en promedio hay 2,4 semillas normales por flor, lo cual es significativamente menor a las 18,4 encontradas en condiciones control. Además, hay diferencias significativas en la cantidad de semillas abortadas por individuo fructificado ( $p = 0,042$ ), siendo 28,4 al interior de las cámaras y 9,42 al exterior (Tabla 14-15). En síntesis, el aumento de la temperatura ambiente generó un descenso de frutos por flor, y pérdida de semillas normales (Figura 22).

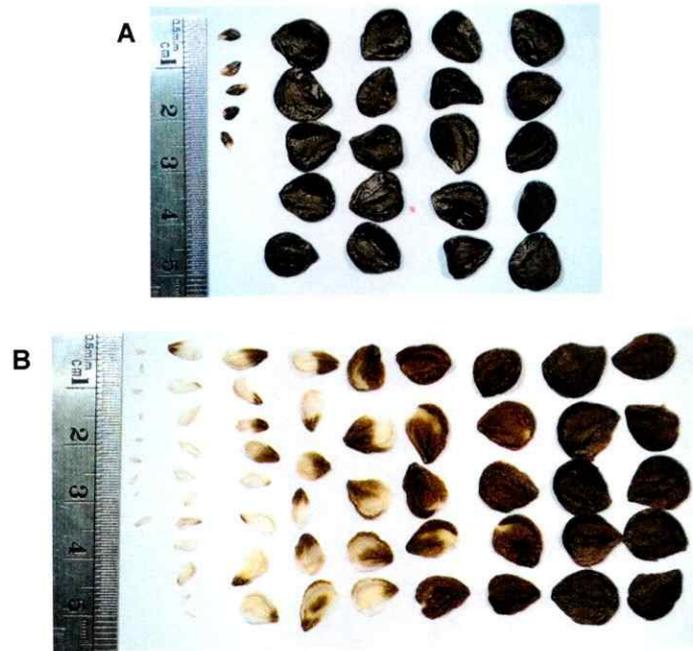


Figura 21. Imagen de las semillas encontradas en un fruto proveniente de una planta no sometidas a calor (A) y sometidas a un aumento de temperatura ambiente (B). Las semillas pequeñas y/o blancas se consideran abortos, las grandes y negras se consideran semillas normales.

Tabla 14. Número de semillas normales y abortos encontrados al interior y exterior de las cámaras, considerando todas las flores polinizadas.

	Tratamiento		Análisis			
	Cámaras	Control	$\Delta$	Z	p	Test
Total	7,9	24,5	16,6	-3,7	0,0002	Z-test
Semillas normales	2,4	18,4	16,0	-6,2	< 0,0001	Z-test
Semillas abortadas	5,5	6,1	0,7	-0,2	0,8	Z-test

Tabla 15. Número de semillas normales y abortos encontrados al interior y exterior de las cámaras, por flor polinizada y fructificada.

	Tratamiento		Análisis			
	Cámaras	Control	$\Delta$	Z	p	Test
Total	41	37,7	3,3	0,6	0,6	Z-test
Semillas normales	12,6	28,3	15,7	-2,6	0,01	Z-test
Semillas abortadas	28,4	9,4	19,0	2,0	0,04	Z-test

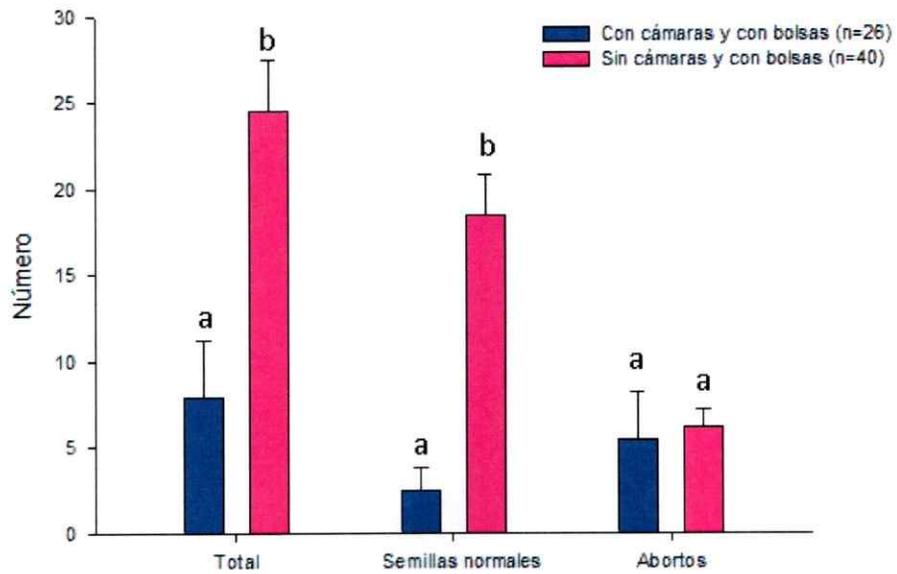


Figura 22. Número de semillas totales, normales y abortadas por flor polinizada para ambos tratamientos. Se muestra los casos en que las diferencias fueron significativas entre tratamientos (a-b).

## DISCUSIÓN

Los resultados a nivel de temperatura y humedad relativa mostraron que existen diferencias significativas entre el tratamiento control y al interior de las cámaras, con diferencias de 3,2 °C y 4,4% respectivamente, promediando las diferencias en las dos temporadas estudiadas. Esto concuerda con el estudio de Sierra-Almeida & Cavieres (2010) donde se registró un aumento de 3,2 °C en los OTCs durante la temporada de crecimiento de los años 2008 – 2009, para la misma localidad.

El aumento de la temperatura y disminución de la humedad relativa simulada mediante los OTCs provocó cambios fenológicos en los individuos de *R. rhodolirion*, siendo significativas las diferencias a nivel de senescencia foliar, aparición del pedúnculo y mortalidad de este último. Además la tasa de crecimiento de los pedúnculos fue más rápida en los individuos que estaban al interior de las cámaras y se generó un adelantamiento de la floración, acortamiento de la longevidad floral y disminución en el número de frutos/semillas, es decir menor fecundación y mayor cantidad de semillas abortadas. Todos los efectos mostrados en este trabajo se resumen en la Figura 23. Como se observa, los efectos generados por el aumento de la temperatura, pueden llevar a la larga a reducir el tamaño de las poblaciones, producto de la retroalimentación que generan ellos mismos. Por ejemplo, observamos que la senescencia foliar se adelanta en 2,4 días, por lo que los recursos almacenados son menores, lo cual puede influir durante la próxima temporada de floración. Del mismo modo, puede que el calor tenga un efecto sobre los polinizadores, lo cual sumado a la disminución de la longevidad floral, y al adelantamiento del periodo de

floración, conlleva a una baja en la fecundación de las flores, lo cual a la larga genera menor capacidad renovadora de las poblaciones.

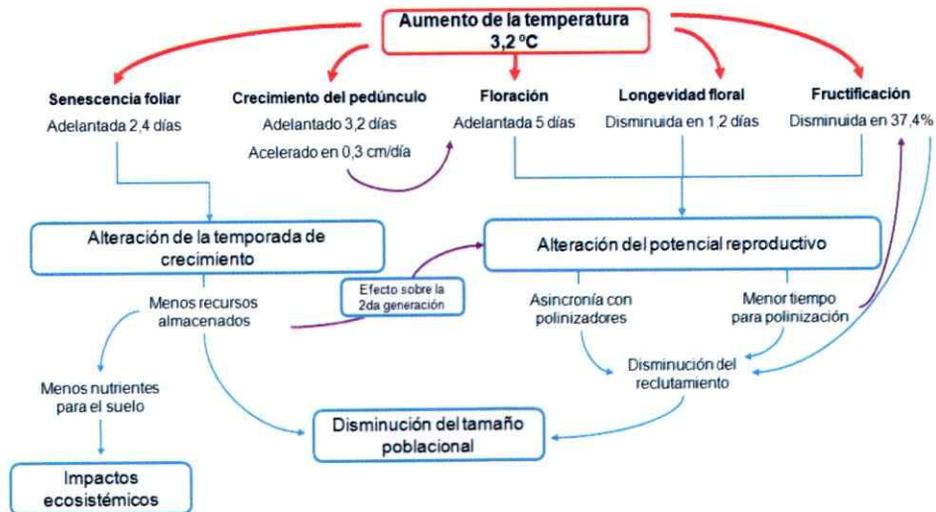


Figura 23. Modelo que muestra los efectos que produjo el aumento de la temperatura sobre los rasgos estudiados, y sus efectos biológicos y a largo plazo.

Se ha postulado que la fenología floral de las especies tempranas responde más rápidamente frente a variables climáticas, que las de floración tardía, y que la abundancia floral de estas últimas, sería más sensible al cambio climático que las de floración temprana (Price & Waser 1998, Fitter & Fitter 2002, Dunne y col 2003, Menzel y col 2006, Miller-Rushing & Primack 2008) como es el caso de las especies del género *Mertensia* en Norteamérica, que presentaron una expansión de la diferencia entre las fechas máximas de floración de las especies tempranas y tardías frente al cambio climático, encontrando un adelantamiento de 3,3 días en la fecha de máxima floración por década en las especies tardías (Miller-Rushing & Inouye 2009). Este patrón también se observa en *R. rhodolirion*, especie de floración tardía, donde

ocurrió un adelantamiento de la floración de cinco días, para los 2,9 °C de aumento de temperatura. Además, respecto a la abundancia floral, se vio claramente afectada, observable en el aumento de la mortalidad de los pedúnculos florales al interior de las cámaras, superior en un 10% respecto al tratamiento control. Estos resultados obtenidos al interior de las cámaras son correspondientes con la modelación de cambio climático realizado por CONAMA (2006) para fines de siglo, donde se muestra que los aumentos de temperatura para el año 2100 serán de 3 °C. Estas modificaciones fenológicas que experimentaron los individuos de *R. rhodolirion*, se han descrito en estudios de observación a largo plazo en especies vegetales expuestas naturalmente al cambio climático, por ej.: (a) en Europa, en primavera el despliegue foliar se adelantó seis días, mientras que en otoño la coloración de las hojas se retrasó 4,8 días; por lo que en promedio la temporada de crecimiento se extendió 10,8 días (Menzel & Fabian 1999), (b) en el oeste de Canadá, la floración de *Populus tremuloides* se adelantó en 26 días con respecto al último siglo (Beaubien & Freeland 2000), (c) en el norte de Estados Unidos, en los últimos cuatro años entre el 5% y el 17% de las especies estudiadas adelantaron la floración con respecto al siglo pasado, en promedio en siete días (Dunnell & Travers 2011, Miller-Rushing & Primack 2008), y (d) en especies deciduas de la zona mediterránea de España el despliegue foliar se adelantó 16 días, la caída de las hojas se retrasó 13 días y la floración ocurrió seis días más temprano respecto a 1952, mientras que la fructificación ocurrió nueve días más temprano que en 1974 (Peñuelas y col 2002). Por lo cual, se podría esperar que las especies vegetales modifiquen sus procesos fenológicos con el aumento de la temperatura ambiente y específicamente, se prevé que las hierbas perennes de floración tardía que habitan la zona andina de Chile central presenten al igual que *R. rhodolirion*, un adelantamiento de la senescencia foliar y de la aparición del pedúnculo,

aumento de la tasa de crecimiento de este último, adelantamiento de la apertura floral, y disminución de la longevidad y fructificación.

Pese a los resultados anteriormente expuestos, en un estudio publicado recientemente en que se compara la fenología entre estudios basados en observaciones a largo plazo y estudios de calentamiento experimental, utilizando datos publicados de 1634 especies, abarcando vegetación de los cuatro continentes, se determinó que en las simulaciones de cambio climático mediante el uso de OTCs, se sub-predicen los avances en los tiempos de floración y de despliegue foliar en, aproximadamente 4 y 5 días por grado Celsius respectivamente (Wolkovick y cols, 2012). Por lo que los efectos mostrados en esta tesis podrían también estar subestimados. De ser así, puede que el efecto del calor sea mucho más dramático que lo que se ha observado.

Respecto a la longevidad floral potencial, en los individuos evaluados de *R. rhodolirion*, se encontró que el aumento de la temperatura ambiente provoca un acortamiento de ella. Este cambio mediado por el calor, sugiere que para la especie evaluada, la longevidad floral corresponde a un carácter plástico. Se debe aclarar que no se estudió la longevidad real al interior de las OTCs, ya que éstas, pese a la apertura en la parte superior, perturban la trayectoria de los polinizadores hacia las flores. Por otra parte, en un estudio realizado por Yasaka (1998), con el género *Corydalis*, se observó que tanto el calor como la polinización disminuyen la duración de la flor, y que la plasticidad de la longevidad floral estaría, entonces, relacionada con el éxito de la polinización y con la reducción del costo de mantenimiento de la flor. Por lo que se espera este mismo patrón en la especie en estudio.

En relación a los frutos, se observó una disminución del 50% de la fructificación en individuos que se encontraban al interior de las cámaras, así como una disminución en la producción de semillas normales y un consecuente aumento de las semillas abortadas. Esto puede deberse a que la fructificación ocurra más rápido en las plantas sometidas a calor, siendo entonces, insuficiente el tiempo para la asignación de recursos a cada semilla, puede que los gametos femeninos se atrofién con el calor, pudiendo ser fecundados, pero sin capacidad de desarrollo, o puede que la planta simplemente pierde recursos por el estrés, lo que explicaría primero la incapacidad de fructificar, y segundo, el aumento de los abortos. De acuerdo a la literatura, existe un efecto significativo de la temperatura sobre la producción de semillas, sin embargo muchas veces esto es atribuido a la no viabilidad del polen producto del calor (Prasad y cols 2002, Prasad y cols 2006), ya que no se consideran las diferencias entre las semillas normales, o viables, y abortadas, en cambio en este estudio se descarta un efecto del calor sólo sobre el polen, ya que el promedio total de semillas (normales y abortadas) por fruto no es significativamente diferente entre ambos tratamientos. En general no existen estudios que muestren el efecto del cambio climático sobre la producción de semillas, pero sí se ha observado que podría haber un adelantamiento de la germinación sugerido por los resultados publicado por Mondoni (2012) en que las semillas de ocho especies alpinas fueron expuestas, a modo de simulación, a diferentes temperaturas estacionales, definidas de acuerdo a las predicciones futuras. De acuerdo a esto, el aumento de temperatura, especialmente en otoño genera un adelantamiento de la germinación, ocurriendo en esta estación de año. Si consideramos que primero el número de semillas viables disminuye significativamente, como se muestra en la presente tesis, y que posteriormente las semillas capaces de germinar, podrían hacerlo en otoño, una estación desfavorable y previa a las

nevazones invernales, entonces el tamaño poblacional podrían verse seriamente afectadas, por un aumento de la mortalidad de los reclutas. Es probable que en especies geófitas, como *R. rhodolirion*, no exista un efecto severo, debido a que no dependen exclusivamente de la germinación, si no que del órgano vegetativo subterráneo, pero en plantas anuales fácilmente podría llevar a la desaparición de poblaciones.

Respecto a la biología de la especie, en primer lugar, se observa que no existe solapamiento entre las etapas vegetativa y reproductiva. Este fenómeno se ve en numerosas especies vegetales, y corresponde a una estrategia de historia de vida que está fuertemente ligada a la asignación de recursos (Abrahamson 1979, Nault & Gagnon 1988). Por otro lado se puede mencionar que los pedúnculos permanecen verdes hasta la etapa de senescencia floral, lo cual, al ser este órgano capaz de realizar fotosíntesis, conduce a un aumento del suministro total de los recursos asociados a la reproducción (Bazzaz y col 2000).

Aunque las simulaciones de cambio climático son una manera sencilla de aproximarse a los efectos reales del calentamiento pronosticado a futuro, hay una serie de factores que pueden desviar el comportamiento de la vegetación frente al calor y que no se pueden dejar de mencionar. Primero es que el calentamiento experimental es sensible principalmente a respuestas plásticas de las especies sometidas a calor, pero a largo plazo las respuestas van a estar impulsadas por selección natural, modificaciones genotípicas, cambios en la composición comunitaria y en general diferencias en la dinámica ecosistémica. Por otra parte, la principal barrera para el desarrollo de las plantas en montaña es el frío (Körner 2003), por lo

que el calor podría favorecerlas. En efecto, este fenómeno se ha observado en las zonas montañosas templadas del norte de Europa, en donde el promedio de especies ha aumentado en 3,9 entre 2001 y 2008, cambio que se atribuye a un desplazamiento hacia arriba de la distribución de las especies más adaptadas al calor. Sin embargo, en el mismo estudio, se muestra que en la zona montañosa mediterránea, el número de especies en promedio ha disminuido en 1,4 (Pauli y col 2012), lo cual es concordante con la disminución de las especies adaptadas al frío para esas localidades, que por lo demás son en su mayoría endémicas. De ocurrir un escenario semejante a lo observado por Pauli y col (2012) en la flora de la cordillera de Chile central, estaríamos frente a un evento preocupante pues un 22% de la flora presente en los Andes centrales, es endémica a la zona central de Chile (Arroyo y col 2002), por lo que su pérdida constituiría un irreparable daño al patrimonio natural del país.

## CONCLUSION

Los principales aportes que otorga esta investigación es poder tener una mirada preliminar de los posibles efectos que causa el calentamiento global en especies vegetales de la zona andina de Chile central. Esto es de gran relevancia, pues es una zona con alta biodiversidad, endemismo y un fuerte impacto antrópico, donde es muy relevante determinar cómo afectan los cambios ambientales a la vegetación y de esta forma poder tomar medidas de resguardo y conservación para la flora andina.

Los OTCs generaron un aumento de temperatura de 3,2 °C en promedio para el período entre Noviembre y Marzo en la zona de Farellones. Esto tuvo un efecto sobre la fenología de *R. rhodolirion*: se observó un crecimiento más rápido del pedúnculo, lo cual condujo a un aumento significativo de la cantidad de flores que abrieron al inicio de la temporada normal de floración, se produjo una rápida senescencia foliar y la longevidad potencial floral fue menor. Es decir, el aumento de la temperatura ambiental provoca un adelantamiento de los procesos fenológicos florales, una temprana senescencia foliar y un acortamiento de la longevidad floral potencial. Al comparar los procesos fenológicos en las estructuras vegetativas con respecto a las reproductivas se puede observar que no existe solapamiento, es decir, existe una senescencia de las estructuras foliares antes de las primeras etapas del desarrollo de las estructuras reproductivas. Por otro lado, la fructificación se vio disminuida producto del calor, y además hubo una disminución de las semillas normales por fruto y consecuentemente un aumento de las semillas abortadas.

## BIBLIOGRAFIA

Abrahamson WG. 1979. Patterns of resource allocation in wildflower populations of fields and woods. *American Journal of Botany* **66(1)**: 71 – 79.

Arroyo MTK, Rozzi R, Simonetti JA, Marquet P & Salaberry M. 1999. Central Chile. En RA Mittermeier, N Myers, C Goetsch Mittermeier & P Robles Gil (eds). *Hotspots: Earth's Biologically Richest and Most Endangered Terrestrial Ecorregions*. pp 161 – 171. Cemex, México.

Arroyo MTK, Marticorena C, Matthei O, Muñoz M & Pliscoff P. 2002. Analysis of the contribution and efficiency of the Santuario de la Naturaleza Yerba Loca, 33°S in protecting the vascular plant flora (Metropolitan and Fifth regions of Chile). *Revista Chilena de Historia Natural* **75**: 767 – 792.

Arroyo MTK, Marquet P, Marticorena C, Simonetti JA, Cavieres L, Squeo FA & Rozzi R. 2004. Chilean winter rainfall – Valdivian forests. En RA Mittermeier, P Robles Gil, M Hoffmann, J Pilgrim, T Brooks, C Goetsch Mittermeier, J Lamoreux & GAB da Fonseca (eds). *Hotspots Revisited*. pp. 99 – 103. Cemex, México.

Barry RG. 1981. *Mountain weather and climate*. Methuen & Co. Ltda. 313 p. London, UK.

Bazzaz FA, Ackerly DD & Reekie EG. 2000. Reproductive allocation in plants. En M Fenner (ed). *Seeds the ecology of regeneration in plants communities*. 2<sup>nd</sup> Edition. pp 1 – 30 . CABI Publishing. New York, USA.

Bradley NL, Leopold AC, Ross J & Huffaker W. 1999. Phenological changes reflect climate change in Wisconsin. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **96**: 9701 – 9704.

Bradshaw WE & Holzapfel CM. 2006. Evolutionary response to rapid climate change. *Science* **312**: 1477 – 1478.

Beaubien EG & Freeland HJ. 2000. Spring phenology trends in Alberta, Canada: links to ocean temperature. *International Journal of Biometeorology* **44**: 53 – 59.

Castro S, Silveira P & Navarro L. 2008. Effect of pollination on floral longevity and costs of delaying fertilization in the outcrossing *Polygala vayredae* Costa (Polygalaceae). *Annals of Botany* **102**: 1043 – 1048.

Cavieres LA & Arroyo MTK. 1999. Tasa de enfriamiento adiabático del aire en el valle del río Molina, provincia de Santiago, Chile central. *Revista Geográfica de Chile Terra Australis* **44**: 79 – 86.

Chen IC, Hill JK, Ohlemüller R, Roy DB & Thomas CD. 2011. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science* **333**: 1024 – 1026.

CONAMA. 2006. Estudio de la variabilidad climática en Chile para el siglo XXI. Santiago, Chile.

Dunnell KL & Travers SE. 2011. Shifts in the flowering phenology of the northern great plains: patterns over 100 years. *American Journal of Botany* **98(6)**: 935 – 945.

Dunne JA, Harte J & Taylor KJ. 2003. Subalpine meadow flowering phenology responses to climate change: integrating experimental and gradient methods. *Ecological Monographs* **73**: 69 – 86.

Fitter AH & Fitter RSR. 2002. Rapid change in flowering time in british plants. *Science* **296**: 1689 – 1691.

Foden W, Midgley GF, Hughes G, Bond WJ, Thuiller W, Hoffman MT, Kaleme P, Underhill LG, Rebelo A & Hannah L. 2007. A changing climate is eroding the geographical range of the Namib Desert tree *Aloe* through population declines and dispersal lags. *Diversity and Distributions* **13**: 645 – 653.

Grabherr G, Gottfried M & Pauli H. 1994. Climate effects on mountains plants. *Nature* **369**: 448.

Hedhly A, Hormaza JI & Herrero M. 2008. Global warming and sexual plant reproduction. *Trends in Plant Science* **14(1)**: 30 – 36.

Hickling R, Roy DB, Hill JK, Fox R & Thomas CD. 2006. The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards. *Global Change Biology* **12**: 450 – 455.

Hoffmann AE. 1989. Sinopsis taxonómica de las geófitas monocotiledóneas chilenas y su estado de conservación. En IL Benoit (ed). El libro rojo de la flora terrestre de Chile, primera parte. 151 p. CONAF. Santiago, Chile.

Hoffmann A. 1998. Flora silvestre de Chile, zona central. Fundación Claudio Gay, Santiago, Chile.

Hulme PE. 2010. Contrasting impacts of climate-driven flowering phenology on changes in alien and native plant species distributions. *New Phytologist* **189(1)**: 272 – 281.

IPCC. 2007. Cambio climático 2007: Informe de síntesis. En RK Pachauri & A Reisinger (eds). Contribución de los grupos de trabajo I, II y III al Cuarto informe de evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático IPCC. 104 p. Ginebra, Suiza.

IPCC. 1995. Cambio climático: glosario del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático. pp 5. Ginebra, Suiza.

Körner C. 2003. Alpine plant life – Functional plant ecology of high mountain ecosystems. 2<sup>nd</sup> Edition. 344 p. Springer. Berlin, Germany.

Ladd PG & Arroyo MTK. 2009. Comparisons of breeding systems between two sympatric species, *Nastanthus spathulatus* (Calyceraceae) and *Rhodophiala rhodolirion* (Amaryllidaceae), in the high Andes of central Chile. *Plant Species Biology* **24**: 2-10.

Lenoir J, Gégout JC, Marquet PA, de Ruffay P & Brisse H. 2008. A significant upward shift on plant species optimum elevation during the 20th Century. *Science* **320**: 1768-1771.

Marquet P, Abades S, Armesto J, Barria I, Arroyo MTK, Cavieres L, Gajardo R, Garín C, Labra F, Meza F, Pliscoff P, Prado C, Ramírez de Arellano P & Vicuña S. 2009. Estudio de vulnerabilidad de la biodiversidad terrestre en la eco-región mediterránea, a nivel de ecosistemas y especies, y medidas de adaptación frente a escenarios de cambio climático. CONAMA. Santiago, Chile.

Menzel A, Sparks TH, Estrella N, Koch E, Aasa A, Ahas R, Alm-Kübler K, Bissolli P, Braslavska O, Briede A, Chmielewski FM, Crepinsek Z, Curnel Y, Dahl A, Defila C, Donnelly A, Filella Y, Jatczak K, Måge F, Mestre A, Nordli Ø, Peñuelas J, Pirinen P, Remišová V, Scheifinger H, Striz M, Susnik A, Vliet AJH van, Wielgolaski FE, Zach S, Züst A. 2006. European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology* **12**: 1969 – 1976.

Menzel A & Fabian P. 1999. Growing season extended in Europe. *Nature* **397**: 659.

Miller-Rushing AJ & Primack RB. 2008. Global warming and flowering times in Thoreau's Concord: a community perspective. *Ecology* **89**(2): 332 – 341.

Miller-Rushing AJ & Inouye DW. 2009. Variation in the impact of climate change on flowering phenology and abundance: an examination of two pairs of closely related wildflower species. *American Journal of Botany* **96**(10): 1821 – 1829.

Mondoni A, Rossi G, Orsenigo S & Prober RJ. 2012. Climate warming could shift the timing of seed germination in alpine plants. *Annals of Botany* doi:10.1093/aob/mcs097.

Muñoz A, Celedón-Neghme C, Cavieres LA & Arroyo MTK. 2005. Bottom up effects of nutrient availability on flower production, pollinator visitation, and seed output in a high Andean shrub. *Oecologia* **143**: 126-135.

Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB & Kent J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* **403**: 853 – 858.

Nault A & Gagnon D. 1988. Seasonal biomass and nutrient allocation patterns in wild leek (*Allium tricoccum* Ait.), a spring geophyte. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **115**(1): 45 – 54.

Parmesan C, Ryrholm N, Stefanescu C, Hill JK, Thomas CD, Descimon H, Huntley B, Kaila L, Kullberg J, Tammaru T, Tennent WJ, Thomas JA & Warren M. 1999. Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* **399**: 579 – 583.

Parmesan C & Yohe G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* **421**: 37 – 42.

Pauli H, Gottfried M, Dullinger S, Abdaladze O, Akhalkatsi M, Benito Alonso JL, Coldea G, Dick J, Erschbamer B, Fernández Calzado R, Ghosn D, Holten JI, Kanka R, Kazakis G, Kollár J, Larsson P, Moiseev P, Moiseev D, Molau U, Molero Mesa J, Nagy L, Pelino G, Puşcaş M, Rossi G, Stanisci A, Syverhuset AO, Theurillat JP, Tomaselli M, Unterluggauer P, Villar L, Vittoz P & Grabherr G. 2012. Recent plant diversity changes on Europe's mountain summits. *Science* **336**: 353 – 355.

Peñuelas J, Filella I & Comas P. 2002. Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region. *Global Change Biology* **8**: 531 – 544.

Peñuelas J & Filella I. 2001. Responses to a warming world. *Science* **294**: 793 – 794

Prasad PVV, Boote KJ, Allen LH Jr & Thomas JMG. 2002. Effects of elevated temperature and carbon dioxide on seed-set and yield of kidney bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Global Change Biology* **8**: 710 – 721.

Prasad PVV, Boote KJ & Allen LH Jr. 2006. Adverse high temperature effects on pollen viability, seed-set, seed yield and harvest index of grain-sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench] are more severe at elevated carbon dioxide due to higher tissue temperatures. *Agricultural and Forest Meteorology* **139**: 237 – 251.

Price MV & Waser NM. 1998. Effects of experimental warming on plant reproductive phenology in a subalpine meadow. *Ecology* **79(4)**: 1261 – 1271.

R Development Core Team. 2011. R: A language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing. ISBN 3-900051-07-0. Vienna, Austria.

Raunkiaer C. 1934. The life forms of plants and statistical geography. Oxford University Press. Oxford, UK.

Roetzer T, Wittenzeller M, Haeckel H & Nekovar J. 2000. Phenology in central Europe – differences and trends of spring phenophases in urban and rural areas. *International Journal of Biometeorology* **44**: 60 – 66.

Santibáñez F & Uribe JM. 1990. Atlas agro-climático de Chile: Regiones V y Metropolitana. Universidad de Chile. Santiago, Chile.

Sierra-Almeida A & Cavieres LA. 2010. Summer freezing resistance decreased in high-elevation plants exposed to experimental warming in the central Chilean Andes. *Oecologia* **163**: 267 – 276

Squeo FA, Arancio G & Cavieres LA. 2001. Sitios prioritarios para la conservación de la flora nativa con riesgos de extinción en la IV Región de Coquimbo, Chile. En FA Squeo, G Arancio & JR Gutiérrez (eds). Libro Rojo de la Flora Nativa y de los Sitios

Prioritarios para su Conservación: Región de Coquimbo. pp 171 – 193. Ediciones Universidad de La Serena. La Serena, Chile.

Thomas CD. 2010. Climate, climate change and range boundaries. *Diversity and Distributions* **16**: 488 – 495.

Wolkovich EM, Cook BI, Allen JM, Crimmins TM, Betancourt JL, Travers SE, Pau S, Regetz J, Davies TJ, Kraft NJB, Ault TR, Bolmgren K, Mazer SJ, McCabe GJ, McGill BJ, Parmesan C, Salamin N, Schwartz MD & Cleland EE. 2012. Warming experiments underpredict plant phenological responses to climate change. *Nature* doi:10.1038/nature11014.

Yang LH & Rudolf VHW. 2010. Phenology, ontogeny and the effects of climate change on the timing of species interactions. *Ecology Letters* **13**: 1 – 10.

Yasaka M, Nishiwaki Y & Konno Y. 1998. Plasticity in flower longevity in *Corydalis ambigua*. *Ecological Research* **13**: 211 – 216.

Zinn KE, Tunc-Ozdemir M, Harper JF. 2010. Temperature stress and plant sexual reproduction: uncovering the weakest links. *Journal of Experimental Botany* **61(7)**: 1959 – 1968.