



Universidad de Concepción
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas



Desacople térmico y resistencia al calor en plantas altoandinas con distintas formas de crecimiento de Nevados de Chillán

Seminario de Título presentado a la
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Para optar al título de Bióloga

Catalina Paz Sandoval Urzúa

Concepción, enero de 2024

Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción.

Este Seminario de Título ha sido desarrollado en
el Departamento de Botánica,

Profesora guía

Dra. Angela Sierra Almeida

Universidad de Concepción

Concepción

Co-Guía

Dra. Loreto Morales Orellana

Universidad de Concepción

Concepción

Profesores Evaluadores

Dr. Alfredo Saldaña

Universidad de Concepción

Concepción

Dra. Grisel Cavieres

Universidad de Concepción

Concepción

Profesor Coordinador Seminario de Título

Dr. Víctor Hernández Santander

Universidad de Concepción

Concepción

AGRADECIMIENTOS

Siento que hay una larga lista de personas a las que quiero agradecer y de las que quizás me falten palabras para expresar todo el amor y respeto que tengo por ellos en estos 5 años en la carrera. Me gustaría partir por quienes siempre me apoyaron en todas mis decisiones, mis amados papás, quienes han estado durante el periodo de tesis, y quienes me han acompañado durante todo mi periodo académico, motivándome a seguir adelante, a ser mejor y alcanzar mis metas. Agradezco a mi mamá quien estuvo conmigo siendo mi apoyo y contención emocional, mi cable a tierra. A mi papá quien me acompañó en todo momento en Concepción, quien me aconsejó, apoyó y motivó. Además, quisiera hacer una mención a mi lela, que siempre que viajaba a verla me esperó con mucho cariño, por las llamadas para saber cómo estaba, por consentirme con mis platos de comida cuando iba de visita y por el legado que junto con mi bisabuela compartieron, su amor por las plantas. Otro ser a quien quisiera agradecer y no alcanzo a completar esta etapa conmigo, pero si me acompañó por 9 años, a mi Timón, mi compañía en todo momento, apoyo, alegrías, risas, quien se quedaba conmigo hasta últimas horas cuando me encontraba estudiando, quien me llevaba sus juguetes e interrumpía mis reuniones remotas durante la pandemia, a mi guauguau, le agradezco infinitamente todo su amor y buenos momentos que me dio.

Quiero hacer mención especial a mi profesora guía, gracias por todo profesora Angela, gracias por la paciencia, por sus palabras, por abrirme sus puertas cuando aún no tenía claro que sería de mí. Por abrir esa ventana de posibilidades, por guiarme como persona y científica, resolviendo mis dudas, alimentando mi curiosidad y siempre motivándome a ser mejor, brindándome la confianza, el cariño y respeto, y, sobre todo mostrarme el hermoso trabajo que se ha logrado como equipo de laboratorio, el Grupo de Ecofisiología Térmica (GET). A mis compañeros de laboratorio, mis “hermanos mayores”: Loreto, Diego, Esteban y nuestra eterna Carla, les agradezco por su apañe, por las risas, por recibirme desde un principio y por todos los buenos momentos en los que he podido compartir con ustedes. Agradezco sobre todo a mi co-guía, la Dra. Morales, quien es para mí un gran ejemplo de mujer y científica, su perseverancia y ese amor por la ciencia que siempre irradia en cada

palabra que da en cada conversación. Gracias por tu apoyo, guía, confianza y el cariño que me diste en toda la etapa de tesis. Me quedo corta con los agradecimientos a este gran equipo de trabajo al que llegué, y solo puedo expresarles mi sincera gratitud a todos por transmitirme cada forma de amor a las montañas y las plantitas de este hermoso ecosistema, por la compañía, la complicidad, la confianza, cariño y respeto que nos entregamos día a día.

Agradezco a todos mis amigos, a aquellos que conocí dentro y fuera de la universidad. Partiendo por mi Berni, mi mejor amiga, mi parche curita, apoyo y contención en cada momento de ansiedad e inseguridad. Por acompañarme en todas, por los momentos de risas infinitas, de viajes, de aprendizaje, muchas gracias. A mis amigos de la vida (Chelo, Ramón, Igna y José) y a mis profesores, los cuales me enseñaron y orientaron en todo el proceso, con todo mi corazón les agradezco muchísimo que fueran parte de esta experiencia en pregrado.

Finalmente, agradezco el financiamiento del Proyecto VRID 2021000184INV y el proyecto CHIC ANID FB210018 que me permitió realizar las actividades experimentales y de terreno para este estudio.

INDICE

AGRADECIMIENTOS.....	4
ÍNDICE.....	5
ÍNDICE DE FIGURAS	6
ÍNDICE DE TABLAS.....	7
RESUMEN	8
ABSTRACT	10
INTRODUCCIÓN.....	12
HIPÓTESIS	15
OBJETIVOS.....	16
METODOLOGÍA.....	16
RESULTADOS	23
DISCUSIÓN.....	27
CONCLUSIÓN	31
BIBLIOGRAFÍA	31

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Especies estudiadas con distinta forma de crecimiento que crecen en la zona altoandina de Nevados de Chillán (Ñuble) En la parte superior de la figura se encuentran las especies arbustivas: A) *Azorella prolifera*, B) *Berberis empetrifolia* y C) *Senecio pachyphyllos*. En la parte inferior se ubican las especies en roseta: D) *Hypochaeris tenuifolia*, E) *Phacelia secunda* y F) *Viola aizoon*. **19**

Figura 2. Imágenes termográficas de las especies estudiadas. Las especies en forma de roseta se muestran en la parte superior (*H. tenuifolia*, *P. secunda* y *V. aizoon*), mientras que las especies arbustivas se muestran en a parte inferior (*A. prolifera*, *B. empetrifolia* y *S. pachyphyllos*).....**23**

Figura 3. Desacople térmico (TD) en las distintas especies estudiadas que crecen en el piso altoandino de Nevados de Chillán (Ñuble). Las especies se muestran por formas de crecimiento: a) Arbustos: APRO: *A. prolifera*, BEMP: *B. empetrifolia*, SEPAC: *S. pachyphyllos* y b) Rosetas: HTENUI: *H. tenuifolia*, PSEC: *P. secunda*, VAIZOON: *V. aizoon*. Cada caja describe la distribución de la variable TD en cada especie. La línea del centro de cada caja representa la mediana. Los bigotes o líneas fuera de la caja representan la variabilidad de los datos obtenidos de cada individuo por especie. Los puntos del gráfico son las réplicas obtenidas de cada individuo por especie.....**23**

Figura 4. Desacople térmico (TD) determinado para las especies agrupadas por distinta forma de crecimiento (PGF): Arbustos y rosetas. La línea media de las cajas corresponde a las medianas de los grupos de estudio. Las barras verticales o bigotes representan la variabilidad de los datos obtenidos por cada grupo. Los puntos en el gráfico corresponden a las réplicas obtenidas de cada individuo por especie con distinta forma de crecimiento.....**24**

Figura 5. Comparación entre las formas de crecimiento (arbusto y roseta) y su resistencia al calor (TL50). Cada caja representa la distribución de la variable TL50 para cada grupo de estudio (arbusto y roseta). La línea al medio de cada caja representa la mediana, las barras verticales o bigotes representan la variabilidad de los datos por forma de crecimiento. Los puntos en cada caja representan las réplicas realizadas en las especies arbustivas y en roseta respectivamente.....**26**

Figura 6. Comparación entre la resistencia al calor (TL50) y el desacople térmico (TD) de las especies de plantas arbustivas y en roseta que crecen en la zona altoandina de Nevados de Chillán (Ñuble). En la parte superior se encuentran las especies con forma arbustiva: *A. prolifera*, *B. empetrifolia* y *S. pachyphyllos*, y en la parte inferior se encuentran las especies con forma de roseta: *H. tenuifolia*, *P. secunda* y *V. aizoon*.....**27**

INDICE DE TABLAS

Tabla 1. Resistencia al calor (TL50) para especies en roseta (*P. secunda*, *H. tenuifolia*, *V. aizoon*) y arbustivas (*B. empetrifolia*, *A. prolifera*, *S. pachyphyllos*) que crecen en la zona altoandina de Nevados de Chillán (Ñuble). Los valores corresponden al promedio \pm error estándar (n= 7)**25**

RESUMEN

Las plantas de alta montaña pueden experimentar elevadas temperaturas durante el día, es por esto que cuentan con estrategias que les permiten atenuar la exposición y/o los efectos de las altas temperaturas. Una de ellas es la forma de crecimiento, la cual combina la estatura y disposición de los órganos vegetativos y reproductivos resultando en una estrategia de resistencia térmica integrada. Las formas de crecimiento que predominan en la alta montaña son los arbustos achaparrados, hierbas en rosetas, plantas en cojín y graminoides. Aunque estas formas de crecimiento son en general de baja estatura (<100 cm), hay variaciones entre ellas. Por ejemplo, en las hierbas en roseta las hojas están muy cercanas al suelo, exponiéndolas a mayores fluctuaciones térmicas entre el día y la noche. Por ello, sus hojas podrían registrar temperaturas muy distintas a la del aire circundante, fenómeno denominado desacople térmico (TD). En contraste, las hojas de los arbustos tienden a disponerse más alejadas del suelo, presentando temperaturas más similares a la del aire, lo que resultaría en un menor TD. Aunque las altas temperaturas se han considerado menos frecuentes en la alta montaña, sí lo son y las plantas de estos sistemas son capaces de resistir temperaturas superiores a los 45°C. Las altas temperaturas son más frecuentes en sustratos oscuros y en las cercanías del suelo, producto de la radiación incidente, alcanzando temperaturas sobre 60°C. Pese a que algunos estudios han demostrado que algunas especies de alta montaña poseen una elevada resistencia al calor, se espera que las altas temperaturas excedan los límites de tolerancia térmica de muchas especies durante las temporadas de crecimiento poniendo en riesgo su supervivencia. El complejo volcánico Nevados de Chillán (Ñuble) alberga una gran cantidad de especies en la zona altoandina, las cuales presentan distintas formas de crecimiento, dominando las formas arbustivas y rosetas herbáceas. Además, en este lugar se han registrado temperaturas máximas del aire sobre 40°C durante la temporada de crecimiento. Es por esto, que esta zona es un lugar propicio para estudiar la capacidad de desacople térmico y la resistencia al calor en especies con distintas formas de crecimiento. En esta propuesta de investigación caracterizamos la respuesta al calor en especies de plantas con distintas formas de crecimiento en Nevados de Chillán. Siendo más específicos buscamos: 1) Caracterizar el desacople térmico en plantas con distinta forma de crecimiento y 2) Comparar la resistencia al calor entre rosetas y arbustos y su relación con el desacople

térmico. Para ello, seleccionamos 3 especies arbustivas y 3 especies en roseta, conocidas por ser abundantes en la zona altoandina. Por cada especie se seleccionaron 7 individuos, los cuales fueron fotografiados con una cámara termográfica abarcando toda la planta. En paralelo registramos la temperatura del aire circundante, estimando la diferencia entre la temperatura de la planta (PT) y la del aire (AT) para determinar el desacople térmico (TD). Las mediciones se hicieron durante el medio día solar, cuando se registran las temperaturas más cálidas. Para medir la resistencia al calor se colectaron 10 hojas de 7 individuos por cada especie de estudio. Estas hojas fueron expuestas a 5 temperaturas diferentes (25°C, 35°C, 45°C, 55°C, 60°C) dentro de baños termorregulados. Además, se consideró un grupo control que se mantuvo a temperatura ambiente. Una vez terminadas las exposiciones a las distintas temperaturas, evaluamos la temperatura que produjo un 50% (LT50) en las hojas, utilizando como criterio de daño la fotoinactivación. Las imágenes termográficas evidenciaron que todas las especies experimentaron diferentes temperaturas en relación con la temperatura del aire. Las especies *Viola aizoon*(roseta) y *Senecio pachyphyllos*(arbusto) exhibieron los mayores grados de TD, con temperaturas de sus hojas siempre inferiores a la temperatura del aire (TD = -6°C). Por el contrario, la especie arbustiva *Berberis empetrifolia* se mostró temperaturas foliares similares a la temperatura del aire. Al contrario de lo esperado, el TD fue similar entre arbustos y rosetas. Las especies estudiadas difieren en su grado de resistencia al calor (TL50). Por otro lado, estas diferencias en el grado de resistencia al calor (TL50) se mantuvieron al agrupar las especies en arbustos y rosetas, con los arbustos mostrando una variabilidad significativa en TL50, que abarcó desde los 36 hasta los 54°C. En contraste, las rosetas presentaron valores de TL50 entre los 47 y 48°C. *B. empetrifolia* fue la especie con mayor TL50, con un promedio de 54°C, mientras que *S. pachyphyllos* mostró los menores TL50 con 35°C. Al contrario de lo propuesto, No se encontró una relación clara entre el desacople térmico y la resistencia al calor entre las formas de crecimiento. Nuestros resultados revelan patrones inesperados en el desacople térmico, destacando la importancia de los mecanismos de termorregulación (e.g. enfriamiento por transpiración) y sugieren la integración de otros elementos para futuras investigaciones sobre la resistencia térmica en plantas de alta montaña.

Palabras clave: Desacople térmico, formas de crecimiento, resistencia al calor.

ABSTRACT

The plants of high-mountain can experience heat temperatures during the day, which is why they have strategies that allow them to mitigate the exposure and/or effects of high temperatures. One of these strategies is the growth form, which combines the stature and arrangement of vegetative and reproductive organs, resulting in an integrated thermal resistance strategy. The predominant growth forms in high mountains include low shrubs, rosette herbs, cushion plants, and graminoids. Although these growth forms are generally of low stature (<100 cm), there are variations among them. For instance, in rosette herbs, the leaves are very close to the ground, exposing them to greater thermal fluctuations between day and night. Therefore, their leaves may register temperatures very different from the surrounding air, a phenomenon known as thermal decoupling (TD). In contrast, the leaves of shrubs tend to be more distant from the ground, showing temperatures more similar to the air, resulting in a lower TD. Even though high temperatures have been considered less frequent in high mountains, they do occur, and plants in these systems can withstand temperatures exceeding 45°C. High temperatures are more common in dark substrates and near the ground, a result of incident radiation, reaching temperatures above 60°C. Although some studies have demonstrated that certain high-mountain species possess high heat resistance, it is expected that high temperatures will exceed the thermal tolerance limits of many species during the growing seasons, putting their survival at risk. The Nevados de Chillán volcanic complex (Ñuble) harbors many species in the high Andean zone, which exhibit different growth forms, with shrubby and rosette herbaceous forms dominating. Additionally, maximum air temperatures above 40°C have been recorded in this area during the growing season. Therefore, this area is a suitable location to study thermal decoupling capacity and heat resistance in species with different growth forms. In this research proposal, we characterize the heat response in plant species with different growth forms in Nevados de Chillán. More specifically, we aim to 1) Characterize thermal decoupling in plants with different growth forms, and 2) Compare heat resistance between rosettes and shrubs and its relationship with thermal decoupling. For this purpose, we selected 3 shrub species and 3 rosette species known to be abundant in the high Andean zone. For each species, 7 individuals were selected and photographed with a thermal camera covering the entire plant.

Simultaneously, we recorded the temperature of the surrounding air, estimating the difference between the plant temperature (PT) and the air temperature (AT) to determine thermal decoupling (TD). Measurements were taken during solar noon, when the warmest temperatures are recorded. To measure heat resistance, 10 leaves from 7 individuals per species were collected. These leaves were exposed to 5 different temperatures (25°C, 35°C, 45°C, 55°C, 60°C) within thermo-regulated baths. Additionally, a control group was kept at room temperature. After the exposures to different temperatures were completed, we assessed the temperature that caused 50% damage (LT50) in the leaves, using photoinactivation as the damage criterion. Thermographic images revealed that all species experienced different temperatures in relation to the air temperature. The species *Viola aizoon* (rosette) and *Senecio pachyphyllos* (shrub) exhibited the highest degrees of TD, with leaf temperatures always lower than the air temperature (TD = -6°C). In contrast to expectations, TD was similar between shrubs and rosettes. The studied species differed in their degree of heat resistance (LT50). Furthermore, these differences in heat resistance (LT50) were maintained when grouping the species into shrubs and rosettes, with shrubs showing significant variability in LT50, ranging from 36 to 54°C. In contrast, rosettes presented LT50 values between 47 and 48°C. *B. empetrifolia* was the species with the highest LT50, with an average of 54°C, while *S. pachyphyllos* showed the lowest LT50 at 35°C. Contrary to the proposed hypothesis, no clear relationship was found between thermal decoupling and heat resistance among growth forms. Our results reveal unexpected patterns in thermal decoupling, highlighting the importance of thermoregulation mechanisms (e.g. transpiration cooling) and suggest the integration of other elements for future research on thermal resistance in high-mountain plants.

Keywords: Heat resistance, plant growth forms, thermal decoupling.

INTRODUCCIÓN

La alta montaña posee condiciones climáticas que pueden llegar a ser hostiles para el desarrollo de la vegetación. Dentro de ellos, la temperatura es considerado el determinante ambiental abiótico más ampliamente reconocido en la vida de las plantas de alta montaña (Larcher, 2003; Körner & Hiltbrunner, 2018). La temperatura de estos ecosistemas a nivel del microclima se encuentra determinada por los atributos del sitio como su aspecto, sustrato y topografía, la cual irá varia significativamente en distancias escalas (Körner, 2003; Scherrer & Körner 2011, Graham *et al.* 2012). Por ejemplo, hay un gradiente térmico en el perfil aire-suelo, que expone a las plantas situadas a nivel del suelo a microambientes térmicos más rigurosos que las situadas más alejados de él (Larcher 2003). Por ejemplo, durante las noches con cielo despejado, las especies postradas, tales como rosetas y plantas en cojín se encuentran a condiciones térmicas más bajas que aquellas con una estatura por muy encima del suelo (ej. arbustos) (Larcher 2003). En consecuencia, ante las desafiantes condiciones térmicas que caracterizan los ecosistemas de alta montaña, las plantas despliegan estrategias adaptativas, que les permiten regular las temperaturas a las que se ven sometidas, convirtiéndose en un factor crucial para su supervivencia. Aspectos fundamentales como la forma de crecimiento, la estatura y la morfología emergen como atributos determinantes, capaces de conferir a estas especies una ventaja evolutiva significativa (Salisbury & Spomer, 1964; Körner, 2003; Bannister *et al.*, 2005). Dentro de las formas de crecimiento más representativas en los sistemas de alta montaña podemos encontrar arbustos achaparrados y rastreros, plantas en cojín, en forma de rosetas y graminoides (Körner 2003; Nagy & Grabherr 2009).

En los ecosistemas de alta montaña, se ha observado que las formas de crecimiento predominantes (i.e. arbustos, rosetas, cojines y gramíneas) generan un ambiente interno más cálido para las plantas, especialmente en aquellas de baja estatura y crecimiento postrado (Körner & Larcher, 1988; Larcher, 2012; Dietrich & Körner, 2014; Buchner *et al.*, 2015). Dichos estudios señalan que este tipo de crecimiento propicia un desacoplamiento efectivo

de la temperatura corporal de la planta con respecto a la temperatura del aire circundante. Como resultado, la temperatura del dosel es significativamente superior a la temperatura del aire circundante, lo cual lo vuelve una adaptación crucial para enfrentar las fluctuaciones térmicas experimentadas durante el día (Salisbury & Spomer, 1964; Körner & Cochrane, 1983; Larcher & Wagner, 2010). En un ecosistema catalogado como frío, las plantas, particularmente aquellas en forma de roseta y cojín, desarrollan atributos que les permiten aprovechar las condiciones más cálidas en las proximidades del suelo (Larcher 2012). Por ejemplo, estas plantas poseen hojas dispuestas de manera perpendicular a la radiación solar proveniente del mediodía entrante. Esta disposición hace que las hojas se sobrecalienten por varios grados por encima de la temperatura del aire, permitiéndoles desacoplarse de las condiciones atmosféricas circundantes, proporcionando a las plantas un calor “extra” durante el día (Salisbury & Spomer, 1964; Körner, 2003; Larcher & Wagner, 2011). Sin embargo, dependiendo de la estatura de la planta y su temperatura interna, esta podría exceder en 20°C sobre la temperatura del aire en días soleados y cálidos, provocando un sobrecalentamiento que podría llevar a que las plantas excedan sus límites de tolerancia al calor, teniendo consecuencias sobre su supervivencia (Salisbury & Spomer, 1964; Körner & Cochrane, 1983; Gauslaa, 1984; Körner, 2003; Larcher & Wagner, 2009, 2010; Larcher, 2012; Neuner & Buchner, 2012).

Las altas temperaturas no han sido consideradas como una limitante ambiental importante para la biología de las plantas de alta montaña como lo han sido las bajas temperaturas (Neuner & Buchner, 2012). No obstante, las altas temperaturas son comunes en ambientes altoandinos, donde las plantas de pequeña estatura se calientan a niveles potencialmente dañinos (Squeo *et al.*, 1991). Aunque el calentamiento por encima de la temperatura ambiente en un clima frío parezca ser ventajoso, para algunos procesos como la absorción de carbono, el crecimiento y los procesos reproductivos, en aquellas especies que “atrapen” el calor se pueden ver ocasionalmente expuestas a daños por calor (Neuner & Buchner 2012). Por lo tanto, el daño por calor en plantas de alta montaña podría ser una real posibilidad en momentos donde el cielo se encuentra despejado, los suelos están secos y existe poco viento (Larcher & Wagner 1976; Gauslaa 1984; Neuner *et al.* 1999; Körner 2003). Algunos estudios realizados por Neuner & Buchner (2012) han evaluado la tolerancia al calor de las especies

alpinas indicando que puede ser sorprendentemente alta, con rangos entre los 48–50 °C. Otros autores, como Larcher (2003) han documentado la temperatura a la que resisten las plantas herbáceas de estos ecosistemas van desde los 45-52°C. En los Andes centrales de Chile algunos arbustos de los géneros *Adesmia* sp y *Senecio* sp son capaces de tolerar temperaturas entre los 49-50°C (Ladining *et al.* 2009). Además, las especies que viven en microhábitats más cálidos tienen una mayor tolerancia al calor que las especies que viven en hábitats protegidos (Buchner y Neuner, 2003; Larcher *et al.*, 2010). Pese a que algunas plantas exhiben una alta habilidad para resistir a temperaturas superiores a las que se experimentan actualmente, se cree que estas altas temperaturas excederán los límites de tolerancia térmica de muchas especies vegetales, poniendo en riesgo su presencia en estas zonas, generando un cambio en su composición (Pauli *et al.*, 2012; Steinbauer *et al.*, 2018). Por ejemplo, una de las partes más sensibles al calor en el aparato fotosintético es el fotosistema II, viéndose afectado en su capacidad de procesar la luz en reacciones fotoquímicas (Leon-García & Lasso, 2019). En este contexto, la relación de la fluorescencia variable y fluorescencia máxima (Fv/Fm) emerge como un parámetro confiable y ampliamente utilizado para medir la fluorescencia como indicador de fotoinhibición, registrando la resistencia al calor estimando la disminución irreversible o irreparable en Fv/Fm (Leon-García & Lasso, 2019).

El complejo volcánico Nevados de Chillán (Región de Ñuble) se encuentra en una zona de transición climática, entre la región Mediterránea de Chile central con elementos del bosque esclerófilo y templados del sur de Chile (Arroyo *et al.*, 2004). Se caracteriza por presentar una topografía variada y caracterizada por una heterogeneidad espacial (González-Ferrán, 1995, Dixon *et al.*, 1999; Arroyo *et al.*, 2004), con una gran diversidad vegetal y altos niveles de endemismo (Rodríguez *et al.*, 2008). Estudios preliminares han registrado en la zona temperaturas superiores a los 40°C en laderas de orientación norte (Aguilera-Torres *et al.*, 2022; Sierra-Almeida *et al.* Datos sin publicar). Junto a esto, las predicciones climáticas para Chile indican que, a finales del siglo XXI, la temperatura media aumente entre 2 y 5°C, esperando los mayores aumentos durante el verano de la zona de alta montaña entre los 31-37°S latitud (Garreaud, 2011). También, la acumulación de nieve se vería reducida con una disminución en las precipitaciones durante el invierno, combinadas con un aumento en la

isoterma 0°C para la misma área (Garreaud, 2011). A pesar del grado de especialización que poseen las plantas de alta montaña en cuanto a su fisiología, el inminente aumento de la temperatura en estos lugares podría amenazar su funcionamiento y supervivencia de las plantas, con importantes consecuencias sobre niveles superiores de organización y sus funciones. Por ello, en nuestra investigación nos propusimos caracterizar la respuesta al calor en especies de plantas con distintas formas de crecimiento en Nevados de Chillán. Específicamente buscamos: 1) Caracterizar el desacople térmico en plantas con distintas formas de crecimiento y 2) Determinar la resistencia al calor entre rosetas y arbustos y su relación con el desacople térmico.

HIPÓTESIS

Considerando estos antecedentes se plantean las siguientes hipótesis:

Hipótesis I:

El desacople térmico será mayor en especies con forma de crecimiento más cercanas al suelo.

Predicción: Se espera que las plantas en roseta se desacoplen más que las especies arbustivas.

Hipótesis II:

- 1) La resistencia al calor será mayor en especies expuestas a temperaturas más altas.

Predicción: Se espera que las especies de plantas con forma de roseta, que presentan mayor desacople térmico, tengan una menor resistencia al calor en comparación con las especies arbustivas.

OBJETIVOS

Objetivo general:

Caracterizar la respuesta al calor de especies de plantas con distintas formas de crecimiento que crecen en la zona altoandina de Nevados de Chillán

Objetivos específicos (OE)

OE1: Caracterizar el desacople térmico en plantas con distinta forma de crecimiento.

OE2: Comparar la resistencia al calor entre rosetas y arbustos y su relación con el desacople térmico.

METODOLOGÍA

Área de estudio

El área de estudio se encuentra dentro del corredor biológico Nevados de Chillán-Laguna del Laja, específicamente en el sector Fumarolas en Nevados de Chillán (36°55'15"S, 71°26'25"O) este sector se ubica a 70 km al este de Chillán (Región de Ñuble) Y corresponde a una zona de transición climática mediterráneo-templada, es decir, que cuenta con veranos cálidos y secos, y con inviernos muy fríos y húmedos (Armesto & Martínez, 1978; Arroyo *et al.*, 2004). Las precipitaciones anuales sobrepasan los 2000 mm, concentradas durante la temporada invernal en forma de nieve y precipitaciones que no superan los 25 mm durante los meses de diciembre y febrero. La temporada libre de nieve se caracteriza por ser particularmente seca, donde las temperaturas del aire fluctúan entre los 0-23°C (DGA, 2022).

Como esta zona está bajo actividad volcánica (pasado y presente), su topografía es variada y el relieve complejo (González-Ferrán 1995; Dixon *et al.*, 1999). La zona altoandina comienza

alrededor de los 2000 m de altitud y la vegetación se organiza altitudinalmente en ensambles de especies. Por ejemplo, el piso inferior se encuentra dominado por arbustos y subarbustos como *Azorella prolifera*, *Berberis empetrifolia* y *Discaria chacaye* (Moreira & Cereceda 2013) y hacia los pisos superiores predominan las herbáceas en forma de roseta y graminoides donde son distinguibles ensambles de *Nassauvia revoluta-Poa obvallata*, los cuales van creciendo en laderas, entre rocas y coladas de lava (Pfanzelt et al., 2008).

Estudios preliminares han indicado diferencias climáticas significativas en cuanto a fluctuaciones térmicas, extremos de temperatura y humedad entre laderas de orientación norte y sur. Por ejemplo, en una ladera norte se han registrado las mayores fluctuaciones térmicas diarias, que van desde los -9°C hasta los 41°C durante la temporada estival (Aguilera-Torres *et al.* 2022). Por ello, las especies estudiadas fueron seleccionadas en una ladera de orientación norte ($36^{\circ}54'20.74''\text{S}$ $71^{\circ}24'3.05''\text{O}$), ubicada alrededor de los 1980 m.s.n.m.

Especies estudiadas

Se seleccionaron 6 especies nativas de plantas entre las más abundantes en el piso altoandino inferior (2100-2300 m) de acuerdo con González-Concha *et al.* (2023). Las especies seleccionadas fueron 6 (Figura 1): 3 arbustos: *Azorella prolifera* (Cav.) G.M. Plunkett & A.N. Nicolas (Apiaceae), *Berberis empetrifolia* Lam. (Berberidaceae) y *Senecio pachyphyllos* (Asteraceae) y 3 hierbas en roseta: *Hypochaeris tenuifolia* (Hook. & Arn.) Griseb. (Asteraceae), *Phacelia secunda*. F. Gmel. var. *secunda* (Boraginaceae) y *Viola aizoon* Reiche (Violaceae).

Azorella prolifera es un arbusto y subarbusto que puede formar cojines laxos de hasta 100 cm de altura. Sus hojas son de color verde-amarillento y a veces glauco, muy aromático, pecioladas que llegan a medir hasta los 0,5 cm de largo, numerosas y alternas, con folios triangulares a subulados, cilíndricos o planos, duros y punzantes, sus flores poseen un color amarillo, hermafroditas al centro y masculinas en el borde, umbelíferas simples que sobresalen por sobre el follaje, el fruto es un esquizocarpo alado de color amarillo-rojizo (Fernández & Calviño, 2019).

Berberis empetrifolia es un arbusto pequeño, espinoso, que alcanza hasta los 50 cm de altura, de espinas tripartidas, y hojas pecioladas subsésiles, dispuestas en fascículos, coriáceas, mucronadas. La sección transversal se redondea por encima con un surco profundo por debajo. Sus flores son solitarias y amarillas y su fruto es una baya subglobosa de color violeta a negruzca, de sabor agrídulce (Landrum *et al.* 1999).

Senecio pachyphyllos es un subarbusto con tallos rastreros muy ramificados, gruesos, leñosos, mide entre los 15 a 20 cm de altura. Ramas ascendentes o erectas, glabras, densamente cubiertas en la parte inferior y casi desnudas en la parte superior. Hojas sésiles, muy apretadas en la parte inferior de las ramas, alternas, líneal-oblongas, crasas, obtusas en el ápice y ligeramente atenuadas en la base, enteras y algo engrosadas en el margen. Flores amarillas, todas tubulares reunidas en capítulos solitarios terminales (Cabrera, 1949).

Hypochaeris tenuifolia es una hierba perenne es una hierba rizomatosa en roseta de 10-15 cm de altura. Con hojas en forma de roseta, glabras, irregularmente dentadas, de 5 a 10 cm de largo, enteras hasta pinnatífidas, con segmentos de forma y largo muy variable. Flores más largas que el involucre, numerosas, todas liguladas, de color amarillo (Sierra-Almeida *et al.* 2022).

Phacelia secunda es una hierba perenne, con una roseta basal; tallos erguidos, simples o ramificados de 4 a 50 cm de altura. Hojas basales largamente pecioladas, las caulinares casi sésiles, pilosas en ambas caras; lámina entera a lirado-pinnada, lanceolada a ovada, de hasta 8 cm de largo. Flores agrupadas con cimas escorpioides; pétalos blancos o violáceo-pálido (Deginani, 1982).

Viola aizoon es una hierba perenne con múltiples tallos de 10 cm. Hojas pseudopecioladas, glabras, semisuculentosa-membranosa; organizadas en densas rosetas imbricadas y rígidas, lámina elíptica-espatulada, espinosa, margen de color blanco y con dientes afilados y finos que le otorgan una textura áspera, mucho más largas que anchas; un ápice levemente apiculado. Flores de color lilas, azules, celestes o blancas (Reiche, 1892).



Figura 1. Las 6 especies consideradas en este estudio. En la parte superior de la figura se encuentran las especies arbustivas: A) *Azorella prolifera*, B) *Berberis empetrifolia* y C) *Senecio pachyphyllos*. En la parte inferior se ubican las especies en roseta: D) *Hypochaeris tenuifolia*, E) *Phacelia secunda* y F) *Viola aizoon*.

Determinación de desacople térmico

Para el estudio de desacople térmico, se escogieron y marcaron 7 individuos de cada una de las 6 especies de estudio. Para cada individuo se capturaron fotografías desde arriba y abarcando todo el individuo con una cámara termográfica (Testo 885, Testo INC, Lenzkirch, Germany). Observaciones personales (Morales *et al.* Datos no publicados) indican que las mayores temperaturas del aire y suelo se entre las 12 y 14 horas. En consecuencia, las fotografías termográficas fueron realizadas durante el mediodía solar. Posteriormente, la temperatura de cada especie se determinó calculando el promedio de las temperaturas experimentadas por cada individuo en el momento de la captura de imágenes termográficas, las cuales fueron analizadas en el software IRSoft versión 4.5 (Testo INC, Alemania).

De manera simultánea a la toma de imágenes termográficas, se tomó registro de las temperaturas del aire circundante para cada individuo con un anemómetro/termómetro Kestrel 3000 (Kestrel Instruments, Nielsen-Kellerman Company, USA).

Los datos de temperatura de la planta (T_p) y del aire circundante (T_a) se utilizaron para calcular el desacople térmico (TD) de la siguiente manera:

$$A) TD = T_p - T_a$$

En caso de que los valores de T_p sean menores que T_a , el desacople térmico (DT) adquirirá valores negativos. Por el contrario, si T_p es mayor a T_a el DT adquirirá valores positivos.

Determinación de la resistencia al calor (TL50)

A) Colecta material vegetal

Para cada especie se realizó una selección de 7 individuos, de cada uno se colectaron 10 hojas expandidas y sin daño foliar. Las muestras se envolvieron en una toalla de papel húmeda, fueron guardadas en una bolsa resellable y almacenadas en una bolsa frío para mantenerlas hidratadas para luego transportarlas al laboratorio. Las determinaciones de resistencia térmica al calor fueron hechas en el laboratorio del Grupo de Ecofisiología Térmica (GET) antes de 48 horas posteriores a su colecta en campo.

B) Determinación de daño foliar por altas temperaturas (LT50)

Para cada especie por forma de crecimiento, se introdujeron 6 muestras en pequeñas bolsas de plástico herméticas correspondientes al material vegetal colectado por cada individuo. Posteriormente estas muestras fueron incorporadas dentro de una bolsa de plástico hermética más grande las cuales fueron incubadas en un criostato (F34-ME, Julabo Labortechnik GmbH, Alemania). El criostato se programó por separado a 5 temperaturas: 25, 35, 45, 55 y 60°C. La tasa control de calentamiento del criostato se mantuvo con una diferencia de 10°C

aproximados y permanecieron en cada temperatura por 2 hrs. El tratamiento control consistió en muestras colocadas en bolsas de plástico herméticas y mantenida a temperatura ambiente en la oscuridad por 24 hrs. El daño foliar causado por la temperatura fue evaluado después de 6 hrs terminado cada tratamiento de temperatura. Luego, se midió la relación entre la fluorescencia variable y fluorescencia máxima (F_v/F_m) de cada muestra, previa adaptación a la oscuridad (Maxwell & Johnson, 2000). Las mediciones se hicieron con un fluorímetro (Plant Efficiency Analyzer, Hansatech, Alemania) El daño fue calculado por el porcentaje de fotoinactivación ($100 \times \text{PhI}$), donde PhI es la relación de fotoinactivación descrita por Larcher (2000):

$$\text{PhI} = (1 - F_{vT} / F_{v\text{máx}})$$

(F_{vT} , F_v / F_m de la muestra expuesta a una temperatura de calor T ; $F_{v\text{máx}}$, el valor máximo de F_v / F_m para todas las muestras de cada especie analizada). La temperatura que produjo un 50% de daño (LT50) para los tratamientos por calor, fue determinada mediante una interpolación lineal utilizando la temperatura que causa el PhI más alto (<50%) y la temperatura que causa el PhI más bajo (>50%). Esta metodología fue adaptada de la propuesta por Bannister *et al.*, (1995, 2005) para determinaciones de resistencia al congelamiento.

Análisis estadísticos

Confirmar la existencia de desacople en cada una de las especies estudiadas, se evaluaron las diferencias entre la temperatura del aire circundante (AT) y la temperatura de la planta (PT), mediante un análisis no paramétrico de Wilcoxon-Mann-Whitney, debido a la falta de cumplimiento de los supuestos necesarios para pruebas paramétricas.

Para evaluar la diferencia en el desacople térmico (TD) entre arbustos y rosetas, se realizó un análisis de varianza de una vía (ANOVA) no paramétrico de Kruskal-Wallis, dado que nuestros datos no cumplieron los supuestos requeridos.

En cuanto a la relación entre el desacople térmico y la resistencia al calor en especies con diferentes formas de crecimiento, se llevó a cabo un análisis de varianza no paramétrico

(Kruskal-Wallis) para evaluar las diferencias en la resistencia al calor (TL50). Posteriormente, se utilizó un análisis de correlación de Spearman (ρ) para explorar la relación entre el desacople térmico (TD) y la resistencia al calor (TL50) en las especies estudiadas. Todos los análisis se realizaron con RStudio.

RESULTADOS

Caracterización del desacople térmico en plantas con distintas formas de crecimiento.

En general, la mayoría de las especies estudiadas se desacoplaron y mostraron una menor temperatura que la del aire circundante (Fig. 2). La magnitud de esta diferencia de temperatura entre las plantas y el aire circundante varió por especie. Para las especies en roseta, *V. aizoon* presentó el mayor desacople dentro del grupo, con $-6 \pm 0.5^\circ\text{C}$ ($W= 438$, $p= 4.7e-8$). Para *P. secunda*, el desacople promedio fue de $-4 \pm 1^\circ\text{C}$ ($W = 265$, $p = 0.001$) y para la especie *H. tenuifolia*, la cual registró temperaturas similares a la del aire circundante ($W= 199$, $p= 0.3$). Por otra parte, dentro de las especies arbustivas aquella que presentó un mayor grado de desacople térmico fue *S. pachyphyllos* con un promedio de $-6 \pm 0.4^\circ\text{C}$ ($W = 440$, $p = 4.0e-8$). Asimismo, para especie *A. prolifera* se registró un TD promedio de $-3 \pm 0.9^\circ\text{C}$ ($W= 236$, $p = 0.02$). Finalmente, en *B. empetrifolia* exhibió un desacople de -0.2 ± 1 (Fig. 3; $W= 70$, $p= 0.9$).

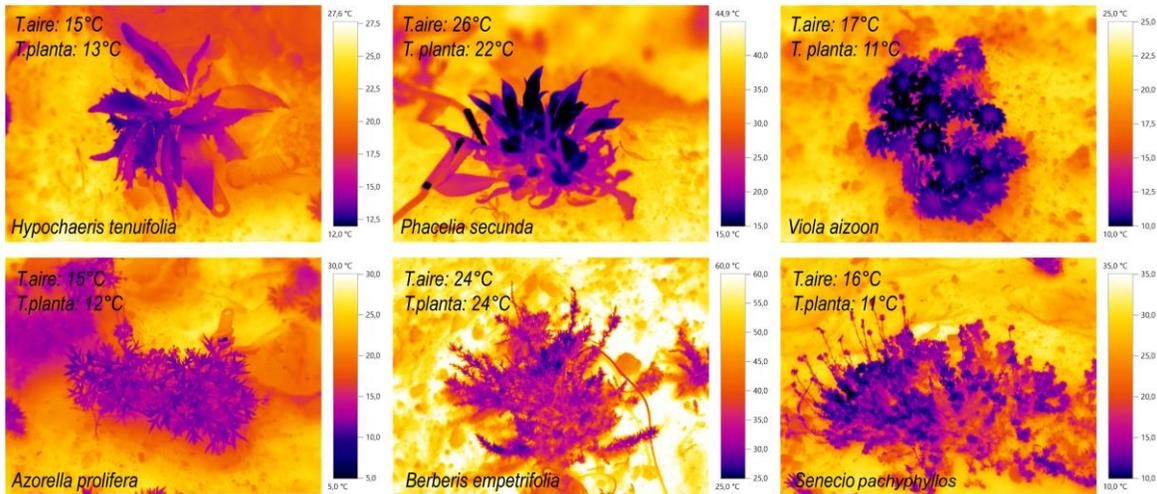


Figura 2. Imágenes termográficas de las especies estudiadas. Las especies en forma de roseta se muestran en la parte superior (*H. tenuifolia*, *P. secunda* y *V. aizoon*), mientras que las especies arbustivas se muestran en la parte inferior (*A. prolifera*, *B. empetrifolia* y *S. pachyphyllos*).

Cuando agrupamos las especies por forma de crecimiento, no encontramos diferencias en el TD, mostrando ambos grupos un TD promedio de -4.1°C (Fig. 5; $\chi^2 = 8e-3$, $p = 0.98$).

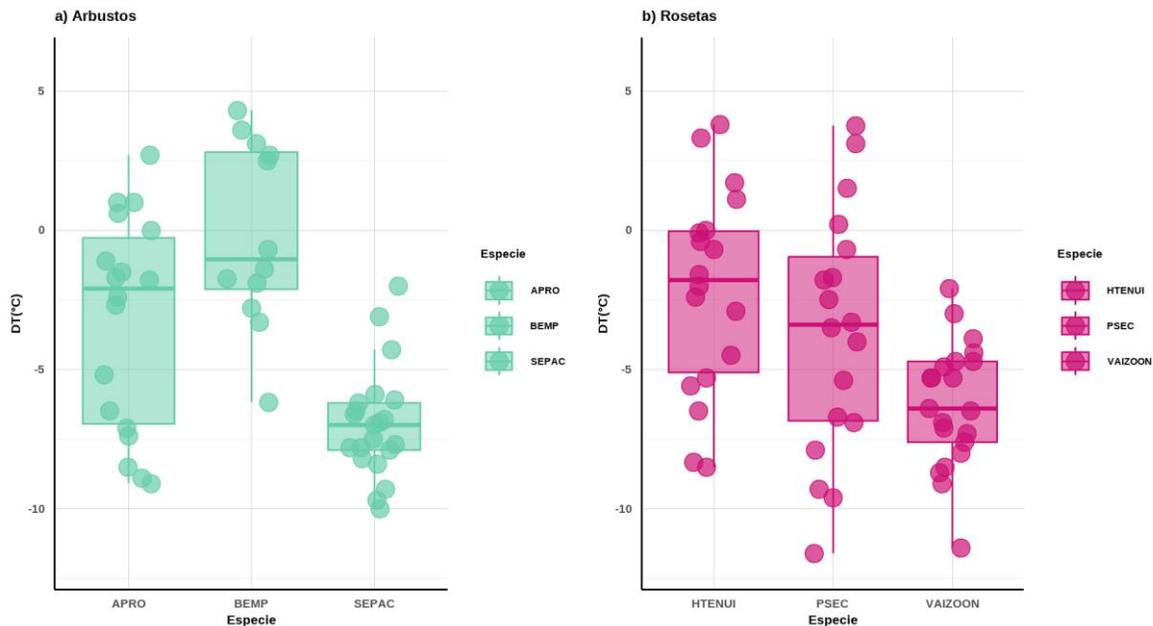


Figura 3. Desacople térmico (TD) en las especies con formas de crecimiento: a) Arbustos y b) Rosetas, que crecen en el piso altoandino de Nevados de Chillán (Ñuble). APRO: *Azorella prolifera*, BEMP: *Berberis empetrifolia*, SEPAC: *Senecio pachyphyllos*, HTENUI: *Hypochaeris tenuifolia*, PSEC: *Phacelia secunda*, VAIZOON: *Viola aizoon*. Cada caja describe la distribución de la variable

TD en cada especie. La línea del centro de cada caja representa la mediana. Los bigotes o líneas fuera de la caja representan la variabilidad de los datos obtenidos de cada individuo por especie. Los puntos del gráfico son las réplicas obtenidas de cada individuo por especie.

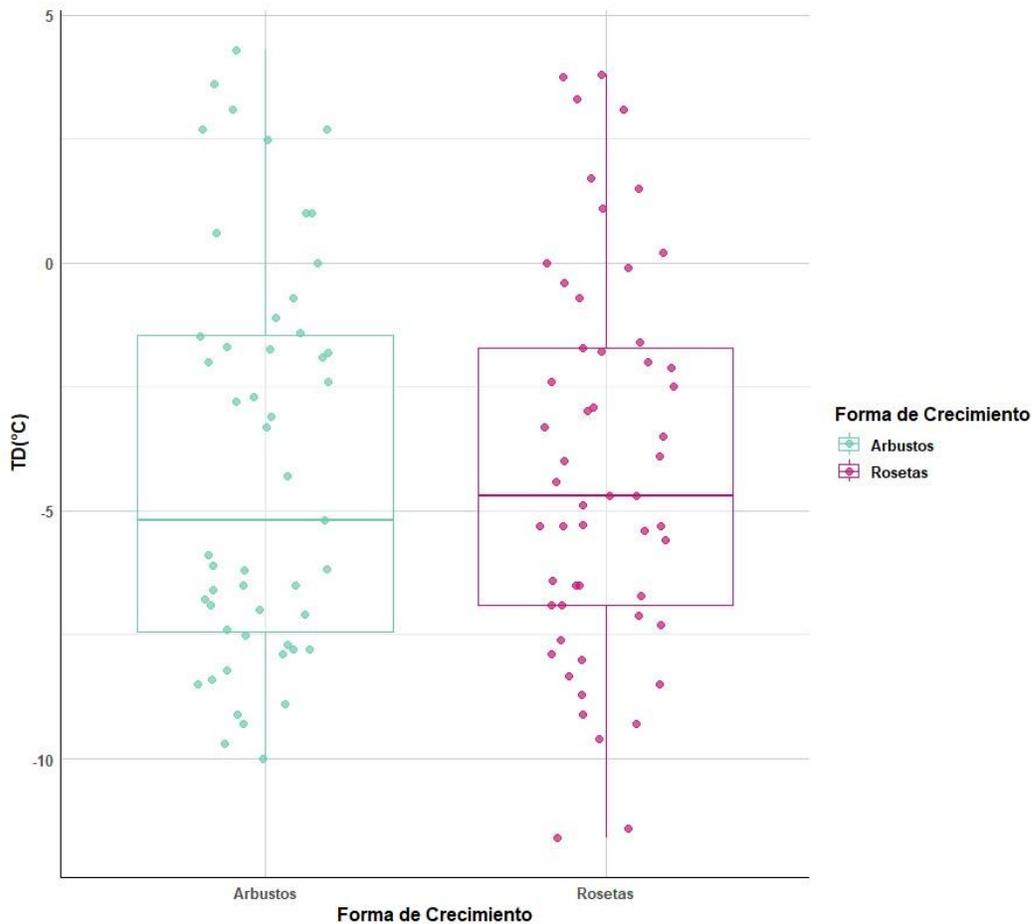


Figura 4. Desacople térmico (TD) determinado en especies con distinta forma de crecimiento (PGF): Arbustos y rosetas que crecen en Nevados de Chillán (Ñuble). La línea media de las cajas corresponde a las medianas de los grupos de estudio. Las barras verticales o bigotes representan la variabilidad de los datos obtenidos por cada grupo. Los puntos en el gráfico corresponden a las réplicas obtenidas de cada individuo por especie con distinta forma de crecimiento (arbusto y roseta)

Comparación de la resistencia al calor de las especies y su relación con el desacople térmico entre rosetas y arbustos.

Las especies estudiadas varían en su grado de resistencia al calor (Fig. 5). Dentro de las especies arbustivas, *B. empetrifolia* fue la que mostró los mayores valores promedio de TL50

con $54.2 \pm 1.9^{\circ}\text{C}$ (Tabla 1). Por el contrario, los menores valores de TL50 se registraron en *S. pachyphyllos*, presentando un promedio de $35,2 \pm 0.3^{\circ}\text{C}$ (Tabla 1). En el caso de las especies en forma de roseta, el rango de variación en TL50 fue mucho menor, registrándose los menores valores en *H. tenuifolia* con un valor promedio de $47,4 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$, mientras que las TL50 más altas se observaron en *P. secunda*, con un promedio de $48,5 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$ (Tabla 1).

Tabla 1. Resistencia al calor determinada en 3 especies en roseta y 3 especies arbustivas que crecen en la zona altoandina de Nevados de Chillán (Ñuble). Los valores corresponden a la TL50 promedio \pm error estándar (n = 7).

Forma de crecimiento	Especie	TL50($^{\circ}\text{C}$) promedio \pm ee
Arbusto	<i>Azorella prolifera</i>	41.7 ± 0.5
Arbusto	<i>Berberis empetrifolia</i>	54.2 ± 1.9
Arbusto	<i>Senecio pachyphyllos</i>	35.2 ± 0.3
Roseta	<i>Hypochaeris tenuifolia</i>	47.4 ± 0.5
Roseta	<i>Phacelia secunda</i>	48.5 ± 0.5
Roseta	<i>Viola aizoon</i>	48.1 ± 0.5

Al agrupar las especies por forma de crecimiento, encontramos diferencias en la resistencia al calor entre ambos grupos (Fig. 5). Los arbustos resultaron ser más resistentes al calor que las rosetas con una diferencia promedio de 4°C más que el grupo de especies con forma de roseta (Fig. 5; $\chi^2 = 5.6$, $p = 0,02$).

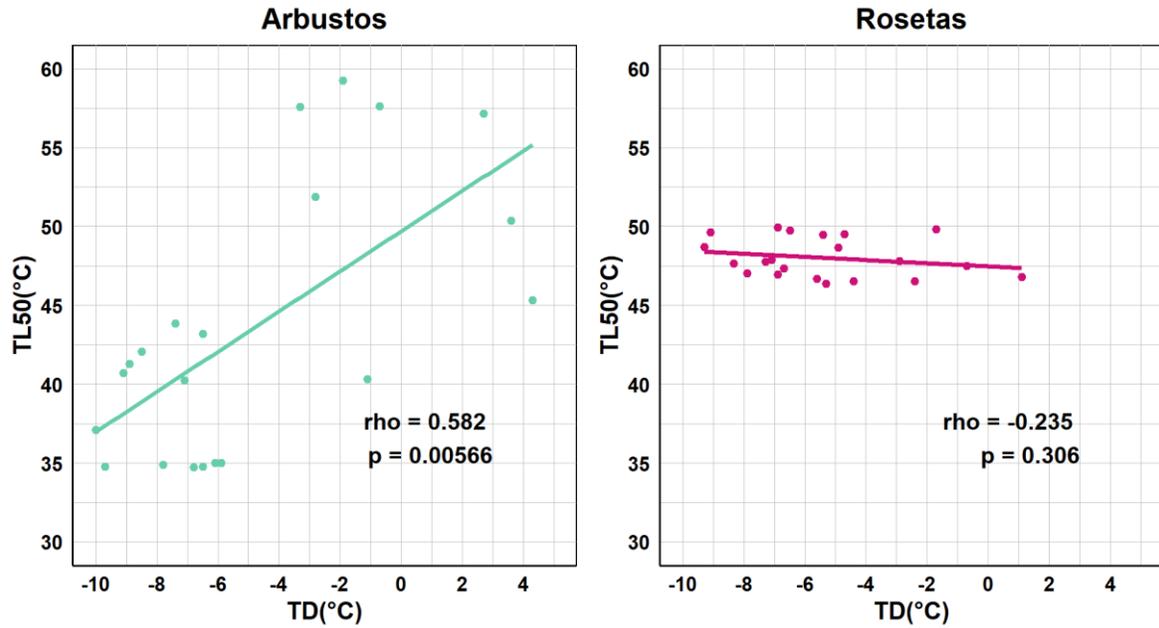


Figura 6. Comparación entre la resistencia al calor (TL50) y el desacople térmico (TD) de las especies de plantas con forma de crecimiento arbustivas y en roseta que crecen en la zona altoandina de Nevados de Chillán (Ñuble).

DISCUSIÓN

En este estudio, observamos que la mayoría de las especies estudiadas son capaces de desacoplarse y exhibir una temperatura inferior a la del aire circundante. Contrario a lo esperado, la capacidad para desacoplarse de los arbustos es similar al de las rosetas. Además, todas las especies estudiadas fueron capaces de resistir temperaturas superiores a 35°C, siendo las especies en arbustivas más resistentes al calor que las rosetas. No obstante, existe una gran variabilidad de este rasgo entre las especies arbustivas, por lo tanto, hay que leerlo con cautela. Además, encontramos una correlación entre el desacople térmico y la resistencia al calor en arbustos, mientras que este patrón no se observa en las rosetas. Estos resultados desafían las concepciones previas sobre la relación entre desacople térmico y resistencia al calor en especies de alta montaña, destacando la complejidad de sus respuestas térmicas.

Contrario a lo esperado, observamos que tanto las especies arbustivas como las de roseta exhibieron una capacidad similar de desacoplamiento térmico (Fig. 3). Además, de manera sorprendente, las temperaturas internas promedio de ambas formas de crecimiento resultaron ser inferiores a las del aire circundante (Fig. 2). En particular, las especies arbustivas presentaron un pronunciado desacople térmico, como *A. prolifera* y *S. pachyphyllos*, mientras que *B. empetrifolia* mostró un acoplamiento más cercano a las temperaturas del aire circundante (Fig. 3). En comparación con estudios similares, nuestros resultados desafían la idea previa de que las especies arbustivas y de roseta de alta montaña deberían presentar temperaturas internas superiores a las del aire (Sklenar, 2016). La discrepancia observada podría atribuirse a otros factores como por ejemplo de la morfología de cada especie. La altura, disposición de tallos y ramas expuestas al sol en *B. empetrifolia* podría explicar su menor desacople térmico. Mientras que, *A. prolifera* pese a ser un arbusto, forma cojines los cuales tienen una disposición laxa, que podría influir en la manera en que la radiación solar incide sobre las hojas, afectando así la transferencia de calor y contribuyendo al desacople térmico. También, *S. pachyphyllos* al ser un arbusto rastrero, con una mayor cantidad de follaje y autosombreado, pudo haber generado estas discrepancias temperaturas internas y la del aire circundante contribuyendo al desacoplamiento elevado en la especie (Fig. 3). Otro factor que podría vincularse al pronunciado desacople térmico en especies arbustivas y en roseta, podrían relacionarse con el enfriamiento por transpiración como mecanismo ante condiciones cálidas y secas. Este fenómeno se ha presentado en climas áridos, donde las temperaturas de las hojas exhiben valores más bajos que la temperatura del aire atribuyendo el efecto de la transpiración como mecanismo de enfriamiento (Lange, 1959; Linacre, 1964, 1967). Autores como Radin (1994) y Hetherington & Howard (2003), atribuyen este enfriamiento por transpiración, en respuesta a las altas temperaturas como un mecanismo utilizado por las plantas para evitar daños por calor, permitiendo el descenso de la temperatura interna promedio por debajo de la temperatura del aire circundante. Esto podría ser una explicación en respuesta a los resultados obtenidos, dado que realizamos el estudio dentro de laderas de orientación norte en Nevados de Chillán, caracterizadas por sus condiciones climáticas cálidas y secas, presentando temperaturas del aire superiores a los

40°C y humedad relativa promedio del 37% durante la temporada de crecimiento (Aguilera-Torres *et al.* 2022; Morales *et al.* Datos no publicados).

En cuanto a la resistencia al calor, nuestros resultados indican diferencias significativas entre arbustos y rosetas (Fig. 4). Los arbustos presentaron mayor resistencia al calor que las especies en roseta, con notables variaciones entre especies como *S. pachyphyllos* y *B. empetrifolia* (Tabla 1; 36°C y 54°C, respectivamente). Además, la forma de crecimiento arbustiva presentó una relación entre la resistencia al calor y el desacople térmico. Por otra parte, las especies correspondientes a las formas en roseta presentaron una elevada resistencia al calor, con valores entre los 47-48°C en promedio (Tabla 1). Existe una relación entre la resistencia al calor y el desacople térmico en arbustos (Fig. 6). Por otro lado, a pesar de que las especies en roseta presentaron una pronunciada resistencia al calor y desacople térmico, no se identificó una relación entre estas dos variables. Se ha destacado en otros estudios de resistencia al calor en especies alpinas donde especies en forma de roseta del género *Sempervivum* y la especie *Saxifraga alpina* pueden tolerar temperaturas superiores a los 55°C (Larcher *et al.*, 2012). Otros estudios realizados en plantas altoandinas en la zona central de Chile (Ladinig *et al.*, 2009), han evaluado la tolerancia al calor en especies con distinta forma de crecimiento, donde especies arbustivas pertenecientes al género *Senecio* pueden tolerar temperaturas promedio de 50°C y especies en forma de roseta como *Chuquiraga oppositifolia* toleran temperaturas superiores a los 45°C. Estos estudios han presentado valores distintos a los obtenidos en esta investigación, tanto para arbustos como para rosetas. Pese a exhibir una alta resistencia al calor, estos van variando por especie, la cual es más notoria en el grupo de los arbustos, que contrario a lo anteriormente mencionado, como por ejemplo la especie *S. pachyphyllos* que puede resistir valores promedios de hasta los 36°C (Tabla 1). Esta variabilidad podría sugerir la influencia de otros factores que contribuyen a la resistencia al calor en estas especies. Algunas investigaciones previas han indicado que la resistencia al calor podría estar vinculada a mecanismos como los fisiológicos y bioquímicos. Por ejemplo, la dependencia de la luz en varios procesos, junto con una posible mayor tasa de transpiración foliar, equilibrio antioxidante celular e incluso la acción de proteínas de

protección o choque térmico que proporcionan protección en el proteoplasma (Kalitaho, 2003; Buchner & Neuner, 2003; Schülze, 2019).

Esta investigación nos revela que la mayoría de las especies estudiadas en Nevados de Chillán tienen la capacidad de desacoplarse térmicamente, manteniendo temperaturas foliares más bajas que la del aire circundante, especialmente durante las horas del día que exhiben altas temperaturas. Aunque no observamos diferencias significativas entre el desacople térmico y las formas de crecimiento, se puede observar diferencias en la resistencia al calor entre arbustos y rosetas, siendo los arbustos quienes exhiben un rango de tolerancia mayor a las rosetas. Los arbustos, en particular, mostraron una relación positiva entre la resistencia al calor y el desacople térmico. En contraste, a pesar de que las especies en roseta presentaron una mayor resistencia al calor y un desacople térmico pronunciado, no se identificó una relación clara entre estas dos variables. Por lo tanto, se sugiere explorar otros mecanismos, como factores bioquímicos y fisiológicos, para comprender mejor la capacidad de las plantas altoandinas para resistir altas temperaturas. Además, se propone ajustar nuestra metodología futura incluyendo termografías y la recolección de datos como temperatura del aire y humedad relativa, durante el día y la noche. Este enfoque proporcionaría una visión más detallada de la variación en las temperaturas experimentadas por las especies en relación con el aire circundante, y permitiría investigar el papel de otros mecanismos que se encuentran involucrados en el desacople térmico.

CONCLUSIÓN

Este estudio desvela un fenómeno intrigante al mostrar un desacople térmico similar entre formas de crecimiento, con temperaturas inferiores al aire circundante en plantas altoandinas. Más allá de la morfología, aspectos como la morfología de las plantas y el enfriamiento por transpiración podrían ser uno de los mecanismos determinantes en el desacople térmico. La comparación de la resistencia al calor entre arbustos y rosetas destaca una mayor resistencia

en los arbustos, pero las rosetas también exhiben una notable capacidad de resistencia, sin mostrar una relación clara con el desacople térmico. Estos hallazgos subrayan la complejidad de las respuestas al calor en estas especies, resaltando la necesidad de explorar a fondo factores bioquímicos y fisiológicos para comprender mejor su capacidad para resistir condiciones de alta temperatura. Este trabajo desafía las percepciones previas sobre el desacople térmico y la resistencia al calor en estas especies de distintas formas de crecimiento, proporcionando una nueva visión para comprender los mecanismos empleados por las plantas en entornos altoandinos. Con contribuciones significativas a la fisiología y ecología de estas plantas, ofreciendo información valiosa sobre cómo enfrentan desafíos térmicos en condiciones estresantes que pueden ofrecer los entornos altoandinos.

BIBLIOGRAFIA

Aguilera-Torres, C., Riveros, G., Morales, L. V., Sierra-Almeida, A., Schoebitz, M., & Hasbún, R. 2022. Relieving your stress: PGPB associated with Andean xerophytic plants are most abundant and active on the most extreme slopes. *Frontiers in Microbiology*, 13:1062414.

Armesto, J. J., & Martínez, J. A. 1978. Relations between vegetation structure and slope aspect in the mediterranean region of Chile. *The journal of ecology*, 881-889

Arroyo M.T.K, Squeo F., Cavieres L.A., Marticorena C. 2004. Chilenische Anden. In: C.A. Burga, F. Klötzli & G. Grabherr (eds.), *Gebirge der Erde. Landschaft, Klima, Pflanzenwelt*. Ulmer, Stuttgart, Germany. 210-219.

Bannister P, Colhoun CM, Jameson PE. 1995. The winter hardening and foliar frost resistance of some New Zealand species of *Pittosporum*. *New Zealand Journal of Botany* 33: 409–414.

Bannister, P., Maegli, T., Dickinson, K., Halloy, S., Knight, A., Lord, J. 2005. Will loss of snow cover during climatic warming expose New Zealand alpine plants to increased frost damage? *Oecologia* 144, 245–256.

Braun V, Buchner O, Neuner G. Thermotolerance of photosystem 2 of three alpine plant species under field conditions. *Photosynthetica*. 2002; 40: 587–595. <https://doi.org/10.1023/A:1024312304995>

Buchner O, Neuner G. Variability of Heat Tolerance in Alpine Plant Species Measured at Different Altitudes. 2003. *Aarctic, Antarct Alp Res*. 35: 411–420.

- Buchner, O., Stoll, M., Karadar, M., Kranner, I., & Neuner, G. 2015. Application of heat stress in situ demonstrates a protective role of irradiation on photosynthetic performance in alpine plants. *Plant, cell & environment*, 38(4), 812–826. <https://doi.org/10.1111/pce.12455>
- Buchner, O., Roach, T., Gertzen, J., Schenk, S., Karadar, M., Stöggl, W., Miller, R., Bertel, C., Neuner, G., & Kranner, I. 2017. Drought affects the heat-hardening capacity of alpine plants as indicated by changes in xanthophyll cycle pigments, singlet oxygen scavenging, α -tocopherol and plant hormones. *Environmental and Experimental Botany*, 133, 159–175. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2016.10.010>
- Deginani, N.B. 1982. Revisión de las especies argentinas del género *Phacelia* (Hydrophyllaceae). *Darwiniana* 24: 405-496.
- Deutsch CA, Tewksbury JJ, Huey RB, Sheldon KS, Ghalambor CK, Haak DC, *et al.* Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proc Natl Acad Sci*. 2008; 105: 6668–6672. <https://doi.org/10.1073/pnas.0709472105> PMID: 18458348
- Dietrich, L., & Körner, C. 2014. Thermal imaging reveals massive heat accumulation in flowers across a broad spectrum of alpine taxa. *Alpine Botany*, 124(1), 27-35.
- Dirección General de Aguas (DGA) 2022. Datos de temperatura y precipitación de las estaciones meteorológicas en el sector las Trancas y Nevados de Chillán, para los meses de enero a marzo del año 2022. Recuperado de https://snia.mop.gob.cl/dgasat/pages/dgasat_param/dgasat_param_1.jsp
- Dixon H. J., Murphy M.D., Sparks R.J., Chavez R., Naranjo J.A., Dunkley P.N., Young S.R., Gilbert J.S., Pringle M.R. 1999. The geology of Nevados de Chillán volcano, Chile. *Revista Geológica de Chile* 26:227-253.
- Fajardo, A., & Piper, F. I. (2011). Intraspecific trait variation and covariation in a widespread tree species (*Nothofagus pumilio*) in southern Chile. *The New phytologist*, 189(1), 259–271. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03468.x>
- Fernández, M., & Calviño, C. I. (2019). Nueva clasificación infragenérica de *Azorella* (Apiaceae, Azorelloideae) y sinopsis del subgénero *Andinae*. *Darwiniana*, nueva serie, 7(2), 289-304.
- Garreaud R. (2011). Cambio Climático: Bases Físicas e Impactos en Chile. *Revista Tierra Adentro-INIA* 93:1-14.
- Gauslaa, Y. 1984. Heat resistance and energy budget in different Scandinavian plants. *Ecography*, 7: 5-6. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1984.tb01098.x>

González-Ferrán, O. (1995). *Volcanes de Chile*. Instituto Geográfico Militar. Santiago, 635.

Graham, E. A., Rundel, P. W., Kaiser, W., Lam, Y., Stealey, M., and Yuen, E. M., 2012: Fine-scale patterns of soil and plant surface temperatures in an alpine fellfield habitat, White Mountains, California. *Arctic Antarctic, and Alpine Research*, 44: 288–295.

Hetherington, A.M., and Woodward, I. (2003). The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature* 424, 901–908.

Hultine K.R., Froend R., Blasini D., Bush S.E., Karlinski M., Koepke D.F. Hydraulic traits that buffer deep-rooted plants from changes in hydrology and climate. *Hydrol. Process.* (2020), pp. 209-222, <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/hyp.13587>

Kalituho, L. N., Pshybytko, N. L., Kabashnikova, L. F., & Jahns, P. (2003). Photosynthetic apparatus and high temperature: role of light. *Bulg. J. Plant Physiol*, 32, 281-289.

Knight CA, Ackerly DD. Evolution and plasticity of photosynthetic thermal tolerance, specific leaf area and leaf size: Congeneric species from desert and coastal environments. *New Phytol.* 2003; 160: 337–347. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00880.x>

Körner C., Cochrane P. 1983. Influence of plant physiognomy on leaf temperature on clear midsummer days in the Snowy Mountains, South-Eastern Australia. *Acta Oecologia, Oecol Plant* 4:117–124

Körner, C., Larcher W. 1988. Plant life in cold climates. Long, S. y Woodward, FI (eds.), *Plants and Temperature*. Cambridge: The Company of Biologists Limited, 25–57.

Körner C. *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Springer. 2003. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-18970-8>

Körner, C. 2012. *Alpine treelines: Functional ecology of the global high elevation tree limits* (2012a ed.). Springer.

Körner, C., & Hiltbrunner, E. 2018. The 90 ways to describe plant temperature. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 30, 16-21.

Körner, C. 2021. *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems* (3rd 2021 ed.). Springer. 189-215.

Krause GH, Weis E. Chlorophyll fluorescence as a tool in plant physiology—II. Interpretation of fluorescence signals. *Photosynth Res.* 1984; 5: 139–157. <https://doi.org/10.1007/BF00028527> PMID: 24458602

Krause GH, Winter K, Krause B, Jahns P, García M, Aranda J, *et al.* High-temperature tolerance of a tropical tree, *Ficus insipida*: Methodological reassessment and climate change considerations. *Funct Plant Biol.* 2010; 37: 890–900. <https://doi.org/10.1071/FP10034>

Ladinig U, Hacker J, Neuner G, Steinacher G, Cavieres L, Wagner J (2009) Temperature resistance of vegetative and reproductive tissues of high-Andes plants in Central Chile.

Landrum, L. R. (1999). Revision of *Berberis* (Berberidaceae) in Chile and adjacent southern Argentina. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 793-834.

Larcher W. 2003. *Physiological plant ecology*, 3rd Edition. Springer, New York.

Larcher, W., Kainmüller, C., & Wagner, J. (2010). Survival types of high mountain plants under extreme temperatures. *Flora*, 205(1), 3–18. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2008.12.005>

Larcher, W. 2012. Bioclimatic temperatures in the high Alps. In *Plants in Alpine regions* (p. 21-27). Springer, Vienna.

Leon-Garcia, I. V., & Lasso, E. 2019. High heat tolerance in plants from the Andean highlands: Implications for paramos in a warmer world. *PloS one*, 14(11), e0224218.

Lobell, D.B. and Field, C.B. (2007) Global Scale Climate-Crop Yield Relationships and the Impacts of Recent Warming. *Environmental Resources Letter*, 2, Article ID: 014002.

Moreira, A. & Cereceda, P. 2013. Diversidad y fragilidad del paisaje botánico de Chile Mediterráneo- *Revista Chagual*, Año XI, 11, 30-40.

Nagy, L., & Grabherr, G. 2009. *The biology of alpine habitats*. Oxford University Press on Demand.

Neuner G, Braun V, Buchner O, Taschler D (1999) Leaf rosette closure in the alpine rock species *Saxifraga paniculata* Mill.: significance for survival of drought and heat under high irradiation. *Plant Cell Environ* 22:1539–1548

Neuner G, Buchner O, Braun V. Short-term changes in heat tolerance in the alpine cushion plant *Silene acaulis* ssp. *excapa*. 2000. J. Braun at different altitudes. *Plant Biol.* 2: 677–683.

Neuner, G., & Buchner, O. 2012. Dynamics of tissue heat tolerance and thermotolerance of PS II in alpine plants. In *Plants in alpine regions* (pp. 61-74). Springer, Vienna.

- Notarnicola, R. F., Nicotra, A. B., Kruuk, L. E. B., & Arnold, P. A. 2021. Tolerance of warmer temperatures does not confer resilience to heatwaves in an alpine herb. *Frontiers in ecology and evolution*, 9. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.615119>
- Pauli, H., Gottfried, M., Dullinger, S., Abdaladze, O., Akhalkatsi, M., Alonso, J. L. B., et al. 2012. Recent plant diversity changes on Europe's Mountain summits. *Science* 336, 353–355. doi: 10.1126/science.1219033
- Pfanzelt, S., Grau, J., & Rodríguez, R. 2008. CARTOGRAFIA DE VEGETACION DEL COMPLEJO VOLCANICO NEVADOS DE CHILLAN, REGION DEL BIO-BIO, CHILE. *Gayana Botánica*, 65(2), 209-219. Recuperado a partir de https://revistas.udec.cl/index.php/gayana_botanica/article/view/4382
- Piper, FI, Viñegla, B., Linares, JC, Camarero, JJ, Cavieres, LA y Fajardo, A. 2016. Las líneas arbóreas mediterráneas y templadas están controladas por diferentes factores ambientales. *J Ecol*, 104: 691-702. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12555>
- Radin, J.W., Lu, Z., Percy, R., and Zeiger, E. (1994). Genetic variability for stomatal conductance in Pima cotton and its relation to improvements of heat adaptation.
- Reiche, K.F. 1892. *Violae chilenses. Ein Beiträge zur Systematik der Gattung Viola.* *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 16(3)
- Riedemann, P., Aldunate, G., & Teillier, S. 2001. *Flora nativa de valor ornamental: Zona cordillera de los Andes (2a edición revisada).* Chagual.
- Rodríguez, R., Grau, J., Baeza, C., & Davies, A. (2008). Lista comentada de las plantas vasculares de los Nevados de Chillán, Chile. *Gayana. Botánica*, 65(2), 153-197.
- Salisbury, F.B., & Spomer, G.G. 1964. Leaf temperatures of alpine plants in the field. *Planta*, 60, 497-505.
- Schulze, E. D., Beck, E., Buchmann, N., Clemens, S., Müller-Hohenstein, K., & Scherer-Lorenzen, M. (2019). Plant ecology. En *Springer eBooks*. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-56233-8>
- Sierra-Almeida, Angela & Cavieres, Lohengrin & Bravo, Leon. 2010. Freezing resistance of high-elevation plant species is not related to their height or growth-form in the Central Chilean Andes. *Environmental and Experimental Botany*. 69. 273-278. 10.1016/j.envexpbot.2010.04.015.
- Sierra-Almeida A., C. Aguilera-Torres, C. Sandoval-Urzúa, L. V. Morales, D. González-Concha, E. Urrutia-Lozano, A. Marticorena, S. Teillier, C. Baeza, V. Finot. 2022. Guía

de Campo: Plantas de alta montaña en el Corredor Biológico Nevados de Chillán- Laguna del Laja. Ed. Corporación Chilena de la Madera. Concepción, Chile. 297 pp.

Sklenář, P., Kučerová, A., Macková, J., & Romoleroux, K. (2016). Temperature Microclimates of Plants in a Tropical Alpine Environment: How Much does Growth Form Matter? *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 48(1), 61-78. <https://doi.org/10.1657/AAAR0014-084>Squeo FA, Rada F, Azocar A, Goldstein G. 1991. Freezing tolerance and avoidance in high tropical Andean plants: is it equally represented in species with different plant height? *Oecologia* 86: 378–382.

Squeo FA, F Rada, CE García, ME Ponce, AL Rojas & A Azócar (1996) Cold resistance mechanisms in high desert Andean plants. *Oecologia* 105: 552-555.

Steinbauer, M. J., Grytnes, J.-A., Jurasinski, G., Kulonen, A., Lenoir, J., Pauli, H. 2018. Accelerated increase in plant species richness on mountain summits is linked to warming. *Nature* 556, 231–234. doi: 10.1038/s41586-018-0005-6

Wilson, C., Grace, J., Allen, S., & Slack, F. 1987. Temperature and stature: a study of temperatures in montane vegetation. *Functional Ecology*, 405-413.

Yang, Z., Jiang, Y., Qiu, R., Gong, X., Agathokleous, E., Hu, W., & Clothier, B. (2023). Heat stress decreased transpiration but increased evapotranspiration in gerbera. *Frontiers in plant science*, 14, 1119076. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1119076>